Beiträge zur Biologie des Archegoniums und der Haube der Laubmoose.

Von **Felix Zielinski.**

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Die Öffnungsweise der Archegonien.

Über die Art und Weise, wie sich das Moosarchegonium öffnet, herrschte bisher dieselbe irrtümliche Meinung, wie bis vor einigen Jahren für die Antheridien. In beiden Fällen erklärte man das Aufspringen der Geschlechtsorgane ausschließlich durch den Druck, den der quellende Inhalt auf die Wand ausübt: hier der Schleim, in dem die Spermatozoen eingebettet sind, dort die verschleimten Halskanalzellen. Daß diese zum mindesten nicht der einzige Faktor und nicht der wesentlichste ist, hat Goebel[1]) für die Antheridien nachgewiesen. Die Wandzellen, die durch ihr Auseinanderweichen die Öffnung des Antheridiums bewirken, geben nicht allein dem inneren Druck nach, sind also nicht rein passiv, wie man bisher annahm. Sie beteiligen sich vielmehr aktiv an der Öffnung. Bei den Antheridien sind diese Zellen scharf gegen die übrigen begrenzt, sie sind äußerlich schon an der helleren Färbung, dem geringeren Chlorophyllgehalt kenntlich und bilden die von Goebel so genannte „Öffnungskappe". Ihre hellere Färbung rührt vom Schleim her, der der peripherischen Wand der Zelle angelagert ist und das Plasma mit dem sonstigen Zellinhalt zentralwärts verdrängt hat. Durch Quellen dieses Schleimes dehnen sich die Zellen aus, sprengen die Cuticula und biegen sich vermöge der nachgiebigen Innenwände wurstförmig nach außen. Das äußere Bild dieses Vorganges ist auch vor Goebel sowohl für Antheridien wie Archegonien richtig erkannt und auf vielen Zeichnungen deutlich zum Ausdruck gebracht worden. Besonders gelungen ist eine Zeichnung von Thuret[2]), die ein geöffnetes Pellia-Archegonium darstellt. Die wurstförmige Krümmung und der Unterschied im Zellinhalt ist vollkommen richtig erkannt, nur das Verhalten der Cuticula ist unbeachtet geblieben. Im Text aber findet sich keine Erwähnung der Zeichnung.

Daß neben der äußeren Ähnlichkeit im Öffnungsvorgang der beiderlei Geschlechtsorgane auch eine innere Übereinstimmung besteht, war eine

---

1) K. Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Suppl. II.

2) Annales des Sciences 1851, Tome XVI.

berechtigte Annahme, die sich bei näherer Untersuchung der Archegonien bis zu einer gewissen Grenze bestätigen sollte. Die Goebelsche Öffnungskappe läßt sich freilich, auf die Archegonien bezogen, nur als Analogon zu den Antheridien feststellen. Wäre man hierbei von den Archegonien ausgegangen, so hätte man diesen Terminus wohl nicht geprägt. Während nämlich bei den Antheridien die Öffnungskappe sich in der Mehrzahl der untersuchten Fälle ganz genau umschreiben läßt, ist bei den Archegonien ein Übergang zwischen Kappenzellen und den übrigen Zellen des Halses vorhanden. Diese Verschiedenheit findet vielleicht darin ihre Erklärung, daß bei den Antheridien nur eine enge Öffnung, die als Spritzloch zu funktionieren hat, hergestellt werden muß, während der Archegonienhals in einen trichterförmigen Aufnahmeapparat der Spermatozoen verwandelt werden soll (Fig. 1 *A*, *B*). Ein merklicher Unterschied bildet sich erst bei zu-

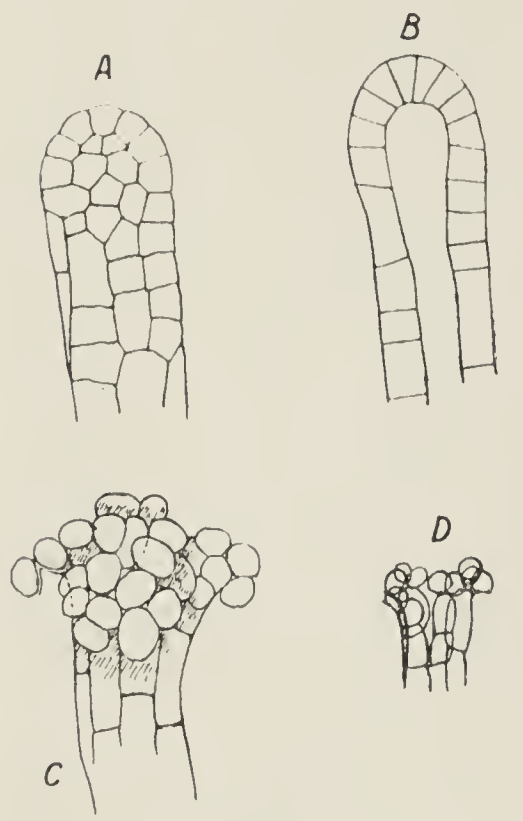

Fig. 1.

Fig. 1. *A*—*C* Archegonienspitzen von Mnium cuspidatum; *D* von Orthotrichum speciosum.

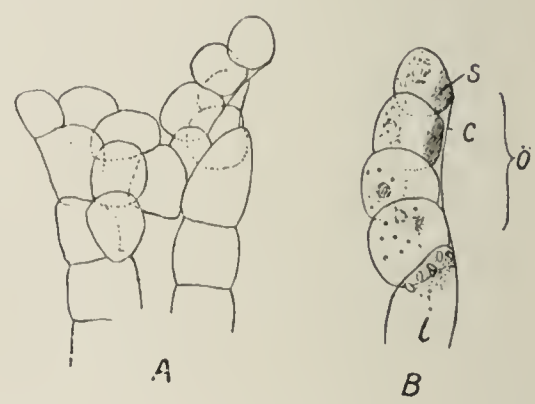

Fig. 2. Pellia calycina.
A Geöffnetes Archegonium.
B Zellen der Öffnungskappe (*ö*).
c Cuticula; *s* Schleimschicht;
i inaktive Zelle.

nehmender Reife aus. Bei einem jungen Archegonium sind noch alle Halszellen von ganz gleicher Größe und sind auch ziemlich gleichmäßig mit Stärke angefüllt. Allmählich streckt sich der Hals, seine Zellen werden länger, ihre Anordnung in Längsreihen, die sich oft noch strangartig drehen, fällt auf. Nur die Zellen der Spitze haben nach wie vor ihre würfelige oder keilförmige Gestalt behalten. Sie bilden über dem verdickten Ende des Halskanals ein Gewölbe, das im Längsschnitt aus 10—12 Zellen besteht (Fig. 1 *A*, *B*). Dies ist die Öffnungskappe, die sich auch hinsichtlich ihres Stärkegehaltes von den übrigen Halszellen unterscheidet. Untersucht man nämlich ein Archegonium

kurz vor dem Öffnen, so findet man den Stärkegehalt unverändert wieder bis auf die Zellen der Öffnungskappe, die vorher besonders voll waren, jetzt aber fast stärkefrei sind. Eine bedeutendere Anhäufung finden wir dagegen im Bauchteil, wo sie offenbar zur Ernährung des Embryos bestimmt sind. Möglicherweise ist die Stärke in den Kappenzellen zur Bildung von Schleim aufgebraucht worden, der sich in ihnen zu dieser Zeit in großer Menge vorfindet. Doch ist er im Gegensatz zu den Antheridien diffus in der Zelle eingelagert und läßt sich daher mit Färbemitteln schwer nachweisen. Am besten gelingt seine Sichtbarmachung durch Zusatz von Alkohol. Hierbei fand ich bei einer Gruppe verschiedenartiger Archegonien von Mnium überall die verschiedenen Zellen des Halskanals undurchsichtig. In den Kappenzellen hatte diese Veränderung des Inhaltes nur bei den reifen und kürzlich geöffneten stattgefunden, gleichwie bei dem von den Paraphysen ausgeschiedenen Schleim. Nur in einem Falle von Pellia calycina (Fig. 2) fand ich an der peripherischen Wand der Kappenzellen eine hyaline Schicht angelagert, die den übrigen Zellinhalt nach innen verdrängt hatte. Dieses würde also eine noch größere Übereinstimmung mit den Antheridien sein, als es in der Regel der Fall ist.

Ob sich ein Archegonium ohne jegliche Veranlassung von außen öffnet, konnte ich nicht ermitteln; in vielen Fällen mochte ein Anstoßen an den Objektträger oder eine unvermeidliche Erschütterung bei der Präparation die Eröffnung herbeigeführt haben. Gewöhnlich aber war es das Wasser, in dem ich die Objekte untersuchte, das den Schleim zur Quellung brachte und das Archegonium sprengte; ein noch stärkeres Gewaltmittel ist Kalilauge. Da das Wasser bekanntlich auch die Sprengung der Antheridien bewirkt (oder wenigstens beschleunigt), und für die Fortbildung der Spermatozoen absolut unentbehrlich ist, so liegt es nahe, in ihm ein notwendiges Hilfsmittel auch zur Öffnung der Archegonien zu erblicken.

Ich habe Archegonien untersucht von Mnium, Catharinea, Funaria, Orthotrichum, Polytrichum, Bryum und — zum Vergleich mit Lebermoosen — Pellia. Der Vorgang der Öffnung ist nun folgender: nachdem die Kappenzellen durch Quellen des Schleimes an Volumen zugenommen haben, üben sie einen Druck auf die sie umspannende Cuticula aus. Ist der Druck zu stark geworden, so platzt die Cuticula an der Spitze (Fig. 3) und rollt sich mitsamt den anhaftenden Zellen um. Oft sind es vier Lappen, welche die entstandene Öffnung krönen, doch ist hierin durchaus keine Gesetzmäßigkeit zu beobachten. Die Kappenzellen haben ihre Gestalt stark verändert: je nach ihrer früheren

Größe sind sie jetzt kugelig oder elliptisch geworden, die ursprünglich peripherische Wand haftet noch an der Cuticula, doch haben sich die anderen Wände stark ausgedehnt, drücken auf einander und bewirken dadurch das starke Umrollen der Lappen. Nach kurzer Zeit sieht man auch einige Zellen sich von der Cuticula loslösen. Mit Beginn des Platzens treten auch die Halskanalzellen langsam hervor, ihre Umrisse werden im Wasser immer undeutlicher, bis sie vollständig verquellen.

Schon aus dem ganzen Verlauf der Öffnung und dem späteren Heraustreten der Halskanalzellen geht hervor, daß nicht sie allein, wie bisher angenommen wurde, die Öffnung bewirken können. Desgleichen würde bei dieser Deutung völlig unklar sein, weshalb sich die Lappen der aufgesprengten Kappe so stark aufrollen. Am schlagendsten aber läßt sich die aktive Betätigung der Kappenzellen beweisen, wenn man ein reifes, ungeöffnetes Archegonium am Halsteil abschneidet. Sofort beginnt der Halskanalschleim durch die neugeschaffene Öffnung auszutreten, so daß er keinen Druck mehr auf die Wandungen der Kappe ausüben kann. Trotzdem erfolgt in vielen Fällen nach einiger Zeit ein regelmäßiges Öffnen an der Spitze des Archegoniums. Wo dies nicht der Fall war, war das Archegonium eben noch nicht reif.

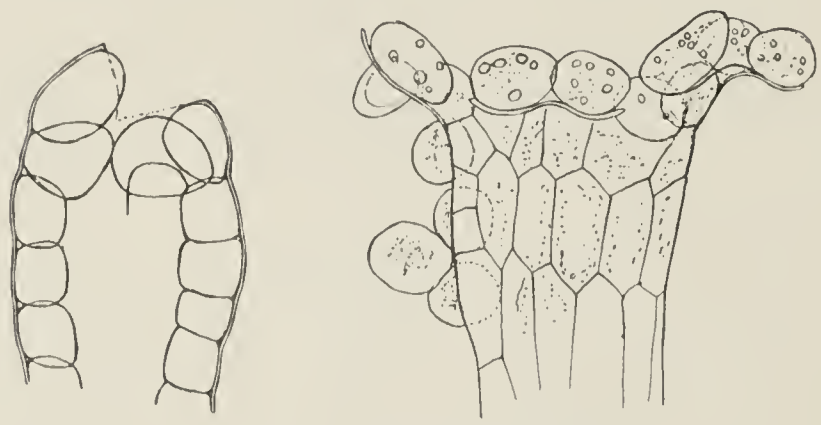

Fig. 3. Mnium undulatum.
Halb und ganz geöffnetes Archegonium.

Auch bei toten, in Alkohol fixierten Archegonien gelang es, falls sie sich im erforderlichen Reifestadium befanden, durch Zusatz von Wasser (oder Kalilauge) eine Öffnung herbeizuführen.

Außer der Quellung des Schleimes könnte man noch einem rein osmotischen Vorgang in den Kappenzellen eine Rolle bei der Öffnung zuschreiben. Unterwirft man aber ein eben geöffnetes Archegonium der Plasmolyse, so findet weder im einzelnen eine Gestaltsveränderung der Zellen statt, noch erfolgt durch Summierung kleinster, nicht wahrnehmbarer Veränderungen ein Zurückschlagen der Lappen.

Erscheinungen, wie sie Goebel für die Antheridien beschreibt, wo die Kappenzellen selbst platzen und ihren Inhalt nach innen oder nach außen entleeren, habe ich bei den Archegonien nicht beobachtet.

Im Anschluß an die hier gebrachten Untersuchungen über die Öffnungsweise der Archegonien will ich noch einige Abnormitäten be-

schreiben, die von Interesse sind, weil sie dazu beitragen können, über die Verwandtschaft zwischen Antheridien und Archegonien Klarheit zu schaffen [1]). Diese Verwandtschaft äußert sich zunächst in den jüngsten Entwicklungsstadien, wo die ersten Teilungswände eine gewisse Übereinstimmung aufweisen. Nachher treten Verschiedenheiten in der Entwicklung auf, deren Endresultat die große Menge fertiler Zellen im Antheridium einerseits, die Reduktion derselben auf eine einzige bei den Archegonien andererseits ist. Sowohl die Halskanal- als die Bauchkanalzellen können als steril gewordene Eizellen aufgefaßt werden. Diese Annahme wird durch Mißbildungen, wie sie schon von Hy, Lindberg u. a. beobachtet worden sind, gestützt.

Zwei Fälle, die sich diesen Beobachtungen anreihen, sind mir gelegentlich meiner Untersuchungen aufgefallen. Der erste betrifft Mnium cuspidatum (Fig. 4), bei dem ich in einer weiblichen Blüte neben normalen eine Reihe abnorm entwickelter Archegonien fand. Die Abnormität bezog sich nur auf den Inhalt des Archegonienbauches. Es war hier die unzweifelhafte Eizelle von mehreren größeren oder kleineren Zellen umgeben, während eine durch ihre Lage charakterisierte Bauchkanalzelle nicht deutlich zu erkennen war. In einem Archegonium hatte sich, ohne daß Öffnung und Befruchtung eingetreten wäre, diese Eizelle in zwei nahezu gleich große Zellen geteilt. Ob diese Fälle sich von einem Gesichtspunkt aus betrachten lassen und nur verschiedene Stadien ein und desselben Vorganges darstellen, sowie jeden Versuch einer Erklärung lasse ich offen, da sich an den Mikrotomschnitten eben nicht viel mehr als die Abnormität selbst feststellen ließ.

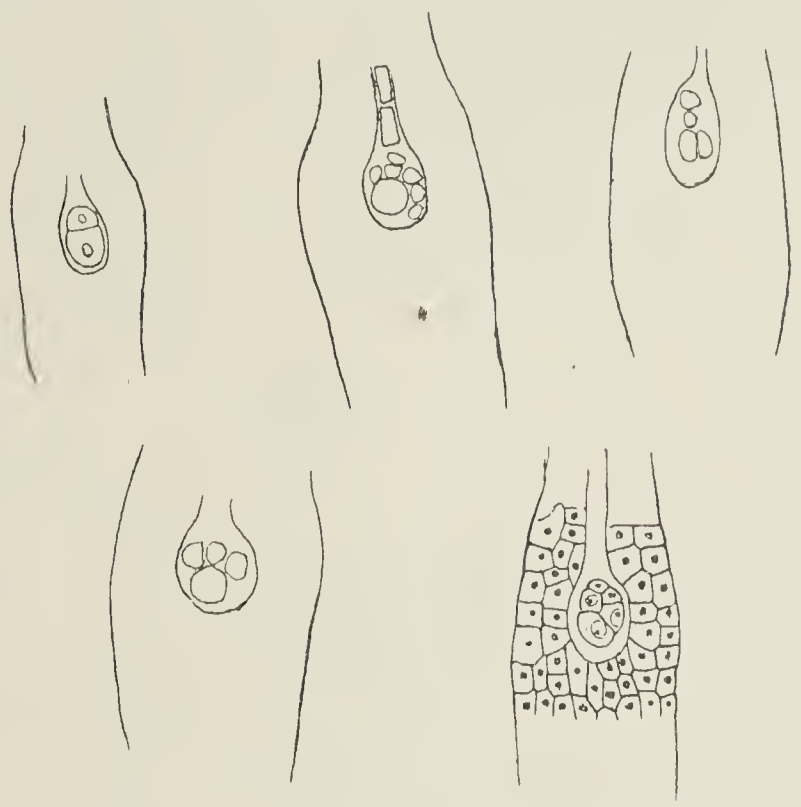

Fig. 4. Abnorme Archegonien von Mnium cuspidatum.

Im zweiten Fall war es ein nicht näher bestimmbares Bryum, dessen Rasen keine normalen Geschlechtsorgane besaß. Gebilde, die

1) Vgl. Goebel, Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, 90. Bd. (1902), pag. 295 ff.

äußerlich vollkommen Antheridien glichen, waren durchsichtig, sie enthielten nur eine homogene Masse. Es war dieses sogar bei den jüngsten deutlich zu sehen. Bei anderen saß auf einem derartigen leeren Antheridium ein Archegonienhals. Der Rasen wurde weiter kultiviert, doch entwickelte sich aus diesen abnormen Geschlechtsorganen nichts weiteres.

Das befruchtete Archegonium ist zunächst nach oben geöffnet, so daß der Embryo mit der Außenwelt durch den Halskanal kommuniziert. Doch ist er schon in jungen Stadien gegen ungünstige Einwirkungen durch einen Schleimmantel geschützt, den Waldner[1]) bei Sphagnum nachgewiesen hat. In höheren Altersstufen ist nicht mehr der ganze Embryo in eine Schleimmasse eingebettet, sondern nur der Halskanal ist durch einen Schleimpfropf verstopft. Im oberen Teil des Archegonienbauches breitet er sich längs der Wände aus, so daß er die Gestalt eines umgekehrten Bechers hat, in dessen Hohlraum die Spitze des jungen Sporogons hineintaucht.

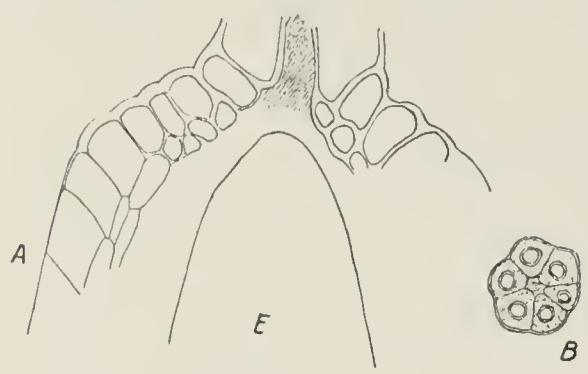

Fig. 5. Funaria hygrometrica. *A* Verstopfter Halskanal eines jungen Sporogons (*E* Embryo); *B* der Hals im Querschnitt.

Auch die Zellen an der Ansatzstelle des Halses haben eine Umbildung erfahren, die dem Embryo zum Schutze dient. Ihre Außenwände sind stark verdickt und bestehen aus einer korkähnlichen Substanz (Fig. 5). Auf einem Querschnitt durch den Hals sind zwei Verdickungsschichten erkennbar, die gegen Reagenzien wie konzentrierte Schwefelsäure standhielten. Im Hohlraum zwischen den Zellen ist der Schleimpfropf, der jedoch zu dieser Zeit ebenfalls chemische Veränderungen erfahren hat, sichtbar. So quillt er nicht bei Zusatz von Kalilauge und macht, der starken Färbbarkeit nach zu urteilen, den Eindruck eines viel dichteren Körpers.

Der Halsteil ist bei den meisten Mooshauben im Alter nicht mehr vorhanden, wahrscheinlich geht er durch einfaches Abbrechen verloren.

Das Abreißen der Calyptra vom Scheidchen fällt mit dem Beginn der Streckung des Sporogons zusammen. Man darf sich freilich nicht vorstellen, daß sich das junge Sporogon mit der Spitze gegen die Haube stemmt und sie auf diese Weise abreißt, denn zwischen Sporogon und

---

1) M. Waldner, Die Entwicklung des Sporogons von Andreaea und Sphagnuma, pag. 7.

Haube bleibt immer ein Zwischenraum bestehen, welcher erst schwindet, wenn das Sporogon die Haube tragen muß. Jedenfalls kommt es an der Spitze nie zu Druckerscheinungen, wie man sie im Fußteil beobachten kann. Fast regelmäßig fand ich sie bei Campylopus flexuosus, einem Moos, dem wir wegen der Cilienbildung an der Haube noch begegnen werden (Fig. 6 u. Fig. 7 *A*, *B*). Hier ragt die Spitze völlig frei in den Archegonienbauch, der Fuß dagegen hatte sich unter mehrfachen Knickungen und Krümmungen in das Gewebe der Mutterpflanze eingebohrt, was jedenfalls nur durch einen Druck zustande kommen konnte, der seinen Gegendruck an der verengten Stelle (*a*) hat.

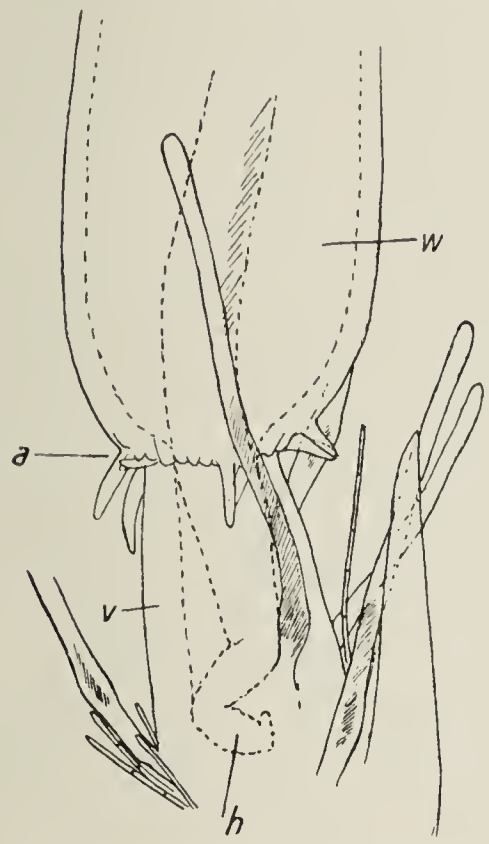

Fig. 6. Campylopus flexuosus. Junges Sporogon. *a* Abrißstelle der Haube; *v* Vaginula; *h* Haustorium; *w* Wasserbauch.

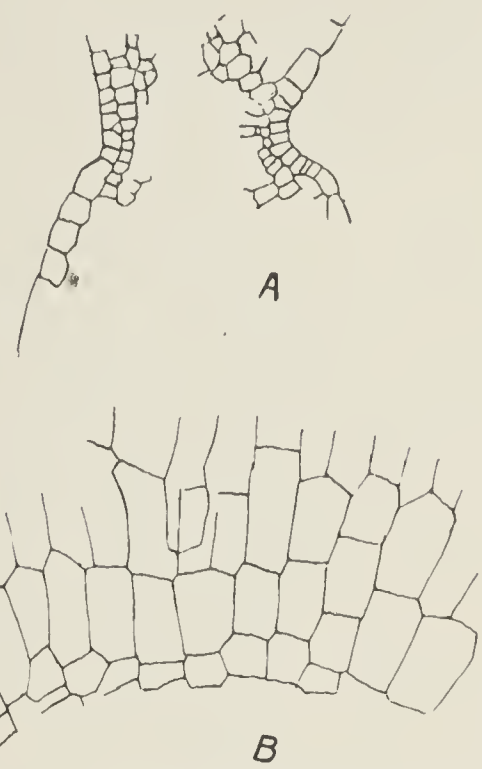

Fig. 7. Funaria hygrometrica. *A* Längsschnitt durch die Abrißstelle der Haube. *B* Unterste Partie des Wasserbauches.

Dies ist zugleich die Abrißstelle der Haube, die erstens durch die Einschnürung unter dem großen „Wasserbauch“ [1]), zweitens durch die Bildungsstelle von Wimpern, drittens durch ein kleinzelliges, meristematisches Gewebe unter demselben gekennzeichnet ist, das vom interkalaren Wachstum der Haube herrührt. Dieses meristematische Gewebe, das auch bei Moosen ohne so charakteristische Einschnürung und Wasserbauch zu erkennen ist, erleichtert das Abreißen ähnlich der Korkregion, die den Blattfall der höheren Pflanzen vorbereitet. Die Abrißstelle ist also vorgebildet.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 371 und Flora 1895, pag. 474.

Wo ein Wasserbauch vorhanden ist, wie bei Campylopus und besonders Funaria, da kommt ihm die wichtige physiologische Funktion zu, dem Embryo zu Zeiten von Trockenheit Wasser zukommen zu lassen. Ein Versuch sollte zunächst beweisen, ob der ausgetrocknete Wasserbauch imstande sei, von außen Wasser aufzunehmen. Es wurde ein Funariarasen, der aus jungen Sporogonen verschiedener Größe mit wohlgefüllten Wasserbäuchen bestand, unbedeckt über Nacht stehen gelassen. Am anderen Morgen war die Erde ganz ausgetrocknet, die Pflänzchen eingeschrumpft. Die Untersuchung der Wasserbäuche ergab, daß das Wasser aus ihnen völlig geschwunden war, doch war auch kein Luftgehalt zu konstatieren, vielmehr war der Hohlraum unter Faltenbildung der Bauchwand eingefallen. Der Rasen wurde nun wieder angefeuchtet und war am folgenden Morgen ganz frisch, die Wasserbäuche waren straff gefüllt.

Bei der Austrocknung muß natürlich eine Menge Wasser aus dem Bauch verdunsten. Ein Teil aber ist sicher vom Embryo aufgenommen worden. Es ließ sich beweisen, daß der Embryo gerade auf der Höhe des Wasserbauches besonders aufnahmefähig für Wasser ist, wozu folgender Versuch angestellt wurde: Isolierte Embryonen wurden in eine verdünnte Lösung von Eisenchlorid getan und nach einer halben Stunde in Ferrocyankali übertragen. Der blaue Niederschlag bildete sich nur an der Stelle, wo der Embryo vom Wasserbauch umgeben war.

Der Wasserbauch setzt seine Funktion als solcher auch nach dem Abreißen der Haube fort. Auch bei gestreckten Sporogonen findet man den Wasserbauch, der unten die Kapsel eng umschließt, mit Wasser gefüllt.

Die Bedeutung der Mooshaube.

Die Bedeutung der Laubmooshaube als Schutzorgan des jungen Sporogons hat man schon längst erkannt. Es ist ja auch das nächstliegende, daß man einem Pflanzenteil, der organisch nicht mehr mit der ganzen Pflanze in Verbindung steht, der aus abgestorbenen, oft verdickten Zellen besteht, und der sich in so charakteristischer Weise über ein im Wachsen begriffenes Gebilde stülpt, vor allem schützende Funktionen zuschreibt. Hier liegt im Grunde genommen nichts anderes vor, als die Bedeutung, die die Nebenblätter vieler Ficus-Arten u. a. haben, die zu einer Tüte zusammengerollt, die jungen noch nicht entfalteten Blätter umgeben, und später als abgestorbene Teile von ihrer Basis abgehoben werden.

Jedoch ist in der Ausbildung der Mooshauben eine große Mannigfaltigkeit zu bemerken, und im Zusammenhang damit ist auch die Rolle, die sie als Schutz des Sporogons spielen, eine sehr verschiedene. Die einen Moose besitzen stark entwickelte Hauben, die bis tief unter die Kapsel hinabreichen, rings herum gleichmäßig aus mehreren Schichten stark verdickter Zellen bestehen und lange Zeit über die Kapsel gestülpt bleiben. Als markantester Typus dieser Kategorie ist die Gattung Encalypta (Fig. 8) zu nennen. Die anderen Moose tragen Hauben, die sich, seit sie von der Vaginula losgetrennt wurden, nicht mehr viel entwickelt haben. Sie bestehen nur noch aus wenigen Zellschichten, die durch das Absterben und das damit verbundene Austrocknen — also rein passiv — eine etwas größere Resistenz erlangt haben. Den an Dicke zunehmenden Sporogonen waren sie nicht imstande zu folgen und werden daher einseitig oder an mehreren Stellen aufgeschlitzt,

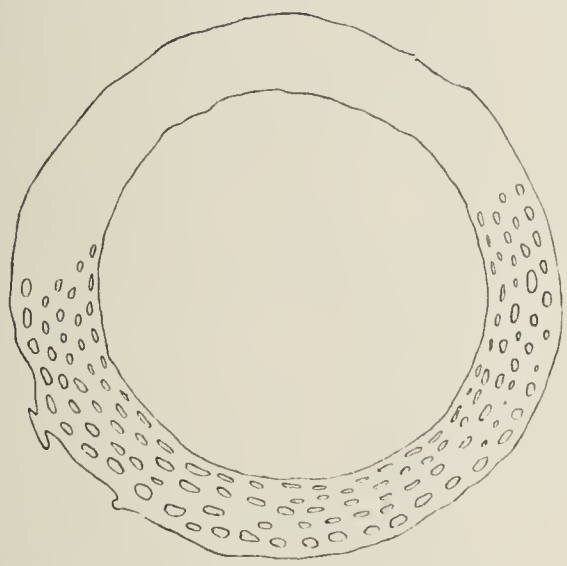

Fig. 8. Encalypta vulgaris. Haubenquerschnitt.

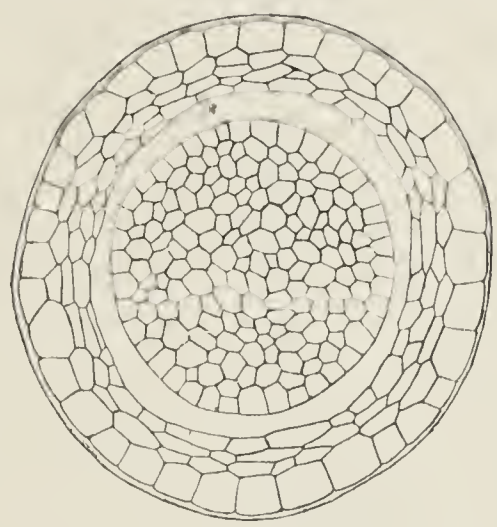

Fig. 9. Funaria hygrometrica. Querschnitt durch ein junges Sporogon.

womit oft auch ein frühzeitiges Abfallen herbeigeführt wird. (Beispiele und Modifikationen dieser verschiedenen Typen werden sich aus den Untersuchungen einzelner Moosgruppen ergeben.) Wenn eine solche Haube auch noch lange an der Kapsel bleibt, so spielt sie doch kaum mehr eine Rolle, da sie oft nur noch den geschnäbelten Deckel umhüllt. Dieser Schnabel ist übrigens oft von Bedeutung als Anheftungsstelle der Haube, und bei Encalypta z. B., wo schon in jungen Stadien ein Zwischenraum zwischen Kapselwand und Haube vorhanden ist, so daß diese bei einer leichten Erschütterung abfallen müßte, kostet es doch einige Mühe sie abzuheben, da sie in dem lang geschnäbelten Deckel eng anliegt, und oft gelingt es nicht, ohne den Schnabel zu verletzen. In vielen Fällen wird dann auch die Haube gleichzeitig mit dem Deckel abgeworfen, und hat dann also als Schutz der Sporen — wirksam oder nicht — bis zu deren Aussaat sich beteiligt.

Experimentell ist man aber, soviel ich weiß, dieser physiologischen Bedeutung der Haube nicht nachgegangen. Und doch ist es von Wichtigkeit zu untersuchen, inwiefern die innere und äußere Ausbildung der Haube mit der Erfüllung ihrer Aufgabe übereinstimmen. Zu diesem Zweck wurden einige Versuche angestellt, die im folgenden beschrieben seien:

I. Tortula muralis.

Am 14. September wurden an fünf Exemplaren von T. muralis die Hauben entfernt. Die Sporogone hatten eine Länge von 8—10 mm, ihre Kapselteile waren noch vollkommen embryonal, ohne eine Spur von Dickenzunahme; die Hauben waren häutig und gebräunt. Bei zweien wurde bei dieser Operation die Spitze des Sporogons abgerissen. Doch wurden sie trotzdem in der Kultur belassen. Am 21. Februar wurden weitere Exemplare enthaubt, ohne sie zu verletzen.

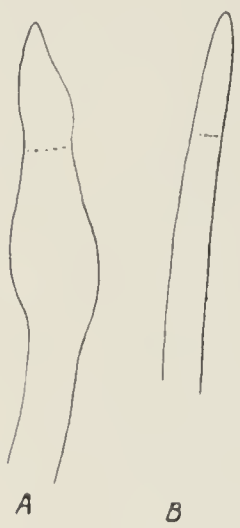

Fig. 10. Tortula muralis. *A* Junges Sporogon, seit 4 Tag. enthaubt; *B* ein normales von gleichem Alter.

Fig. 11. *A* Sporogon seit 6 Tagen enthaubt; *B* normales von gleichem Alter.

Am 25. Februar wurde ein Sporogon, das seit 4 Tagen enthäubt war, gezeichnet (Fig. 10 *A*) und daneben zum Vergleich ein gleichalteriges, normal mit Haube gewachsenes (Fig. 10 *B*). Bei beiden ist der Kapselteil schon differenziert: er besteht aus kleinzelligem meristematischem Gewebe, das reich an Chlorophyll ist. Im optischen Längsschnitt bemerkt man zwei dunkle Längsstreifen — die sporenbildende Schicht. Das Gewebe der Seta und des Deckels ist an den prosenchymatisch gestreckten, chlorophyllarmen Zellen leicht zu erkennen. Die Zellen des Deckels sind schon scharf rechts gedreht, entsprechend der späteren Drehung der Peristomzähne. Doch ist diese Differenzierung beim Enthaubten viel weiter vorgeschritten. Besonders ist der Unterschied in der Dickenzunahme auffallend. Während das normal gewachsene noch gleichmäßig gegen die Spitze verjüngt ist, und die Dicke der Seta noch nirgends überschreitet, ist beim Enthaubten der Kapselteil bis aufs Doppelte angeschwollen. Auch bei den normalen sind schon Spaltöffnungen angelegt, bei den enthaubten aber sind sie schon zu voller

Entwicklung gelangt, und daß am Morgen oft große Wassertropfen an den Kapseln hingen, obgleich die Kultur nur mäßig feucht gehalten wurde, beweist, daß sie schon funktionsfähig sind. Die normalen dagegen enthielten zwischen Kapsel und Haube nur Luft.

27. Februar: Die enthaubten Sporogone entwickeln sich gut weiter. Die Kapsel ist gleichmäßig dick, ein Annulus hat sich ausgebildet, bei einem ist die Spitze des Deckels etwas gebräunt — gleichfalls ein Zeichen vorzeitiger Reife. Wieder werden zwei gleichalterige — ein normales und ein enthaubtes — gezeichnet (Fig. 11 *A* u. *B*). Auffallend ist bei beiden der große Fortschritt in der Entwicklung während der letzten zwei Tage. Noch weitere drei Sporogone werden enthaubt.

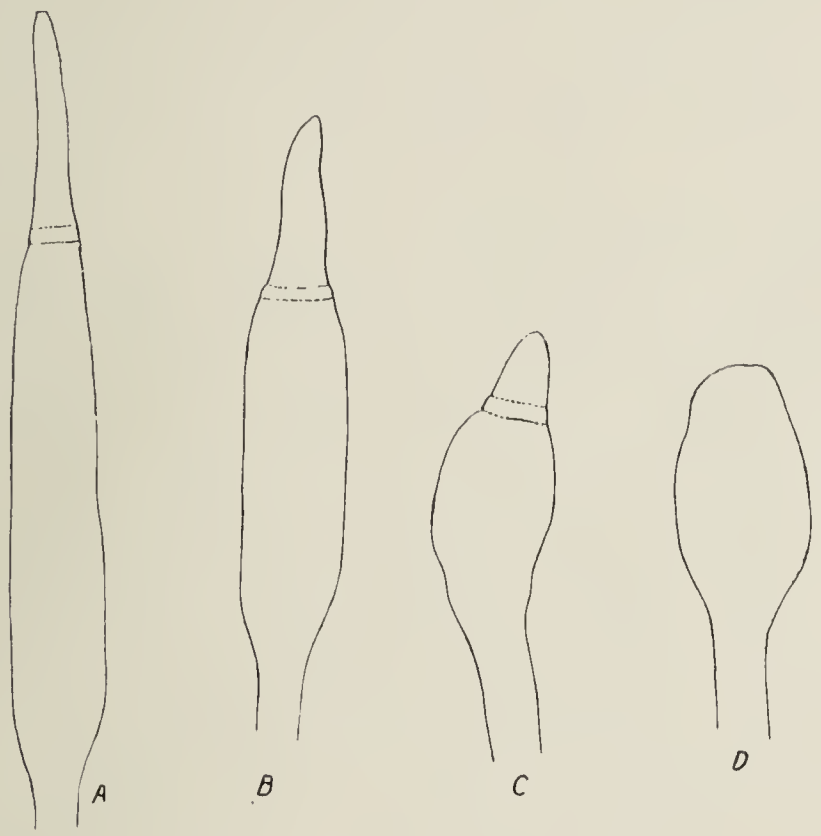

Fig. 12. Tortula muralis. *A* Normales Sporogon von gleichem Alter wie die folgenden; *B* Sporogon, seit 18 Tagen enthaubt; *C* und *D* Sporogon, seit 21 Tagen enthaubt.

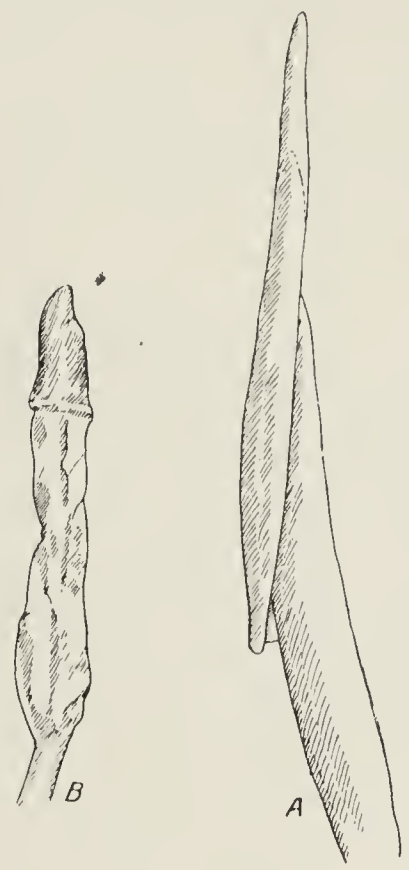

Fig. 13. Tortula muralis. *A* Normales Sporogon; *B* Sporogon, seit $1^1/_2$ Monaten enthaubt.

4. März: Alle enthaubten vom 21. und 27. Februar entwickeln sich gut. Die älteren sind den jüngeren um einiges voraus, besonders sind die Deckelspitzen schon stark gebräunt und das Grün der Kapsel ist nicht mehr ganz rein. Sie sind unförmlich dick und haben eine abenteuerliche Gestalt, so daß die Haube geradezu als Form zu wirken scheint (Fig. 12).

Von den am 18. Februar enthaubten und verletzten hat sich das eine vollständig ohne Deckel weiterentwickelt, ist jedoch sehr kurz und dick geworden.

27. April: Alle Sporogone sind stark gebräunt und scheinen ihre endgültige Größe erreicht zu haben. Eine normale Kapsel (Fig. 13 *A*) maß 4 mm, wovon 1 mm auf den Deckel entfällt, den die Haube noch um 1 mm überragt. Doch enthielten sie noch keine reifen Sporen. Keines von den normalen hatte noch seine Haube abgeworfen, obgleich sie jetzt kaum mehr von Bedeutung sein konnte. Von den enthaubten unterscheiden sie sich auch durch die gedrehte Seta der letzteren, eine Erscheinung, die erst mit der Reife eintritt. Am besten sehen noch die jüngst enthaubten aus, doch auch sie sind stark geschrumpft und enthalten keine keimfähigen Sporen. Die enthaubten älteren Datums sind tot (Fig. 13 *B*). Die Kultur war während der Osterferien nicht vor Schimmel zu bewahren gewesen, der besonders die Sporogone befallen hat. Doch haben ihm die enthaubten viel geringeren Widerstand entgegensetzen können als die normalen, von denen eine Sporenreife noch zu erwarten wäre.

II. Encalypta vulgaris.

Am 4. März wurden mehrere Sporogone enthaubt. Die Haube umschließt den Schnabel des Deckels äußerst fest; es war daher nur selten möglich, die Haube abzuziehen ohne den Deckel zu verletzen. Die Sporogone hatten schon eine beträchtliche Dicke erreicht, die das vier- bis fünffache der Seta betrug. Spaltöffnungen waren schon ausgebildet, der Deckel durch seine Chlorophyllosigkeit scharf gegen die Kapsel abgesetzt. Gebräunt war jedoch noch kein Teil. Es waren also Kapseln, die ihre endgültige Größe schon erreicht hatten, die nur noch auf den Vollzug der Sporenreife hin geprüft werden sollten.

Am 16. März waren alle enthaubten Exemplare von Pilzen infiziert. Pilzhyphen waren im Innern des Sporogons, besonders deutlich im Deckel zu sehen, traten aber auch heraus.

28. März: Die meisten enthaubten haben ihre Entwicklung eingestellt. Andere hatten es zu einer Sporenreife gebracht und unterschieden sich weder durch die Größe der Sporen noch der Kapsel wesentlich von den normalen. Nur der Deckel war bei ihnen regelmäßig geschrumpft. Daß die enthaubten es zu einem relativ günstigen Resultat gebracht haben, erklärt sich wohl daraus, daß sie schon weit in der Entwicklung vorgeschritten waren, als der Versuch begonnen wurde; zweitens, daß die Kultur andauernd feucht gehalten wurde. Wären jüngere Sporogone zum Versuch verwendet worden, so hätte das Entfernen der so kräftigen Haube sicher tiefgreifende Folgen gehabt.

III. Polytrichum juniperinum.

Am 5. März wurde ein Rasen von Polytrichum juniperinum zur Kultur angesetzt. Die Sporogone waren noch alle sehr jung; die meisten hatten die Haube an der Basis noch nicht abgerissen, und von einer Verdickung des Kapselteiles ist noch keine Spur zu bemerken. Die Haube haftet sehr fest am Sporogon, nur bei dreien gelang die Enthaubung ohne Verletzung.

17. März: Die enthaubten haben sich weniger gestreckt als die normalen. Sie haben unregelmäßige Krümmungen ausgeführt. Unter der Spitze sind sie ein wenig angeschwollen; offenbar entwickelt sich nur der oberste Teil der sporenbildenden Schicht zu Sporen. Am gleichen Tage wurde bei einem Sporogon der Haarbesatz der Haube entfernt.

27. April: Fast alle normalen Sporogone haben sich sehr gut entwickelt, ebenso das Exemplar, an dessen Haube die Haare entfernt waren, obgleich die an ihm belassene häutige Haube sehr klein ist und nur eine Seite des Deckels schützt, während die ganze Kapsel bloß liegt. Dennoch ist sie vom selben blassen Grün geblieben, wie die vom Haarmantel geschützten; die Sporen sind noch ganz unreif. Dagegen hat sich von den drei völlig enthaubten nur eines entwickelt. Die Seta ragt nur ca. 1 cm über den Perichaetialblättern empor und ist unregelmäßig gekrümmt. Die Kapsel ist ungefähr $1^1/_2$ mm lang und ebenso dick, von kugeliger Gestalt, stark geschrumpft, in der Farbe jedoch von den normalen nicht verschieden. Der Deckel stumpf und grün, ein Halsteil nicht entwickelt. Unter der Kapsel ist die Seta verdorrt, so daß auf eine weitere Entwicklung nicht zu rechnen ist. Das Sporogon wurde abgeschnitten und zu mikroskopischer Untersuchung verwandt. Hierbei zeigte sich, daß nur der obere Teil der Kapsel einen wohlausgebildeten Sporensack mit Sporen enthielt, im unteren Teil war das Gewebe wenig differenziert. Querteilungen waren dicht auf einander gefolgt, doch hatten sich die Zellen nicht gestreckt. Daher rührte die geringe Längsausdehnung der Kapsel, das Fehlen des Halses und die Kürze der Seta. Auch im stumpfen Deckel machten sich auffallende Rückstände bemerkbar: so war das Peristom nur andeutungsweise vorhanden.

Aus diesen angeführten Versuchen geht hervor, daß die Haube nicht allein als Schutzorgan gegen Austrocknen wirksam ist, denn diese Gefahr ließe sich durch feuchtgehaltene Kulturen beseitigen, sondern daß sie das Sporogon auch vor einer Reihe anderer Schädigungen bewahrt. So sahen wir, daß die ebenmäßige, schlanke Gestalt, die die

Haube den Tortulakapseln aufprägte, verloren ging, wenn wir sie ohne diese „Form“ wachsen ließen. Einer Infektion durch Pilze, die sich gerade bei feuchtgehaltener Kultur nicht vermeiden ließ, waren die enthäubten Sporogone in höherem Maße ausgesetzt als die anderen, ja einmal fand ich sogar zwei Milben, die sich an der Spitze der zarten Tortulasporogone festgesetzt hatten, deren schädliche Wirkung aber nicht weiter ausgeprobt wurde.

Zweitens trat aus diesen Versuchen der Unterschied im Verhalten ungleich starker Hauben hervor. Die kleinen dünnhäutigen Tortulahauben konnten schon in frühen Stadien entfernt werden, ohne daß in der Entwicklung der Sporogone und in der Sporenreife so tiefgreifende Veränderungen stattfanden, wie wir sie bei Encalypta sahen. Deren Haube ist aber auch von anderem Bau, die Zellen liegen in mehreren Schichten, sind stark verdickt und die ganze Haube reicht viel tiefer unter die Kapsel hinab. Trotzdem wir die Hauben in einem sehr vorgerückten Stadium enthäubten, konnten sie sich nicht zu Ende entwickeln.

Von besonderem Interesse ist die Art, wie das Sporogon auf einen solchen Eingriff reagiert. Überall sahen wir eine Notreife der Sporen eingeleitet. Die Verkürzung der Kapseln von Tortula und Polytrichum kommt dadurch zustande, daß alle verfügbaren Nährstoffe dem am weitesten vorgeschrittenen Teile der sporenbildenden Schicht, d. i. dem obersten, zugeführt werden. Alles weniger wesentliche, die Seta, der Hals, das Peristom, wird mehr oder minder preisgegeben; verlustig gegangene Deckel werden nur soweit ersetzt, als zum Verschluß der Wunde notwendig ist. Mit um so größerer Beschleunigung aber geht die kleine Menge Sporen der Reife entgegen. Daher dies Vorauseilen der enthäubten Sporogone gegenüber den normal wachsenden. Trotz alledem ist die Reife nicht gesichert und oft genug gehen solche Sporogone vorher zugrunde.

Von besonderem Interesse sind diejenigen Mooshauben, welche irgendwelche Anhangsgebilde an ihrer Oberfläche entwickeln. Da man unter „Haaren“ im engeren Sinne nur aus Epidermiszellen hervorgegangene Bildungen zu verstehen gewohnt ist, die Mooshauben aber keine ausgeprägte Epidermis besitzen, so läßt sich in unserem Falle diese Benennung nur in erweitertem Sinne gebrauchen. Hierzu aber haben wir volles Recht, da sich die Haubenhaare der Moose in anatomischer wie physiologischer Hinsicht den Haaren der höheren Pflanze völlig ähnlich verhalten.

Bezüglich der morphologischen Bedeutung der Haare hat Goebel die Meinung ausgesprochen, sie seien Protonemafäden begrenzten Wachstums. Dafür spricht erstens, daß sich unter Umständen aus manchen Haaren ganz normales Protonema entwickeln kann, so bei Conomitrium Julianum, wo dies geradezu eine Art der Fortpflanzung bedeutet, ferner bei Mnium orthorhynchum, bei dem Correns eine Protonema bildende Haube fand. Zweitens spricht hierfür die von Goebel festgestellte Ähnlichkeit des Polytrichaceenfilzes mit Rhizoiden, die sich z. B. in schief gestellten Querwänden äußert.

Eine Homologie läßt sich überhaupt zwischen allen haarartigen Bildungen der Moospflanze durchführen. Die blattachselständigen Haare (Chaetomitrium, Eriopus) sind den Paraphysen der Blüte am nächsten verwandt, sie haben mit ihnen auch die Funktion der Schleimabsonderung gemein. Diese ist genau beschrieben für Diphyscium, doch ist sie auch bei anderen Moosen mit großen Blüten und zahlreichen Paraphysen nicht zu bezweifeln. So fand ich bei Mnium undulatum (Fig. 14) den Raum zwischen den Blättern und Paraphysen von einem Schleim angefüllt, der sich mit Safranin gut färben ließ. Zwischen den Paraphysen und den Haarbildungen am jungen Epigon fand ich bei manchen Arten alle Übergangsformen, und die Längsteilungen, die viele typische Haubenhaare aufweisen, finden wir auch bei manchen Paraphysen, so z. B. bei Dawsonia. Viele Paraphysen sind durch eine bis drei dünnwandige gebräunte Basalzellen ausgezeichnet (Fig. 19), die aber gleichfalls kein ausschlaggebendes Charakteristikum sind, da die Haubenhaare von Psilopilum Ulei dasselbe Merkmal tragen (Fig. 22 *A*). Zwischen den Paraphysen und den Haubenhaaren besteht bei vielen Moosen allerdings ein scharfer Unterschied. Bei manchen aber sind die Grenzen der einen wie der anderen verwischt, sie gehen in einander über. Bei einem jungen Sporogon, dessen Haube noch nicht von der Vaginula abgelöst ist, ist ja meist der Entstehungsort beider Arten von Haargebilden derselbe. Die Haube wird nur zum geringsten Teil aus dem Archegoniumbauch gebildet, den größten Anteil nimmt an ihr der Fuß, der durch das sich einbohrende Haustorium zum Wachsen angeregt wird. Die mit heraufziehenden Paraphysen gehen meist zugrunde, sonst kämen viele über die Abrißstelle zu stehen und wir könnten sie an der fertigen Haube wieder-

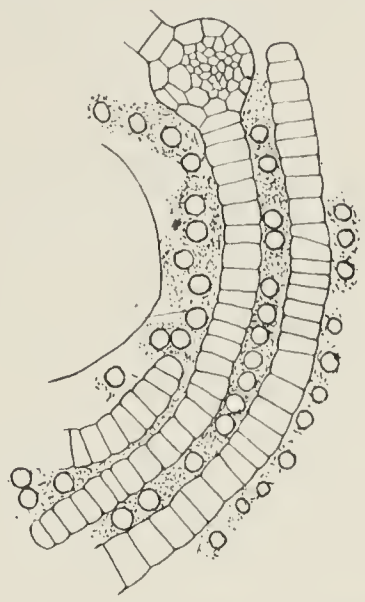

Fig. 14. Mnium undulatum. Schleimabsondernde Paraphysen.

finden. Kommt es doch ausnahmsweise vor, daß sogar unbefruchtet gebliebene Archegonien mit der Haube in die Höhe gehoben werden; so fand ich eins bei Chaetomitrium horridulum, das in halber Höhe der Haube stand (Fig. 22 *C*).

Meist sind die Haare freilich eine Neubildung, die erst kurz vor dem Abreißen der Haube ihren Anfang nimmt. Die ersten Entwicklungsstadien sind denn auch von denen der Paraphysen, Achselhaare usw. verschieden, da letztere aus einem bis dahin unverändert embryonal gebliebenen Gewebe hervorgehen, die Haubenhaare dagegen aus Zellen entstehen, die schon den Charakter eines Dauergewebes angenommen hatten. Es sollen nun einige Gruppen, die in dieser Hinsicht von Interesse sind, in bezug auf die Entwicklung, Morphologie und physiologische Bedeutung ihrer Haare besprochen werden.

IV. Orthotrichaceae.

Der große Verwandtschaftskreis der allermeistens baum- und felsbewohnenden Orthotrichaeceen läßt sich in zwei Gruppen scheiden, die Zygodonteae und Orthotricheae. Eines der wesentlichen Unterscheidungsmerkmale ist die kappenförmige Haube (Calyptra cuculliformis) der einen, die mützenförmige (mitraeformis) der anderen. Diese Einteilung, deren sich auch die Systematik bedient, hat sich als unhaltbar herausgestellt, da Moose mit kappenförmiger Haube unzweifelhaft zu den Orthotricheen gehören; doch für unsere Zwecke ist diese Einteilung wohl verwendbar. Dieses Einteilungsmerkmal wird durch ein anderes begleitet, nämlich dem der Behaarung der Haube, indem die kappenförmigen alle nackt, die mützenförmigen (mit wenigen Ausnahmen) behaart sind. Ein vermittelndes Glied zwischen beiden Untergruppen stellt Drumondia dar. Deren Haube ist anfangs glockenförmig und am Rande mehrfach geschlitzt, ähnlich wie bei den Macromitrien. Später reißt sie an einer Seite auf, und ist somit in die Reihe derer zu stellen, die sich nicht dem einen oder dem anderen Typus unterordnen lassen. An der Spitze ist die Haube durch vorgestülpte Zellen rauh; dies leitet uns über zu den nun folgenden großen Gattungen: Orthotrichum, Ulota, Macromitrium. Erstere beiden sind Bewohner der gemäßigten Zone, in den Tropen werden sie durch die artenreichen Macromitrien vertreten.

Orthotrichum und Ulota sind nah verwandte Gattungen. Die schwächere Behaarung der einen, die stärkere der anderen ist kein durchgreifendes Merkmal, zumal die Ausbildung der Haare bei beiden übereinstimmend ist. Bei wenig behaarten finden wir einfache Zell-

reihen, die nicht einmal immer verdickt sind. Bei der höchst behaarten gehen die Zellreihen allmählich in Zellflächen und sogar Zellkörper über mit mächtig verdickten Wänden und zäpfchen- und zahnförmigen Hervorragungen in der Nähe der Scheidewände. Die Haare sind aber nach aufwärts gerichtet oder liegen der Haube an; nur bei den stärkst behaarten und eben von der Vaginula losgerissenen Hauben krümmen sich die untersten Haare abwärts und schützen die bloßgelegten Teile des jungen Sporogons.

Fig. 15. Orthotrichum. *A* Junges Sporogon im Querschnitt; *B* Querschnitt durch einzelne Haare.

Am befruchteten Archegonium beginnen sich sehr bald mehrere Längsrippen zu bilden (Fig. 16 *A*), die in ihrer Anlage schon vorhanden sind, während von Haaren noch keine Spur zu bemerken ist. Doch auch diese nehmen ihren Ursprung in einem sehr frühen Stadium,

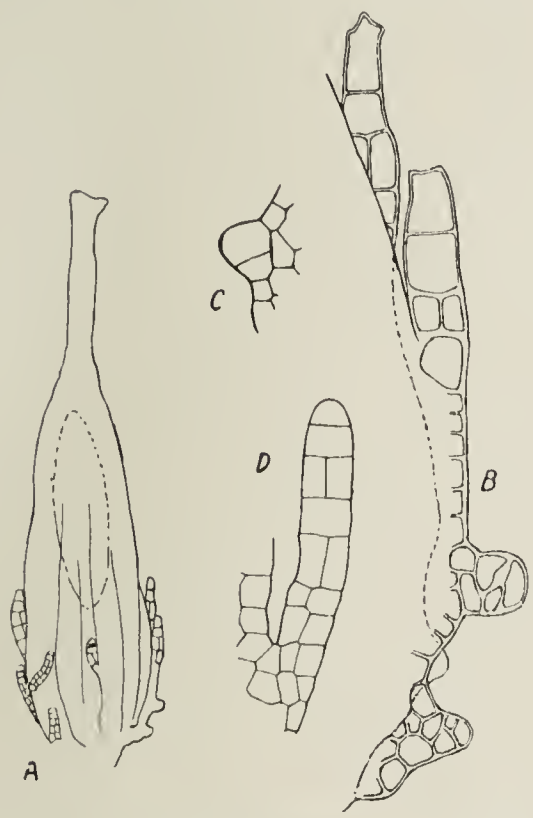

Fig. 16. Orthotrichum. *A* Junges Sporogon mit Haaranlage; *B* ein Teil desselben vergrößert; *C*, *D* Haaranlagen.

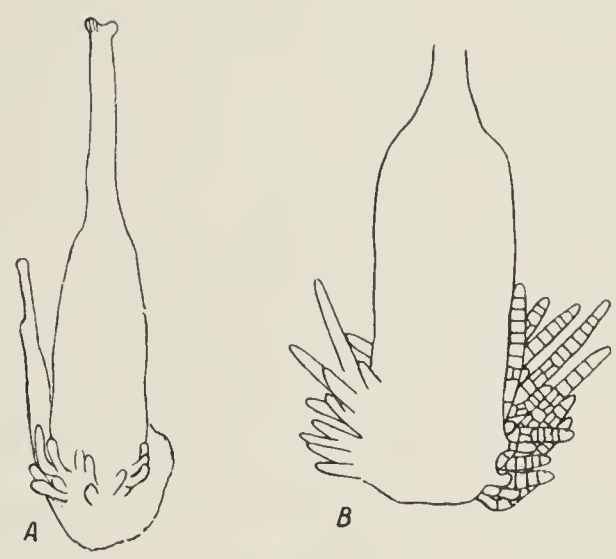

Fig. 17. Orthotrichum speciosum. *A* Junges Sporogon; *B* älteres Stadium.

wenn der Embryo erst aus drei bis vier Zellen besteht. Die Haaranlagen stehen auf den Rippen des Epigons und schreiten in ihrer Entwicklung von oben nach unten, in basipetaler Reihenfolge, fort, was mit dem Wachsen der Calyptra in der untersten Region, in der Nähe der künftigen Abrißstelle zusammenhängt. Die Haare beginnen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Eine Zelle der Haube schwillt

mammillenartig an und teilt sich durch eine schräge Wand. Die zweite Scheidewand trifft nahezu senkrecht auf die erste, die dritte auf die zweite. Doch verliert dieser Vorgang bald seine Regelmäßigkeit. Einerseits finden in den unteren abgetrennten Segmentzellen wiederholt sekundäre Teilungen statt, die den Verlauf der primären Wände undeutlich machen; andererseits geht am Scheitel die segmentale Teilung bald in eine einfache Querteilung, senkrecht zur Längsachse des Haares, über. Die auf diese Weise entstandenen zylindrischen Zellen teilen sich dann gewöhnlich noch durch Längswände. Die heranwachsenden Haare verdicken sehr stark ihre Wände und bilden an den Spitzen Papillen. Fig 16 *A* stellt ein weniger stark behaartes Orthotrichum dar, das sich zur Untersuchung der Entwicklung besser eignet als die dichtbehaarten, wie z. B. O. speciosum, von dem Fig. 17 *A* ein junges Sporogon, Fig. 17 *B* ein vorgeschritteneres wiedergibt.

Die Rippen haben unterdessen mächtig zugenommen (Fig. 15), die Zahl kann bis zu 17 ansteigen, sie bestehen aus mehreren Zellschichten, können sich an der Kante abflachen und sogar in Nebenrippen teilen. In die Furchen zwischen ihnen drängen sich die Haare, die, wie der Querschnitt zeigt, acht Zellen starke Körper darstellen können. Es ist auf diese Weise ein Apparat mit starker kapillarer Wirkung hergestellt. Die innerste Schicht des Epigons bildet keine scharf umschriebene Grenze. Einige dünnwandige Zellen ragen in das Lumen vor, in dem der Embryo liegt, andere haben sich ganz aus dem Zusammenhang gelöst. Es ist dies ein Vorgang, wie wir ihn bei den meisten Moosen wiederfinden. Wir sahen früher, daß die Wand des Archegonienbauches sehr stärkereich ist, und sprachen die Vermutung aus, diese Stärke diene dem Embryo als Nahrung. Nun sehen wir, daß nicht allein die Stärke aufgebraucht wird, sondern das ganze innere Gewebe der Haube vom Embryo nach und nach resorbiert wird. Von den 8—10 Schichten des Epigons (exklusive Rippen) bleiben in der erwachsenen Haube nur die drei bis vier äußersten. Die Destruktion dringt bis in die Rippen vor, die ausgehöhlt und in Falten verwandelt werden, wie wir sie so typisch an den Orthotrichaceenhauben wiederfinden. Diese Einrichtung ermöglicht es zugleich der Haube mit dem in die Dicke wachsenden Sporogon Schritt zu halten. Die Falten werden auseinander gezogen und die Haube bedeckt nach wie vor die Kapsel ohne einzureißen.

---

1) Siehe auch P. G. Lorentz, Studien über die Moosarten: Orthotrichum Schubartianum Ltz., Campylopus Mülleri Ltz. und Weissia zonata Brid. Verhandl. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien 1867.

Die hohlen Falten sind bemerkbar, noch ehe die Haube sich von der Vaginula loslöst. Man findet die Höhlungen mit Wasser angefüllt, das bei einsetzender Trockenheit verdunstet und durch Luftblasen ersetzt wird. Läßt man dann wieder Wasser zutreten, so wird es von den anliegenden Haaren kapillar festgehalten, die Haube saugt es auf und bald schwinden die Luftblasen wieder. Auch die Zellen der Haare selbst können, obgleich sie schon tot und bei Trockenheit lufthaltig sind, sich wieder mit Wasser füllen. Hier läßt sich also die Funktion der Haare ohne weiteres durch die Beobachtung feststellen. Bewiesen sind hiermit die Beziehungen zwischen Behaarung und Feuchtigkeit jedoch noch nicht. Dies läßt sich auf zweierlei Wegen machen: erstens mittels des Experimentes, zweitens durch Vergleichung der verschiedenen Orthotrichum-Arten. Außer der Feuchtigkeit spielen natürlich noch viele andere Faktoren mit: von außen her z. B. Beleuchtung und Substrat, die in der ganzen Pflanze schon Veränderungen hervorgerufen haben können, weshalb außer den allgemeinen Standortsverhältnissen auch der ganze vegetative Pflanzenkörper zu untersuchen sein wird.

1. Um die Beeinflussung der Behaarung durch die Feuchtigkeit der Umgebung experimentell zu prüfen, wurde ein Rasen des stark behaarten Orthotrichum speciosum auf einem Stück Torf unter einer Glasglocke kultiviert, wobei für große Feuchtigkeit gesorgt wurde. Derartige Versuche haben jedoch im ganzen nur wenig Aussicht auf Erfolg. Es sind sehr wenig plastische Elemente mit denen experimentiert wird, Elemente, die frühzeitig ihre Entwicklung beenden, nachdem sie bis dahin unter verschiedenartigen Schutzvorrichtungen gestanden haben, die sie äußeren Einflüssen so gut wie unzugänglich machten. Die meisten Moose können außerdem eine dauernde Veränderung der äußeren Bedingungen nicht ertragen, auch wenn sie in der Natur den größten Schwankungen zwischen trocken und feucht Stand halten. Diejenigen Baum- und Felsbewohner, von denen dies besonders gilt, haben andererseits so vollkommene Schutzvorrichtungen ausgebildet, daß derartige experimentelle Eingriffe kaum von Einfluß sein können. Das Orthotrichum, mit dem im Herbst der Versuch angestellt wurde, besaß noch ganz junge Sporogone, an denen größtenteils noch keine Haare angelegt waren. Als erschwerender Umstand kam noch hinzu, daß es gerade während des Winters feucht gehalten werden mußte, einer Zeit, die in der Natur von großer Trockenheit begleitet ist. Das Resultat war denn auch ein wenig zufriedenstellendes. Die meisten Äste der Pflanze wurden braun und gingen ein. Es sproßten aber am Rande des Rasens neue Ästchen mit etwas entfernt gestellten Blättern,

doch von freudig grüner Farbe. Von den jungen Sporogonen brachte es nur ein einziges zu voller Entwicklung. Zahlenmäßig konnte an seiner Haube die Abnahme der Behaarung nicht festgestellt werden; im Vergleich mit normalen Hauben fiel sie aber doch auf, auch waren die Zellwände der Haare nicht so verdickt.

2. Vergleich der Orthotricha untereinander.

A. Cryptopora.

O. anomalum. Sporogon relativ lang gestielt, bis zu 4 mm. Das längste bei Orthotrichum vorkommende. Diese exponierte Lage der Kapsel macht die stärkere Ausbildung des Assimilationskörpers erklärlich, namentlich die dicht papillösen Blätter. Ebenso die Haube, die nach Limpricht zwar mit „spärlich und wenig papillösen Haaren" bedeckt sein soll, die ich jedoch recht stark entwickelt fand. Standort vorzugsweise an Felsen, exponiert.

O. saxatile wurde trotz des doppelten Peristoms des einen und einfachen des anderen lange Zeit als Varietät von O. anomalum angesehen. Im Habitus stimmen die beiden Arten sehr überein, weshalb sie sich zu einem Vergleich besonders eignen. Dem noch trockneren Standort (nur kalkhaltige Gesteine) entsprechend, hat sich die Seta auf 3 mm verkürzt, die Behaarung der Haube hat aber eher abgenommen.

O. cupulatum und O. nudum wurden früher ebenfalls als eine Grundform angesehen und O. nudum als var. riparium von O. cupulatum betrachtet. Die Haube der Hauptform selbst ist nur spärlich behaart; die Varietät, eines der wenigen Orthotricha [1]), die untergetaucht oder wenigstens an überrieselten und nassen Felsen wächst, hat nackte Hauben oder nur ganz wenig behaarte. Wahrscheinlich ist hier die Haube im Gegensatz zur Mehrzahl der anderen Arten dieser Gattung flüchtig, was bei den abweichenden Standortsverhältnissen leicht verständlich wäre. Jedenfalls fand ich unter dem Herbarmaterial keine Hauben. Ebenso wie beim vorher genannten Paar hat auch hier die Form vom trockneren Standort eine kürzere Seta als die vom feuchteren.

O. urnigerum und das nahe verwandte O. Schubartianum sind Formen, die von der allgemeinen Regel eine Ausnahme machen. Obgleich für sie ein schattiger Standort angegeben wird, tragen Blätter und Haube, ja sogar die Vaginula, xerophilen Charakter, O. Schubartianum ist dicht behaart.

O. perforatum macht mit seiner mäßig behaarten Haube gleichfalls eine Ausnahme, doch sind die Blattzellen wenig verdickt.

---

1) Siehe auch O. rivulare.

O. diaphanum. Obwohl die Haube nur wenig behaart oder nackt ist, trägt der Assimilationskörper ausgeprägte xerophile Merkmale — das bei den einheimischen Orthotricha nicht häufige Glashaar. Vielleicht ist diese Schutzvorrichtung, die in anderen Verwandtschaftskreisen sehr häufig ist (Grimmia, Rhacomitrium, Hedwigia, Barbula), durch die frühe Fruchtzeit dieses Mooses zu erklären. Während nämlich die meisten Orthotricha ihre Sporen im Sommer zur Reife bringen [1]), ist dies bei O. diaphanum schon im April oder Mai der Fall und die Entwicklungsdauer demgemäß eine beschleunigte (12—14 Monate gegen durchschnittlich 17 der anderen). Da hier hauptsächlich das Sporogon das schutzbedürftige Organ ist, so würde man gerade hier eine stark behaarte Haube erwarten können. Doch da die Kapsel tief in den Blätterschopf eingesenkt ist, so mag der Schutz, den die Glashaare gewähren, ausreichen, wenn nicht gar den der Haube übertreffen. Von Varietäten ist die var. aquatica interessant, doch da Exemplare überhaupt sehr selten sind, so konnte ich nicht viel mehr erfahren als was der Name sagt. Die Glashaare der Blätter sind hier kurz.

O. rivulare. Gleich O. nudum eine wasserbewohnende flutende Form. Dementsprechend der ganze Habitus, die stattliche Länge von 2—4 cm, die lockere Beblätterung. Die kurze Seta und eingesenkte Kapsel darf uns hier nicht wundernehmen, es ist das eine Erscheinung, die wir bei den meisten flutenden Moosen wiederfinden (Fontinalis, Cinclidotus u. a.). Die Haube ist, wie nicht anders zu erwarten, völlig nackt.

Die folgenden vier Arten: O. Winteri, pulchellum, leucomitrium und paradoxum sind unter sich nahe verwandt. Alle bilden dichte, niedrige Polster und sind, mit Ausnahme des seltenen O. paradoxum, baumbewohnend. Ihre Hauben sind, wie die meisten aus der Reihe der Cryptopora, nackt.

Ungefähr 10 Arten, die noch zu den Cryptopora gehören, bieten nichts besonderes. Es sind lauter kleine Pflänzchen von polsterförmigem Wuchs, die selten mehr als 1 cm Höhe erreichen. Die Länge der Seta ist übereinstimmend gering, 0,2—0,7 mm. Alle außer zwei alpinen Arten, O. alpestre und Arnellii, sind baumbewohnend. Drei Arten haben schwach behaarte Hauben, alle anderen sind nackt.

---

1) Siehe Grimm, Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. Hedwigia 1903.

B. Phaneropora.

Eine ähnliche Mannigfaltigkeit wie unter den Cryptopora herrscht auch in der Gruppe der Phaneropora. Am Habitus oder am Bau der Blätter läßt sich nicht erkennen, ob ein Orthotrichum zu dem einen oder dem anderen gehört. Doch sind, wie wir sehen werden, xerophile Anpassungen häufiger.

O. fastigiatum und affine sind zunächst noch Arten, die sich dem Gesamtcharakter der Gruppe nur wenig nähern. Zwar sind die Blattzellen papillös und ihre Wände verdickt, doch ist die Behaarung der Haube nicht hervorragend stark.

O. rupestre. Blattzellen beiderseits mit Papillen, stark verdickt, bei O. Sturmii außerdem die Blattlamina am Rande und an der Spitze zweischichtig. Bei beiden Arten ist die Haube außerordentlich stark behaart. Die Haare sind durchweg mehrzellreihig, stark papillös und hin und her gebogen.

Am typischsten ist das weit verbreitete O. speciosum ausgebildet. Als Parallelerscheinung geht neben der starken Behaarung der Haube eine verlängerte Seta einher, die auch bei O. rupestre und Sturmii einiges über den Durchschnitt geht. Unter den Cryptopora konnte dies nur bei O. anomalum hervorgehoben werden; bei O. speciosum beträgt die Länge der Seta ungefähr 1,5 mm und ist bei dem nah verwandten O. Killiasii noch größer. Die Verwandtschaft dieses weit selteneren Alpenmooses mit O. speciosum ist, sofern das Peristom maßgebend ist, unzweifelhaft. Der Standort ist aber ein anderer, da es in Felsspalten wächst, „in welche direktes Sonnenlicht nicht eindringen kann“. Dem entsprechend ist die Behaarung der Haube geringer als bei speciosum.

Auch die anderen Arten sind mehr oder weniger behaart; etwas schwächer ist dies bei O. acuminatum, doch ist hier eine kurz gestielte Kapsel zwischen lang zugespitzten Perichaetialblättern verborgen. O. obtusifolium ist die einzige Art, die in manchen Fällen auch nackt vorkommt, sie weicht aber auch in anderer Beziehung vom Haupttypus ab, so daß sie ohne Berücksichtigung bleiben kann.

Die hier angeführten Daten stützen sich außer auf eigene Untersuchungen an Herbarmaterial, besonders auf die Beschreibungen in Rabenhorst's Cryptogamenflora. Die Benützung dieser Angaben halte ich aber für einen Vorzug, denn hierdurch ist jede tendenziöse Subjektivität ausgeschlossen. Über die Deutungen, die ich auf Grund dieser Daten anstelle, kann man freilich verschiedener Meinung sein, für uns ist nur

wichtig, daß sich eine Parallelität in den Erscheinungen konstatieren läßt, die zur Annahme einer Korrelation wohl berechtigt. Als solche ist am auffallendsten die, daß die kryptoporen Arten nackte oder weniger stark behaarte Hauben besitzen, unter den phaneroporen dagegen keine Art vorkommt, die absolut nackt wäre, vielmehr sind es zum Teil sehr stark behaarte Formen. Daß dieses keine Zufälligkeit ist, geht auch aus dem Vergleich mit der nahe verwandten Gattung Ulota hervor. Hier sind alle Arten phaneropor und alle tragen stark behaarte Hauben. Erklären läßt sich diese Tatsache nicht. Offenbar macht der Schutz gegen zu große Transpiration mittels eingesenkter Spaltöffnungen und verengtem Vorhof einen weiteren Schutz, den eine stark behaarte Haube gewähren würde, unnötig. Von dieser letzteren Vorrichtung wird nur dann Gebrauch gemacht, wenn die Spaltöffnungen offen daliegen. Denn daß die Ausbildung der Spaltöffnungen das primäre ist, von dem die Behaarung der Haube als etwas sekundäres abhängt, dürfen wir bei der viel größeren Konstanz der Spaltöffnungen, die auch bei den Varietäten keiner Abänderung unterworfen sind, mit Sicherheit annehmen. Hier vikariiert also die eine Schutzvorrichtung für die andere. Andererseits aber sehen wir oft, daß mit Verstärkung eines Merkmales die Verstärkung eines anderen Schritt hält und dies würde uns zum mindesten ebenso erklärlich scheinen. Warum in unserem Falle das Verhältnis das umgekehrte ist, entzieht sich unserem Verständnis, und wir müssen es mit der Konstatierung der Tatsache genug sein lassen.

Aus den Einzelfällen, sofern sie einen Erklärungsversuch überhaupt zuließen, geht dasselbe hervor, wie aus dem vorhin angeführten Experiment: ein trockener Standort bedingt stärkere Ausbildung der Behaarung, ein feuchter setzt sie herab.

Macromitrium.

Diese große Gattung kommt fast ausschließlich in den Tropen vor. Leider fehlt noch eine eingehende Abhandlung für die ganze Gattung, denn auch die bisher aufgestellten Einteilungssysteme haben sich schon wiederholt als unzureichend erwiesen. In Engler's „Pflanzenfamilien“ richtet sich die Einteilung nach der Verteilung der Geschlechter und dem äußeren Habitus, die Unterabteilungen aber sind auf ganz willkürlich gewählte Merkmale basiert: einmal ist das Peristom ausschlaggebend, wobei neben zwei Abteilungen mit vorhandenem und fehlendem Peristom eine dritte mit „unbekanntem“ Peristom aufgestellt wird; ein anderes Mal sind die Perichaetialblätter und ein drittes Mal

das Verhalten der Blätter in trockenem Zustande das Charakteristikum. Eine genaue Behandlung der javanischen Makromitrien findet man bei Fleischer[1]). Fleischer hat wenigstens ein einheitliches Einteilungsprinzip für die ganze Mooswelt und teilt auch die schwierige Gattung der Macromitrien nach dem Peristom ein. Ob auf diese Weise ein natürliches System zustande kommt, mag dahingestellt bleiben. In unserem Falle ist nur wichtig, ob sich die verwandtschaftlichen Beziehungen, die sich daraus ergeben, als Stütze für das Studium der Haube eignen. Dies trifft bis zu einer gewissen Grenze zu, indem z. B. das Subgenus Diplohymenium sich in zwei Sektionen teilen läßt, deren eine, Cometium, durchweg behaarte, deren andere, Epilimitrium, durchweg nackte Hauben besitzt. Subgenus Macromitrium, das durch einfaches Peristom ausgezeichnet ist, umfaßt sowohl nackthaubige, als auch behaarte Arten, im allgemeinen erreicht hier die Behaarung nicht die gewaltige Entwicklung wie in der Sektion Cometium. Es wechselt aber nicht nur die Behaarung stark ab, auch die Form der Haube ist keine einheitliche für die ganze Gattung. So besitzt die Untergattung Orthophyllina (nach Engler's „Pflanzenfamilien") einseitig aufgeschlitzte Hauben, während sich bei weitem die Mehrzahl dem Typus der Orthotrichumhaube nähert, indem die Haube ebenso wie dort faltig ist. Auch bei Macromitrium sind es zumeist die verdickten Rippen, an denen die Haare ihren Ursprung nehmen, die dünnbleibenden Täler dagegen reißen in der Regel bis zur Mitte der Haube auf. So entsteht ein äußerst zierlicher Typus, wie er in vollendeter Form bei M. circosum zu finden ist. Durch die dichten und tiefen Schlitze ist hier ein Gebilde zustande gekommen, wie es durch einen anderen Vorgang bei manchen Campylopusarten auftritt.

Genauere Untersuchungen, betreffend die Beziehungen zwischen Standort und Behaarung, wie dies bei Orthotrichum möglich war, ließen sich hier nicht anstellen, denn sowohl die Angaben in den Büchern als auch im Herbar waren höchst unzureichend. Meist beschränkten sie sich auf die geographische Bezeichnung des Fundortes, welche keine Schlüsse auf die äußeren Verhältnisse erlaubten. Es sei nur hervorgehoben, daß fast alle Rindenbewohner des tropischen Urwaldes sind, einer Region, in der andere Moose mit behaarten Hauben sehr häufig sind.

Außer den Haubenhaaren besitzen die Macromitrien auch andere xerophile Merkmale: der kriechende mit starkem Rhizoidenfilz versehene

---

1) Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg.

Hauptstengel, die dichte Beblätterung, oft außerordentlich hohe Papillen an allen Blattzellen, dagegen freilich eine Seta von beträchtlicher Länge. Die Spaltöffnungen sind bei allen phaneropor, was mit der für Orthotrichum und Ulota angenommenen Korrelation übereinstimmt.

Aus den von mir untersuchten Herbarexemplaren seien nur einige wenige Repräsentanten kurz hervorgehoben.

M. fasciculare (zu Eumacromitrium gehörig). Haube mehrfach unregelmäßig geschlitzt, Behaarung undeutlich, zum Teil Höcker, die vielleicht abgebrochene Haarstummel sind, zum Teil einzelreihige, kurze Haare.

M. Didymodon. Obgleich ein Eumacromitrium, ist die Haube einseitig, nackt.

M. Giraldii (China). Haube ähnlich wie bei Orthotrichum, nicht oder kaum merklich geschlitzt. Sehr stark behaart (Fig. 18). Haare lang und dünn, sehr kraus, Längsteilungen in den Haaren sind die Regel, Zellwände stark verdickt und papillös. Auch bei den Paraphysen sind Längsteilungen und verdickte Wände häufig. Fig. 19 zeigt ein junges Sporogon, das die Haare nur erst angelegt hat. Die Paraphysen, die sonst von den Haaren nicht zu unterscheiden sind, zeichnen sich hier durch eine bis drei gebräunte, dünnwandige Basalzellen aus. Doch ist dies kein ausschließliches Merkmal der Paraphysen, wir treffen sie bei den Haubenhaaren von Psilopilum Ulei gleichfalls an.

Fig. 18. Haube von Macromitrium Giraldii.

M. incurvifolium. Haare mehrzellreihig, die einen dicht über der Abrißstelle der Haube, stark abwärts gekrümmt, die anderen die Spitze dicht umhüllend und überragend; dazwischen eine fast nackte Zone. Es scheint hier eine ähnliche physiologische Differenzierung vorzuliegen, wie bei den jugendlichen Sporogonen von Polytrichum[1]). Nur

1) Goebel, Organographie.

ist das äußere Bild mit ins Alter herübergenommen, jedenfalls aber ohne die funktionelle Verschiedenheit beibehalten zu haben.

M. celebense (Java). Berggarten von Tjibodas. Schwach behaart; die Haare beginnen mehrzellreihig, werden aber bald einreihig und liegen an der Spitze dicht an.

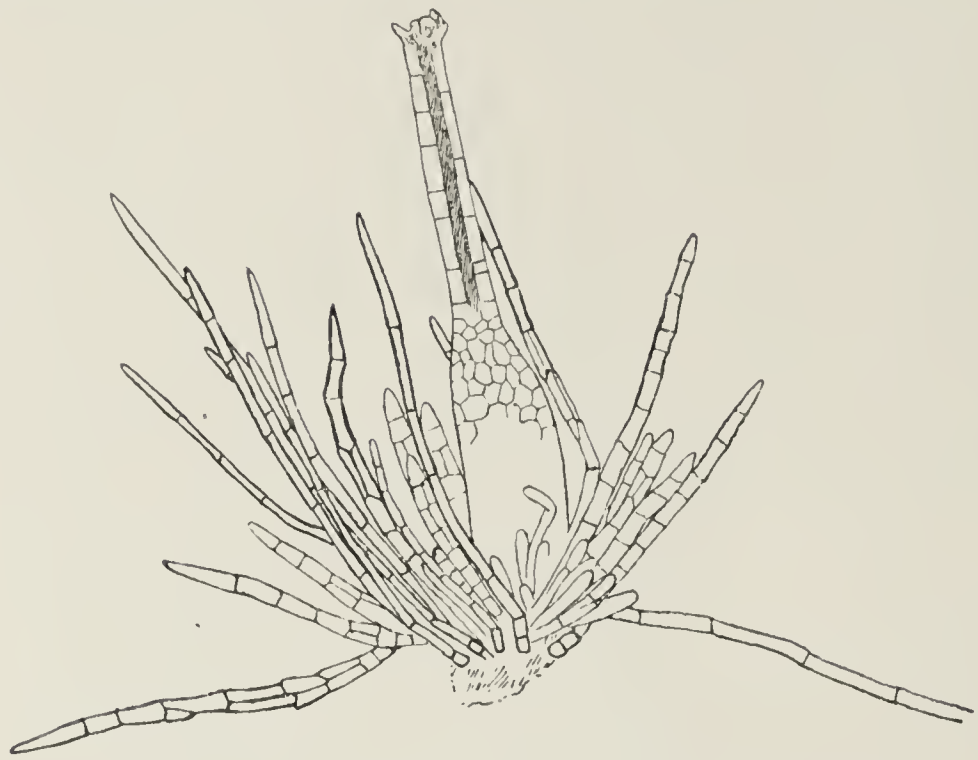

Fig. 19. Junges Sporogon von Macromitrium Giraldii.

M. Catharinense. Brasilianische Art (an Zweigen am Rande der Serra Geral). Blätter lang und kraus; Hauben groß, außerordentlich dicht behaart. Haare hin und her gebogen, einzellreihig.

M. cirrosum und crassirameum (Südamerika). Haube nackt. Hier ist der Typus der zerschlitzten Haube sehr stark ausgeprägt, sie ist fast bis zur Mitte in feine Streifen zerlegt.

M. crassiusculum. Eine zu Orthophyllina gehörende Form mit seitlich aufgeschlitzter Haube. Unter diesem Namen fand ich im Herbar drei verschiedene Moose, von denen nur das eine mit kappenförmiger Haube das rechte sein konnte; ein anderes hatte eine nackte tief und dicht geschlitzte mützenförmige Haube, das dritte, von ganz abweichendem Habitus, besaß überhaupt keine Hauben.

Dicranaceae.

Unter den Dicranaceae nimmt die Gattung Campylopus mit ihren nächsten Verwandten nicht nur hinsichtlich des Baues der Blattrippe und des Peristoms eine gesonderte Stellung ein, sondern es besteht ein Unterschied auch in der Haube, die bei manchen Arten an der Basis gewimpert ist. Es gilt dies besonders von den Gattungen: Sphaerothecium, Brothera, Campylopus und Pilopogon. Einige Arten der beiden letzten Gattungen werden von einigen Autoren unter dem Namen Thysanomitrium zusammengefaßt. Die Nomenklatur ist überhaupt noch recht schwankend in diesem Verwandtschaftskreise, wie denn auch Sphaerothecium zu Campylopus gerechnet wird.

Die Haare stehen bei diesen Moosen — abweichend von allen anderen — nur an der Basis der Haube und sind nach abwärts gerichtet. Sie entwickeln sich zu einer Zeit, wo die Haube noch mit der Vaginula im Zusammenhang steht. Von Campylopus war die Rede schon gelegentlich der Behandlung des Abtrennungsvorgangs der Haube von der Vaginula. Das Epigon ist an der Grenze zwischen beiden Organen, die aus ihm hervorgehen, stark eingeschnürt und oberhalb dieser Einschnürung zu einem großen Wasserbauche erweitert (Fig. 6). Der Unterschied im Zellbau der beiden durch die Einschnürung von einander getrennten Gewebe fällt schon beim ersten Blick auf. Die Vaginula besteht aus kleinen hervorgewölbten Zellen der zukünftigen Haube. Diese Hervorwölbungen nehmen allmählich an Größe zu und stülpen sich nach abwärts zu Haaren aus. Es sind zunächst nur die äußersten Randzellen, die zu Haaren auswachsen, doch können nachträglich auch anliegende Zellen einer höheren Reihe Haare bilden. Da die Haube erst später abreißt, so bleibt eine Knickung bestehen zwischen Haube und Haaren, die auch bei der ausgewachsenen Haube noch nicht ganz verwischt ist. Den oberen Schenkel dieser Knickung, die einwärts gebogene Haubenbasis, finden wir auch bei wimperlosen Arten wieder. Die ausgewachsenen Haare sind nur kurz, selten erreichen sie die Länge von 1 mm, sie bleiben meist einzellig, eine Ausnahme machen Pilopogon-Arten, wie z. B. P. gracilis, wo auch Querteilungen vorkommen.

Sphaerothecium (= Campylopus) comosum soll gewimperte Hauben besitzen, doch fand ich im Herbar eine Haube mit glattem, schwach einwärts gebogenem Rand. Die andere Art, S. reconditum, war leider im Herbar nicht vorhanden.

Von Brothera nur sterile Exemplare im Herbar.

Campylopus annamensis. An einem Flußufer in Annam. Haare bis 0,5 mm lang, dicht, gebogen, teils hyalin, teils gebräunt. Wände sehr stark verdickt, Papillen bildend (Fig. 20 *C*).

C. chionophilus. Zellen der Haube wie der Haare stark verdickt. Haare entspringen auch aus Zellen über dem unteren Rande und sind zum Teil aufwärts gebogen. Nova Granata, in 2500—2600 m Höhe.

C. collinus. Blätter mit langem Glashaar. Cilien der Haube dicht, über den alten sind Anlagen von jungen Haaren sichtbar. Hügel im Campo von Laguna (Brasilien).

C. Dozyanus (sive Blumii). Java, Tjibodas. Reich fruchtende Art, mehrere Sporogone aus einem Stämmchen. Haube klein, mehr-

fach geschlitzt, die Haare kommen daher in Gruppen zu stehen. Die Haare von verschiedener, meist sehr geringer Länge, wenig verdickt. Zellen der Haube bis auf den untersten Wulst ebenfalls nicht verdickt.

C. flexuosus (Fig. 20 *A*, *B*). An ein und demselben Rasen fand ich Hauben mit Wimpern und ohne. Bei letzteren ist der aus unverdickten, langgestreckten Zellen bestehende Haubenrand stark geschlitzt; wenige Cilien an einer Stelle angedeutet. Auch Hauben mit ganz glattem Rand, dessen Zellen quadratisch und kubisch waren.

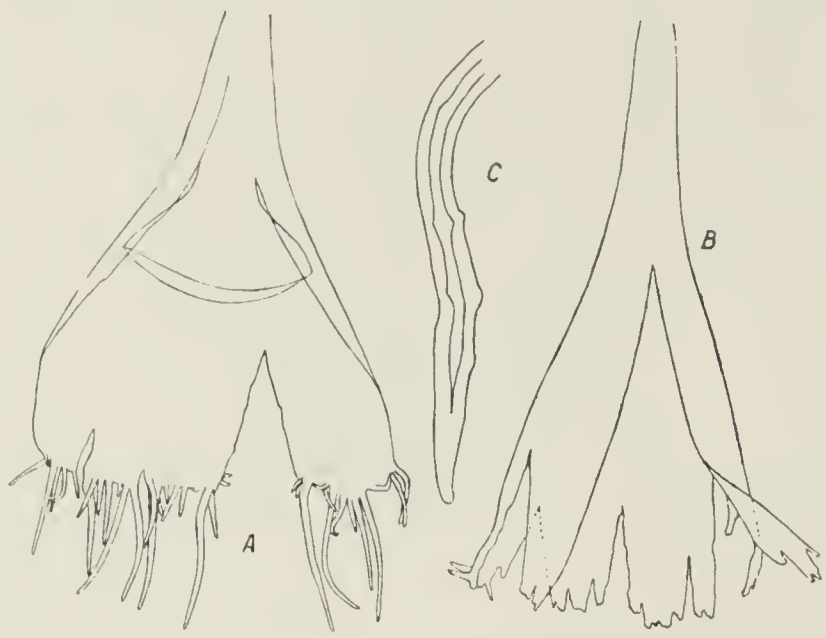

Fig. 20. *A*, *B* Campylopus flexuosus. Haube mit und ohne Cilien. *C* Cilie von Campylopus annamensis.

C. flexifolius. Ein Vertreter jener Gruppe, die konstant wimperlos ist. Haubenrand glatt. Die Zellen werden nach abwärts quadratisch und dünnwandig. Schlitzbildung außer einem Hauptschlitz nur wenig.

Pilopogon gracilis. Dichter Haarbesatz von 1 mm Länge. Die Haare sind leicht gebogen, die längsten mit ein bis zwei Querwänden, die entweder dicht über einer Papille schräg gestellt sind oder senkrecht das gleichmäßig dicke Haar durchsetzen. Die Wände sind sehr wenig verdickt, stellenweise Papillen bildend.

Über die Bedeutung der Behaarung bei den Campylopodeen läßt sich schwer ein Urteil bilden. Im erwachsenen Zustand ist die Haube meist klein im Vergleich zur Kapsel, sie ist gewöhnlich bis zur Spitze aufgeschlitzt und bedeckt nur etwa die Hälfte der Kapsel. Die Seta ist lang, eingesenkte Sporogone kommen nicht vor. Die Seta ist gerade, öfters gekrümmt, so daß die Kapsel oft auf Umwegen, ähnlich wie bei manchen Grimmia-Arten, in den Schutz des Moosrasens gelangt. Dieser ist denn auch oft mit langen Glashaaren ausgerüstet. Einen eigenartigen Vorgang hat W. Lorch[1]) für Thysanomitrium Beccarii beschrieben. Es sollen sich hier die Sporogone, mit der Haubenspitze voran, in die tiefsten Stellen des Bechers, der das Stämmchen krönt, bohren. Durch eine nachträgliche Streckung der Seta werden dann die Kapseln losgerissen und emporgehoben, während Haube und Deckel

1) Lorch a. a. O.

im Laub stecken bleiben. Lorch zeichnet die Hauben nicht nur am Rande gewimpert, sondern auch von der Spitze an mit einem dichten Haarfilz bedeckt. Es würde also in diesem Falle den abwärts gerichteten Haubenhaaren eine neue Bedeutung zukommen, sie dienten gleichsam als Widerhaken, die dem Zug der sich streckenden Seta entgegenwirkten. Ich habe jedoch über derartige Hauben weder in der Literatur Angaben gefunden, noch im Herbarmaterial irgendwo den ganzen Vorgang beobachten können, obwohl ein Loslösen der Haube gleichzeitig mit dem Deckel häufig ist.

Als Schutz gegen Austrocknung und eventuell zur Wasseraufnahme können die Wimpern wohl nur in jungen Stadien, solange sich die Seta nicht gestreckt hat, wirksam sein. Die fehlende oder stärkere oder schwächere Bewimperung mit den Standortsverhältnissen in Beziehung zu bringen, ist eine schwere Aufgabe, da die Campylopus-Arten auf Substraten wachsen, die kaum auf ihre größere oder geringere Trockenheit schließen lassen. Sie wachsen meist auf Torfboden, der ja zeitweilig sehr trocken, andererseits aber auch sehr feucht sein kann. Auch auf modernden Baumstämmen oder auf Sandstein findet man sie, meist in Gesellschaft anderer Moose, dichte Rasen bildend, so daß von keiner exponierten Lage, wie bei Orthotrichum, die Rede sein kann.

Splachnaceae.

Die Gattungen dieser Familie gehören zum Teil jener biologisch interessanten Gruppe von Moosen an, die auf stickstoffreichem Substrat — tierischen Exkrementen oder sogar direkt auf Leichen wachsen. Ein anderer Teil, zu dem einige Arten der Gattung Tayloria gehören, ist dagegen baumbewohnend. Diese letzteren besitzen dann auch Merkmale, wie wir sie in Übereinstimmung mit den abweichenden Standortsverhältnissen wiederholt bei Moosen antreffen. Zwar ist der ganze Habitus der Pflanze ziemlich unverändert geblieben, es treten aber hier zerschlitzte und zu Haaren ausgezogene Blätter, eingesenkte Kapseln und rauhe bis langhaarige Hauben auf. Dies gilt besonders von den beiden Untergattungen der Taylorieen: Brachymitrium und Orthodon. Von dem langhaarigen Typus konnte ich leider keine Repräsentanten im Herbar finden, doch zeigen auch die „rauhen“ Hauben zur Genüge, worauf es ankommt.

T. Cochabambae aus Bolivia. Im Blatt keinerlei Differenzen vom gewöhnlichem Splachnaceenblatte, die Seta jedoch kurz, 24 mm lang. Die Haube (Fig. 21 *A*, *B*) besteht aus sechs bis sieben Zell-

schichten, deren äußerste stark gebläht und dünnwandig ist. Ihre Zellen stülpen sich zu schräg abwärts gerichteten mammillenartigen Hauben hervor. Die inneren Schichten sind etwas dickwandiger, die innerste besteht aus dislocierten Zellen, wie dies bei Mooshauben in der Regel der Fall ist.

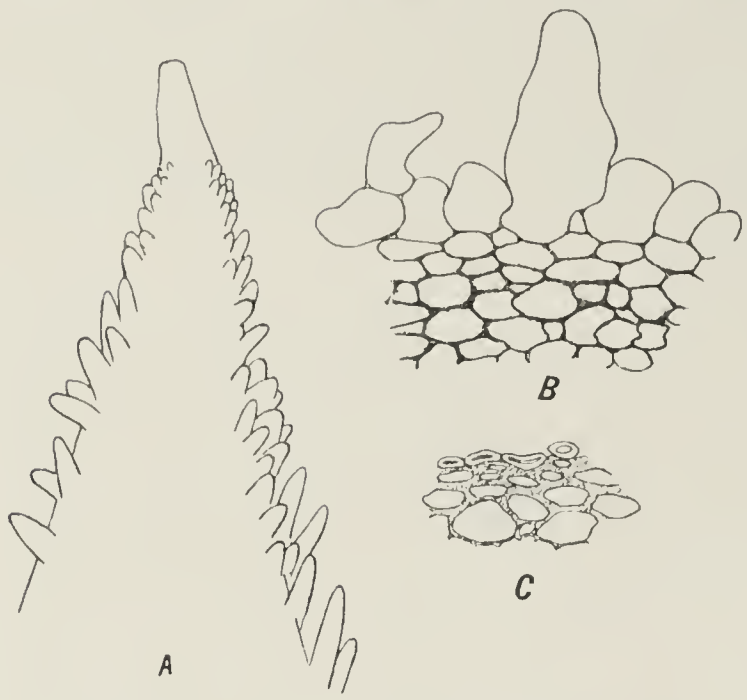

Fig. 21. *A* Tayloria Cochabambae; oberer Teil der Haube. *B* Querschnitt. *C* T. Rudolphiana. Haube im Querschnitt.

Unsere einheimische T. Rudolphiana besitzt eine Haube von ähnlichem Bau wie T. Cochabambae, besteht aber nur aus drei bis vier Schichten (Fig. 21 *C*). Übereinstimmend ist aber die Differenzierung der äußersten Schicht, die in beiden Fällen dünnwandig und hyalin ist, und hierdurch von den gelben, verdickten Zellen der inneren Schicht abweicht. Doch sind sie bei T. Rudolphiana nicht aufgeblasen, wie denn auch die ganze Haube äußerlich glatt ist. Sie enthalten eine dicke Lage stark lichtbrechender Substanz, die gleichmäßig allen Wänden angelagert ist. Mit Chlorzinkjod färbte sich dieser Körper blau, während alles übrige gelb blieb oder wurde. Nach Zusatz von Schwefelsäure löste sich zuerst dieser Inhaltskörper auf, wodurch die stehenbleibende Außenmembran der Zelle deutlich sichtbar wurde, darauf verquoll das ganze übrige Gewebe und löste sich nach einiger Zeit vollständig auf.

T. Rudolphiana, die ja auch auf Bäumen wächst, steigt doch nicht hoch an ihnen hinauf; sie findet sich meist nah über dem Boden, in innigem Zusammenhang mit anderen dichtrasigen Moosen (Leucodon u. a.). Auch sind die Bäume, die sie bevorzugt, Fagus silvatica und Acer Pseudoplatanus, selbst an feuchte Standorte gebunden, weshalb die Haarlosigkeit der Calyptra leicht verständlich ist.

Polytrichaceae.

Über die Behaarung der Polytrichaceenhaube, der stärksten, die aus der gesamten Mooswelt bekannt ist, liegen aus älterer wie jüngerer Zeit Arbeiten[1]) vor, weshalb ich mich auf weniges beschränken kann.

1) Müller-Thurgau, Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arbeiten des Institutes in Würzburg. — Lorch, Die Polytrichaceen. —

In dieser Gruppe läßt sich die Steigerung der Behaarung von den fast nackten Atrichum-Arten bis zu den dichtfilzigen Polytricha verfolgen.

Atrichum ist vorzugsweise ein Bewohner der gemäßigten Zonen und findet sich meist an schattigen feuchten Standorten, an Bachufern usw., immer aber auf Erde.

A. undulatum, tenellum, obtusulum, polycarpum u. a. besitzen nur eine wenig rauhe Haubenspitze, was durch zahnartige, sehr niedrige Hervorwölbungen der äußeren Zellen zustande kommt. Die höchste Ausbildung erlangen diese Arten, indem sich die Zähnchen mit einer Spitze nach aufwärts richten.

A. angustatum und leptocylindricum stehen eine Stufe höher denn außer den Zähnchen finden sich an ihrer Haubenspitze auch zu kurzen anliegenden Haaren ausgezogene Zellen.

Die höchste Entwicklung in dieser Beziehung fand ich bei A. flavisetum, wo außer den einzelligen Haaren auch solche mit Querteilung vorkommen und an der Basis der Haare treten sogar Längsteilungen auf. Alle Haargebilde haben stark verdickte Wände.

Hand in Hand mit der Vervollkommnung in der Behaarung geht eine Vergrößerung des Assimilationskörpers, was sich am augenfälligsten in der Lamellenbildung der Blätter äußert. Bei Atrichum ist diese Vervollkommnung nur angedeutet; es finden sich nur wenige (vier bis sieben) Lamellen, die auf die obere Hälfte der Rippen beschränkt sind und nur etwa drei Zellreihen hoch sind. Die Blattlamina selbst ist einschichtig und auf der Rückenseite durch einige in schrägen Reihen angeordnete Zähne verstärkt.

Vollständig glatte Hauben werden sich wohl bei kaum einer Polytrichaceengattung finden, mindestens werden sie vom Typus der Atrichumhaube sein. Am meisten näherte sich in dieser Beziehung die Gattungen Bartramiopsis, Lyellia und Dendroligotrichum. Trotz der nackten Haube haben diese Arten im Assimilationskörper Einrichtungen, die eher für einen trockenen Standort sprechen. So ist bei allen die Blattlamina zweischichtig und die Lamellenbildung ist nur bei Bartramiopsis herabgesetzt (zirka sechs Lamellen von sechs Zellen Höhe), Lyellia dagegen besitzt deren über 30 und steht darin manchen Polytricha kaum nach. Eine noch größere Anzahl (gegen 40) trägt die breite Rippe von Dendroligotrichum; hier ist die Randzelle vergrößert und mammillös. Der geringe Schutz der Kapsel erklärt sich bei dieser

---

Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Bd. 96. — G. Firtsch: Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum. Ber. der deutschen botan. Gesellsch., Bd. I, 1883.

Art vielleicht daraus, daß Dendroligotrichum eine bäumchenartige, reich verzweigte Form ist, und daß eine Pflanze eine große Zahl von Sporogonen hervorbringt, so daß die Erhaltung und Verbreitung der Art gesichert ist, auch wenn einige Sporogone zugrunde gehen sollten.

Auch Psilopilum ist eine Gattung mit nackter bis schwach behaarter Haube. Hier liegt die Erklärung aber im Standort: Psilopilum gehört nämlich zum größten Teil der antarktischen, arktischen oder Hochgebirgsregion an.

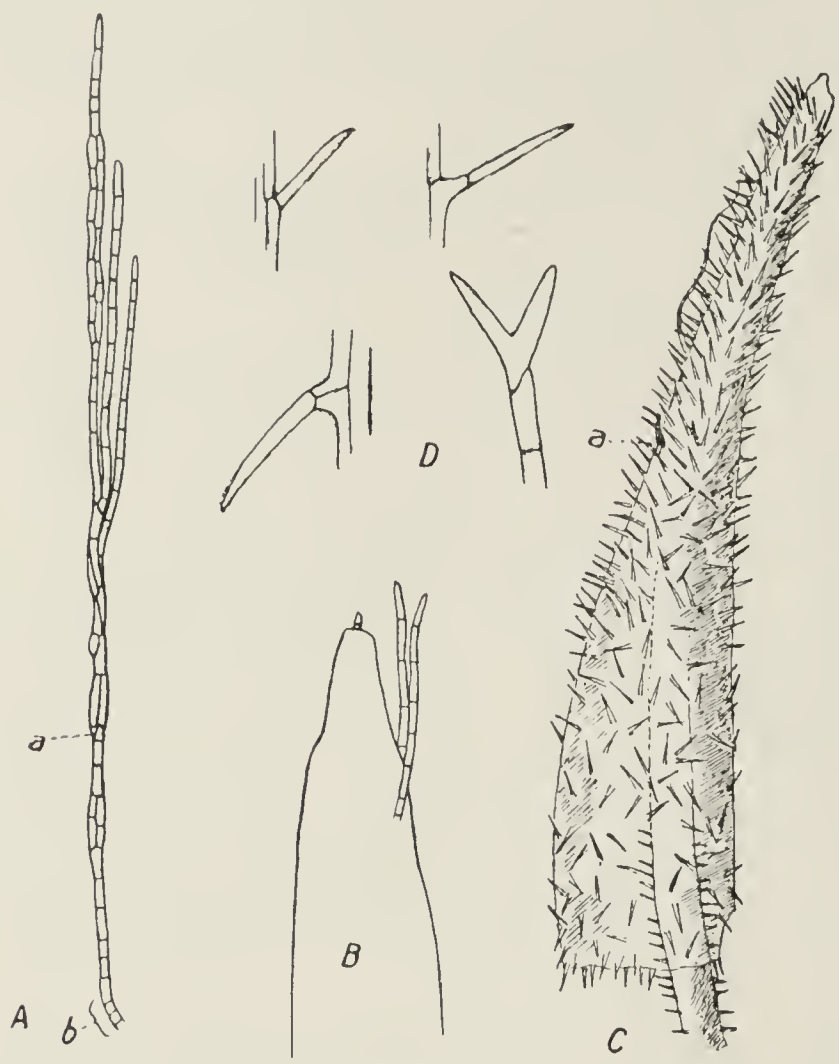

Fig. 22. *A* Psilopilum Ulei; Haubenhaar (*a* kleiner Seitenzweig; *b* Basalzellen). *B* Oligotrichum erosum. Haubenspitze. *C* Haube von Chaetomitrium horridulum (*a* Archegonium). *D* Einzelne Haare.

P. antarcticum. In Südgeorgien und Kerguelen. Die Spitze der Haube ist auf eine ziemlich lange Strecke mit kurzen, aufwärts gerichteten Haaren dicht besetzt.

P. arcticum. Haube nackt. Blätter mit großem Scheidenteil. Blattrand an der Spitze eingeschlagen, die crenullierten Lamellen bedeckend.

P. Ulei (Fig. 22 *A*). Brasilianische Campos, d. i. regenarme, trockene Region. Reich behaart, die Haare oben kraus und abstehend. Abwärts lange, verzweigte, dicht anliegende Haare mit Längsteilungen.

Stärker behaart ist Oligotrichum (Fig. 22 *B*), eine der gemäßigten Zone und mit O. hercynicum auch unserer Flora angehörende Gattung. Die Behaarung ist nirgends sehr dicht, oft nur auf die Spitze beschränkt, bei O. hercynicum über die ganze Haube verstreut. Die Haare sind einzellreihig und meist kurz. Immer sind sie aufwärts gerichtet.

Der Haarfilz von Pogonatum, Polytrichum (und anschließend: Dawsonia) ist hinreichend bekannt. Der große Fortschritt gegenüber den anderen Arten ist der, daß die langen Haare abwärts gerichtet sind und weit über die häutige Haube herabreichen. Zweitens ist eine Differenzierung zwischen den dicken gerade verlaufenden Haaren den

„Längsrhizoiden“ und den dünneren „Rankenrhizoiden“, welche quer und in allen Richtungen verlaufen und dem Filz seine Nachgiebigkeit verleihen. Demzufolge umgibt der Filz die Kapsel noch gleichmäßig, wenn die „innere“ Kalyptra schon einseitig aufgerissen ist. Die Anpassung des Vegetationskörpers, die reiche Lamellenbildung der Blätter und der oft trockene Standort bedürfen gleichfalls keiner weiteren Ausführung.

Pleurocarpe Moose.

Bei unseren einheimischen pleurocarpen Moosen ist Behaarung der Haube ziemlich selten. Wo sie vorkommt, wie bei Pterogonium gracile oder Leptodon Smithii, sind es Moose, die zumeist tropischen Familien angehören und selbst in ihrem Verbreitungsgebiet auf südliche Regionen beschränkt sind. In den Tropen dagegen sind pleurocarpe Moose mit behaarter Haube weit verbreitet. Aus ihnen setzt sich hauptsächlich die epiphytische Moosflora der Urwälder zusammen. Ihrer Lebensweise entsprechend haben sie einen eigenen Habitus angenommen, wie wir ihm schon bei Macromitrium begegnet sind. Charakteristisch ist der kriechende Hauptsproß, doch kommen auch lang herabhängende Moose vor, wie verschiedene Arten von Meteorium, Aerobryum, Papillaria und Floribundaria. Der Mangel an haartragenden Pleurocarpen in unseren Breiten erklärt sich auch daraus, daß die meisten Baumbewohner unter ihnen (mit Ausnahme von Leucodon sciuroides) feuchte, schattige Standorte bevorzugen, wie z. B. Neckeraceen, Pylaisia, oder dicht über dem Erdboden wachsen und daher eines besonderen Schutzes entbehren können.

Besonders reich an behaarten Hauben sind die Familien der Neckeraceen und Hookeriaceen, doch kommen sie auch bei anderen Familien vor.

Unter den Leucodontaceae sind durch behaarte Hauben charakterisiert die Gattungen Pterogonium und Forsstromia. Pterogonium gracile (oder ornithopodium) ist eine der wenigen Arten, die auch bei uns in südlichen Gegenden (Südtirol), vereinzelt auch in Mitteleuropa vorkommt. Die Behaarung fand ich auf den unteren Teil der Haube beschränkt; es sind nur wenige, geschlängelte, meist abwärts gerichtete Haare, die aus einer Reihe zylindrischer, auffallend kurzer Zellen bestehen; die Wände sind wenig verdickt, das ganze Haar ist einer Paraphyse sehr ähnlich.

Forsstromia producta, der Kapflora angehörend (die meisten anderen in Amerika). Zahlreiche lange Haare entspringen an verschie-

denen Stellen der Haube, am meisten in ihrer unteren Hälfte. Längsteilungen sind im mittleren Teil der Haare sehr häufig, manche Haare sind auf ihrer ganzen Länge zweizellreihig. Die Zellwände sind wenig verdickt, glatt.

Neckeraceae. Behaarung ist bei den tropischen Arten außerordentlich häufig. Rutenbergia hat ganz dicht mit Haaren bedeckte Hauben; doch sind in dieser Familie die Haare meist zarte, zum Teil sogar bald vergängliche Gebilde. So hat Pirea nur in der Jugend behaarte Hauben und ähnlich verhält es sich mit unserer Neckera crispa. Ich fand, freilich an Exemplaren, die an einem sehr feuchten Standort gewachsen waren, in jedem Stadium nackte Hauben, für gewöhnlich aber sind die Hauben, solange sie jung sind, mit spärlichen Haaren bedeckt, die später abgeworfen werden. An ein frühzeitiges Absterben der Haube ist aber gerade bei dieser Art nicht zu denken, da die Zellen bis zuletzt noch Plasma und Chlorophyll enthalten. Andere stark behaarte Gattungen sind Pilotrichella, Papillaria, Meteorium, Trachypus und viele mehr.

Von besonderem Interesse ist die Gattung Leptodon, von der Leptodon Smithii[1]) verhältnismäßig weit nach Norden heraufsteigt. Der eigentümliche Habitus, der in trockenem und angefeuchtetem Zustand verschieden ist, kommt auch in anderen Familien vor, z. B. bei Groutia, ist aber recht selten. Wenn die Pflanze nämlich austrocknet, so rollen sich die gefiederten, in frischem Zustande flach ausgebreiteten Seitenzweige schneckenförmig ein. Die sehr kurz gestielten Sporogone sitzen auf der Dorsalseite der Seitenzweige erster Ordnung und werden von den sich einrollenden Zweigenden vollkommen bedeckt. Außer dieser Schutzvorrichtung finden wir noch hoch hinaufreichende Perichätialblätter, lange Haare auf der Vaginula, die den unteren Teil der Kapsel erreichen, und eine lang und dicht behaarte Haube.

Pilotrichaceae. Pilotrichum bipinnatum. Brasilien. Die kleine Haube umhüllt nur den Deckel. Am Grunde ist sie mehrfach geschlitzt und trägt einfache Haare von sehr verschiedener Größe. Die einen sind einzellreihig, höchstens mit zwei bis drei Längsteilungen, andere, mit den ersteren durch keinerlei Übergänge verbunden, beginnen als mächtige Zellkörper und setzen sich in unverminderter Dicke bis über die Spitze der Haube fort. Da diese selbst mit ihrem

---

1) Lorch, Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Flora, Bd. 97, pag. 76.

Archegonienhals nicht dicker ist als die Haare, so erweckt es den Anschein, als sei die Haube an ihrer Spitze mehrfach gespalten.

Nematoceae. Die Haube von Ephemeropsis Tjibodensis ist an sich schon zu klein, als daß man von Behaarung sprechen dürfte. Sie ist so klein, daß Schlitzbildung und Auswachsen der Randzellen zu demselben Resultat führen müßten, nämlich zu einreihigen Fäden. Immerhin kann hier kein Zweifel bestehen, daß die Haare durch Auswachsen und Querteilung der Randzellen hervorgegangen sind, wofür auch der Vergleich mit der folgenden nächst verwandten Gattung Daltonia spricht.

Hookeriaceae. Daltonia leptophylla (Fig. 23). Winzige Art von Sikkim-Himalaya. Haube der von Ephemeropsis ähnlich, doch die Haare einzellig, eine analoge Erscheinung zu Campylopus. D. ovalis der vorigen ähnlich, doch etwas größer.

Fig. 23. Haube von Daltonia leptophylla.

Eriopus remotifolius[1]). Dicht behaarte Seta, in der Behaarung der Haube ein ähnlicher Fall wie bei Tayloria.

Chaetomitrium (Fig. 22 *C*, *D*). Moose mit reichem Haarbesatz. Die Haare oder Stacheln treten hauptsächlich an der Haube auf, an der Seta, dem Stempel, auch die Blätter haben stachelartige Auswüchse an der Rippe und sind stachelartig gesägt, sogar die Kapsel ist bei manchen Arten stachelig. Die Haare der Haube sind meist einzellig, stehen sparrig ab, unten sind sie nach allen Richtungen an der Basis zumeist abwärts gebogen. Es kommen aber auch Übergänge zur Mehrzelligkeit vor, entweder durch Querwände, über denen das Haar gegabelt sein kann, oder durch Längswände, wie sie bei jungen Haaren von Orthotrichum vorkommen. Endlich findet man auch lange paraphyllienartige Gebilde.

Lepidopilum polytrichoides. Haube an der Basis mehrfach geschlitzt. Außerdem gehen von der unteren Hälfte und der Mitte der Haube mächtige flache Zellkörper ab, die an Breite die Fransen an der Basis übertreffen. Sie sind lang, am Grunde oft verzweigt und stehen horizontal ab, unten neigen sie sich den Fransen gleichsinnig. L. caudicule. Deutlich zwei Zonen von Behaarung vorhanden. Unten durch Zerschlitzung entstandene Fransen und mit ihnen gleichgerichtete, nahe der Basis entspringende lange Haare, welche zuerst Zellkörper, gegen

1) Goebel, Organographie.

das Ende allmählich dünner, zuletzt einzellreihig werden. Im oberen Teile der Haube kurze, starr abstehende Zellkörper.

Zusammenfassung.

1. Die Öffnung der Archegonien wird in erster Linie, ähnlich wie bei den Antheridien, durch die differenzierten Zellen der Spitze „der Öffnungskappe“ bewirkt; das Agens ist hierbei ein den Zellen eingelagerter Schleim.

2. Die Haube trennt sich von der Vaginula an einer vorgebildeten Abrißstelle. Manche Moose besitzen eine bauchförmig aufgeblasene Haube. Sie dient als Wasserbauch, und (in frühen Stadien) vermag der Embryo aus ihr Wasser aufzunehmen.

3. Die stärkere oder schwächere Ausbildung der Haube steht in Beziehung zu einer größeren oder geringeren Empfindlichkeit des Sporogons gegen äußere Schädigungen, hauptsächlich die des Austrocknens. Der Hauben beraubte Sporogone beschleunigen ihren Entwicklungsgang und streben eine Notreife an.

4. Die Behaarung der Haube ist der relativ deutlichste Maßstab für diese Empfindlichkeit und steht in direktem Verhältnis zu den Standortsverhältnissen der betreffenden Moose; diese kann jedoch durch andere Faktoren undeutlich werden.

5. Unter den behaarten Hauben lassen sich mehrere Typen aufstellen, die für die einzelnen Verwandtschaftsgruppen bezeichnend sind: so die einzelligen aus der Basis entspringenden, abwärts gerichteten Haare der Campylopodeen, die aufwärts stehenden, mehrzelligen der Orthotrichaceen, die langen verfilzten Haare der Polytrichum-Arten. Doch läßt sich in den meisten Gruppen ein progressives Steigen bemerken von unter sich ähnlichen, einzelligen höheren zu den mannigfaltigsten Gebilden, wie wir sie bei den stärkst behaarten antreffen.

Herrn Prof. Dr. Goebel, unter dessen Leitung diese Arbeit ausgeführt worden ist, bin ich für seine ständige Hilfe zu großem Danke verpflichtet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Zielinski Felix

Artikel/Article: Beiträge zur Biologie des Archegoniums und der Haube der Laubmoose 1-35