

# ÜBER DEN BAU UND DIE ENTWICKLUNG DER PERISTOMZÄHNE BEI POLYTRICHUM

von

R. VAN DER WIJK, Groningen.

## KAPITEL I.

### EINLEITUNG.

#### § 1. Der Anlaß zu dieser Untersuchung.

Als Fleischer in „Die Musci der Flora von Buitenzorg“ ein neues System der Laubmoose auszuarbeiten versuchte, hatte er die Absicht, in der Rangordnung der Familien und Gattungen die natürliche Verwandtschaft möglichst deutlich zum Ausdruck zu bringen. Er glaubte diesem Ziel am nächsten zu kommen, wenn er bei der Einteilung ausgehe von den Verschiedenheiten im Peristombau und in der Peristombildung.

Infolgedessen bildete er bei seinem zweiten Versuch im Jahre 1906 (8, III : XVII) aus *Polytrichum* zusammen mit *Dawsonia* eine besondere „Unterordnung“ der Bryales, die *Polytrichineae*, da bei diesen beiden Gattungen das Peristom aus ganzen Zellen aufgebaut ist. Die übrigen Bryales, ausgenommen die auch sonst in mancher Hinsicht abweichenden Gattungen *Georgia* und *Splachnum*, besitzen dagegen ein Peristom, das aus verdickten Zellwandstücken besteht, während die angrenzenden Zellen samt ihrem Inhalt verschwunden sind.

Trotz dieser wirklich auffallenden Übereinstimmung besitzt das pinselförmige, in mehreren Kreisen stehende Dawsoniaperistom selbst bei genauer Betrachtung wenig

Ähnlichkeit mit den eigentümlichen Peristomzähnen der Polytrichaceen, welche immer nur einen Kreis bilden. Aus diesem Grunde gliedert Fleischer die genannte Unterordnung darum auch wieder in zwei „Unterreihen“. Jede „Unterreihe“ umfasst nur eine Familie, die *Polytrichaceae* und die *Dawsoniaceae*. Auf diese Weise wollte Fleischer hervorheben, dass seiner Meinung nach eine nähere Verwandtschaft zwischen den beiden Moostypen nicht bestehe.

In *Hedwigia* (9, 1920) teilt Fleischer diese Gliederung von neuem mit, obwohl er jetzt andere Namen für die Gruppen verwendet. Brotherus (6, Bd. 11: 491) hat diese letzte Einteilung in der neuen (zweiten) Auflage der natürlichen Pflanzenfamilien übernommen.

Goebel (10), der *Dawsonia* eingehend untersuchte, fand hingegen in mehreren Teilen eine auffallende Übereinstimmung zwischen *Dawsonia* und *Polytrichum*: denselben anatomischen Bau des Stammes mit Zentralstrang und Blattspuren, die ähnlichen Lamellen auf der Blattoberseite, eine gleich starke Faltung des Sporensackes und die gleiche Beschaffenheit der Calyptra. Daher glaubte Goebel berechtigt zu sein zu der Annahme einer sehr nahen Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen. Er faszt sie deshalb auch zu einer Familie zusammen.

In diesem Falle müsste also ein grösserer Zusammenhang zwischen den beim ersten Anblick so abweichenden Peristombildungen erwartet werden. Für die Feststellung dieser Beziehung scheint aber eine genaue Kenntnis des Baues und der Entwicklung der beiden Peristome unentbehrlich zu sein.

Was *Polytrichum* betrifft, ist unsere Kenntnis in dieser Hinsicht sehr gering. So teilt Ruhland 1924 (6, Bd. 10: 138) nur Folgendes mit: „...abweichend ist der Bau des Peristoms bei den Polytrichaceen ..., hier bestehen die 16, 32 oder 64 Zähne aus ganzen, bastfaserähnlich

verdickten, hufeisenförmig gekrümmten, toten Zellen...."

Wie aus der Literaturübersicht im zweiten Kapitel hervorgehen wird, ist diese Mitteilung hauptsächlich eine Zusammenfassung der Untersuchungen von Lantzius—Beninga (16) aus dem Jahre 1847. Auch die von Ruhland beigegebene Figur eines Längsschnittes durch eine unreife Kapsel von *Polytrichum commune* (l.c. : 140, Fig. E) ist, an beiden Seiten etwas eingekürzt, ebenfalls Lantzius—Beninga entnommen.

In den Jahren 1847—1924 hat sich unsere Kenntnis des *Polytrichumperistoms* offenbar nicht wesentlich erweitert. Es wird sich zeigen, dass die Autoren nach Lantzius—Beninga nur in Einzelheiten etwas hinzugefügt haben. Ausserdem gibt es noch manche Fragen, welche nicht endgültig beantwortet sind.

Die Untersuchungen über das Entstehen und die Weiterentwicklung der Zähne sind noch viel oberflächlicher geblieben. So kann Ruhland (6, Bd. 10 : 138) nur mitteilen, dass die Peristomzellen aus Teilungen der Peristommutterzellen hervorgegangen sind. Und dann lässt er sofort folgen: „Genaueres über die Entwicklung ist nicht bekannt“.

Jedoch hat Lantzius—Beninga, gleichzeitig mit seiner Beschreibung des Baues, eine Vermutung geäußert über die Entwicklung, die aber, wie er selber sagt, nur „auf lückenhaften, unsicheren Beobachtungen“ beruht.

Weiterhin hat Goebel (10 : 32) mittels einer schematischen Zellenableitung versucht, die Entwicklung des *Polytrichumperistoms* in Übereinstimmung zu bringen mit der des *Dawsoniaperistoms*. Auch Goebel gibt an, dass er an *Polytrichum* nur „flüchtige Versuche“ angestellt hat.

Der heutige Stand unserer Kenntnis ist also, dass zwar der Bau der Hauptsache nach bekannt ist, mehrere Einzelheiten desselben aber noch fraglich sind und dass die Entwicklung unbekannt ist. Wohl liegen, was dieses Letztere

betrifft, zwei Vermutungen vor, welche jedoch nicht am Objekt selber geprüft worden sind.

Eine eingehende Untersuchung nach dem Bau, nach der ersten Anlage und der Weiterentwicklung der Peristomzähne bei *Polytrichum* wäre also sehr erwünscht, nicht nur in morphologisch-anatomischer, sondern auch in phylogenetischer und systematischer Hinsicht.

## § 2. Die Fragestellung.

In den folgenden Untersuchungen habe ich mittels einer grösseren Anzahl Schnittserien von Kapseln verschiedener Entwicklung versucht, die Einzelheiten der Anlage und Weiterbildung des *Polytrichum*peristoms möglichst genau festzustellen.

Die wichtigsten Fragen, welche meiner Meinung nach noch einer endgültigen Antwort bedürfen, lassen sich folgendermassen gruppieren:

### I. Ort und Zeit der ersten Peristomanlage.

1. In welcher Phase der Entwicklung fängt die Peristombildung an?
2. Aus wieviel Zellen entsteht ein Peristomzahn?
3. Wie verhalten sich diese peristombildenden Zellen oder Zellgruppen zum Rest der Kapsel?

### II. Der Gang der Entwicklung.

4. Wie gehen die Teilungen in den peristombildenden Zellen vor sich?
5. Wodurch wird die gewöhnlich so konstante Zahl der Peristomzähne bestimmt?
6. Wie entsteht die Hufeisenform der Zellen?

### III. Das Resultat der Entwicklung.

7. Wie ist der Bau der erwachsenen Zähne?
8. Wie ist die Lage der Zähne hinsichtlich der übrigen Kapselteile (Epiphragma, Ring, Deckel und Columella)?

## IV. Der Vergleich mit andern Laubmoosen.

9. Mit welchen Kapselteilen der übrigen Bryales stimmt das *Polytrichumperistom* überein?
10. In welchem Masze bietet das Peristom Anlász zu einer näheren Verwandtschaft zwischen *Polytrichum* und *Dawsonia*?

Im folgenden Kapitel möchte ich, bevor ich zu meinen eignen Untersuchungen übergehe, einmal feststellen, inwieweit in der Literatur auf diese Fragen eine Antwort zu finden ist.

## KAPITEL II.

## HISTORISCHE ANGABEN.

§ 3. Die ältesten Untersuchungen über das *Polytrichumperistom* (etwa bis 1880).

Die erste Figur einer *Polytrichaceen*kapsel, welcher ich begegnet bin, war ein Längsschnitt einer fast reifen Kapsel von *Polytrichum* (= *Pogonatum*) *aloïdes*. Sie ist zu finden in einer Arbeit von Hugo von Mohl (24, 1833). Das Peristom wird abgebildet als obere Fortsetzung der inneren Zellschicht der Kapselmembran (= der Auszenwand des Interzellularraums). Die Darstellung ist sehr schematisch, weshalb aus ihr keine weiteren Folgerungen abzuleiten sind.

Die für ihre Zeit äusserst genauen Untersuchungen von Lantzius—Beninga (16) bilden noch jetzt die Grundlage unserer Kenntnis des Laubmoosperistoms im allgemeinen, also auch des *Polytrichumperistoms*. Lantzius—Beninga gibt eine sehr ausführliche Beschreibung vom Bau des Peristoms und der angrenzenden Kapselteile. Wegen ihrer groszen Wichtigkeit für das gute Verständnis des Folgenden sei hier die Hauptsache derselben angeführt (l.c. : 587).

„Die Peristomzähne bestehen aus mehr oder minder

starken Bündeln hufeisenförmig aufwärts gebogener, dickwandiger Faserzellen, und zwar in der Art, dass je zwei aufwärts gebogene, mit einander verwachsene Theile der Bündel einen Peristomzahn bilden. Zwischen den einzelnen Zähnen liegen, wenn die Kapsel noch nicht zerrissen ist, ziemlich zarte, ebenfalls etwas gebogene Zellen”.

„Oberhalb der scheibenförmigen Ausbreitung der Columella oder zwischen derselben und dem innern lockern Parenchym des Operculum’s erstreckt sich, die Spitzen der Peristomzähne mit einander verbindend, eine Schicht von relativ kleinen, horizontal etwas plattgedrückten, auf der untern Membran körnig-rauh-verdickten Zellen, welche zur Zeit der Sporenreife bei’m Abfallen des Operculum’s das Epiphragma bilden, indem die unmittelbar oberhalb und unterhalb ihrer verdickten Membranen liegenden Zellentheile zerreißen, die unterhalb derselben gelegene scheibenförmige Ausbreitung der Columella einschrumpft und zusammentrocknet und das oberhalb befindliche lockere Parenchym mit dem Operculum abfällt”.

„Eine theilweise körnige Verdickung, wie sie die das Epiphragma bildenden Zellen zeigen, findet sich auch noch an den Zellen, welche nach aussen und innen die Peristomzähne einschliessen, ferner an denen, welche die Basis der Peristomzähne mit dem Ringe verbinden, und endlich an einigen Zellen, welche zwischen dem obern Theil der tellerförmigen Ausbreitung der Columella und der äussern Kapselmembran unmittelbar unterhalb der Peristomzähne liegen”.

Obenstehendes ist der Hauptsache nach richtig und genügend begründet; nur in einigen unwichtigen Punkten ist die Darstellung, wie ich noch zeigen werde, falsch.

Lantzius—Beninga (16 : 599) äuszert aber auch einige Mutmaszungen über die Peristomentwicklung; diese werden jedoch durch keine direkten Wahrnehmungen oder durch Abbildungen unterstützt. Er nimmt an, dasz die ursprüng-

liche Lage der Peristomzellen horizontal ist. Die später auftretende Krümmung ist eine Folge „einer verhältnissmässig sehr starken Längenausdehnung“. Wie Lantzius—Beninga sich dieses Längenwachstum vorstellt, ergibt sich einigermaßen aus seinem Hinweis auf die seiner Meinung nach ähnlich gebauten Faserzellen der Phanerogamen und höheren Kryptogamen. Wir wissen heute, dass dort vielfach ein gleitendes Wachstum der faserbildenden Zellen vorliegt. Inwieweit Lantzius—Beninga dies auch bei den Peristomzellen von *Polytrichum* vermutete, bleibt dahingestellt. Jedenfalls habe ich bei meiner Untersuchung darauf zu achten, ob die Hufeisenform der Zellen vielleicht durch gleitendes Wachstum entsteht.

Lantzius—Beninga hält die Peristomzellen wegen der von ihm vermuteten ursprünglich horizontalen Lage derselben „für analog denen, sich an der Basis <sup>1)</sup> des Peristoms anderer Moose findenden, derben Zellschichten, z.B. den streifig-körnig verdickten Zellen bei *Funaria*, den verdickten Zellen bei *Philonotis*, bei *Dicranum*, überhaupt dem dichten Gewebe, welches sich bei allen Moosen mehr oder minder deutlich an der Basis <sup>1)</sup> des Peristoms, ungefähr in gleicher Höhe mit dem Ringe findet“.

Das Epiphragma ist dann „eine dem häufigen, mehr oder minder deutlichen Auftreten quergestreckter Zellen auf dieser Höhe der Kapsel bei mehreren andern Moosen analoge Erscheinung“. (Zum Vergleich nennt Lantzius—Beninga seine Figuren von *Dicranum Schreberianum*, *Fissidens* und *Phascum*).

In Kapitel VIII werde ich diese Vermutungen an den Ergebnissen meiner eignen Arbeit prüfen.

In den Lehrbüchern von Sachs (27) und Luerssen (22) finden sich der Natur der Sache nach keine neuen

---

<sup>1)</sup> Aus seinen Figuren ergibt sich, dass „an der Basis“ bedeutet: an der Auszenseite des basalen Teiles der Peristomzähne.

Tatsachen; sie enthalten bloß einen Auszug aus den Mitteilungen Lantzius—Beningas.

Eine zusammenfassende Darstellung von der Kenntnis des *Polytrichumsporogons*, etwa um 1880, versuchen Dodel—Port (5) zu geben in dem „Erläuternden Text zum Anatomisch-physiologischen Atlas der Botanik. Pl. XVIII“. Die Figur 2 dieser Tafel stellt einen Längsschnitt einer fast reifen Kapsel von *Polytrichum gracile* dar. Die Abbildung rührt offenbar von Dodel—Port selber her, da sie nach der Natur gezeichnet ist. Sofort fallen die Unterschiede zwischen dieser Figur und der übereinstimmenden Abbildung Lantzius—Beningas ins Auge. Und diese Unterschiede sind alle Fehler oder Ungenauigkeiten, welche nicht dem Umstande zugeschrieben werden können, daß die Figur schematisch gehalten ist. Auch die beigegebene Erklärung ist weniger vollständig und nicht so genau wie die Angaben Lantzius—Beningas. So wird z.B. der ganze Komplex von kleinen, dickwandigen Zellen als Ring gedeutet. Durch Elastizität und hygroskopischen Eigenschaften dieser Zellen entsteht eine Gewebespannung, wodurch der Deckel abgeworfen wird. Wie später (§ 9) angeführt werden wird, ist diese Vorstellung grundfalsch.

Die Mitteilung über das Entstehen des Epiphragmas durch Verschrumpfung der oberen Verbreiterung der Columella ist auch keineswegs deutlich und stimmt nicht überein mit den Resultaten Lantzius—Beningas.

Die Beschreibung des Baues der Peristomzähne ist jedoch größtenteils richtig: „Sie (= die Zähne) setzen sich zusammen aus Bündeln dickwandiger Faserzellen“, und: „diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 64 Zähne“. Dodel—Port sagen also nicht, daß die Zellen selber U-förmig sind, sie sprechen nur von den Zellbündeln. Ebensowenig ist es ihnen offenbar bekannt gewesen, daß eben *Polytrichum gracile* fast nie

die Höchstzahl von 64 Zähnen erreicht (vgl. § 11).

In mancher Hinsicht ist diese Erläuterung also eine sehr ungenaue und unvollständige Zusammenfassung der damaligen Kenntnis der Polytrichaceenkapsel.

#### § 4. Die Entwicklung des jungen Sporogoniums der Laubmoose im allgemeinen und von *Polytrichum* im besondern (1876—1887).

Mittlerweile waren viele Untersuchungen angestellt worden nach der Entwicklung des jungen Sporogoniums der Laubmoose und besonders über dessen sporenbildenden Teile. So von Vouk (30, 1876): *Orthotrichum*, Kienitz—Gerloff (15, 1878): *Phascum* und *Ceratodon*, Leitgeb (17, 1879): *Archidium* und von Waldner (31, 1887): *Andreaea* und *Sphagnum*. Dabei stellte sich heraus, dass die ersten Zellteilungen im jungen Embryo bei allen Laubmoosen der Hauptsache nach in derselben Weise vor sich gingen und zwar bei allen mit einer sehr grossen Regelmässigkeit. Immer findet sich auf dem Querschnitt ganz junger Embryonen eine Quadrantenbildung<sup>1)</sup>. Die vier vorhandenen Zellen teilen sich alsdann durch Anti- und Periklinen weiter. So wird eine innere Zellgruppe von vier Zellen (= Endothecium) anfangs umgeben von einem Ringe von acht Zellen (= Amphithecium). Bei der Weiterentwicklung bilden sich im Endothecium von innen nach auszen die Columella, der innere Sporensack und das Archespor. Aus dem Amphithecium gehen der äussere Sporensack und die Kapselwandung mit dem dazwischenliegenden Interzellularraum hervor.

Die Teilungen der Amphitheciumzellen treten sehr regelmässig auf, abwechselnd radial und periklin. Darin liegt es begründet, dass die Querschnitte konzentrische Kreise

<sup>1)</sup> Vgl. für eine vollständigere Auseinandersetzung dieser Entwicklung § 13.

zeigen, deren Zellenzahl entweder  $2 \times 4$  oder  $4 \times 4$ ,  $8 \times 4$  und sogar  $16 \times 4$  beträgt. Indem die Anlage des Peristoms in einem bestimmten Kreise dieses Amphitheciums erfolgt, wird die konstante Zahl der Peristomzähne begreiflich. In der Tat fanden die genannten Autoren, dass das Peristom der untersuchten Bryales in der innersten Zellschicht des Amphitheciums, über dem Ringe gelegen, angelegt wurde. (Dies hatte zuvor auch Lantzius—Beninga gezeigt).

Vouk teilt mit (30 : 387), er habe auch *Polytrichum* in dieser Hinsicht näher beobachtet, und dabei dieselben Zellteilungen gefunden wie bei *Orthotrichum*. Er verzichtet darum auf eine Beschreibung; auch hat er keine Abbildung in Bezug auf *Polytrichum* veröffentlicht.

Weiter hat Kienitz—Gerloff für *Atrichum* (= *Catharinaea*) festgestellt (15 : 41), dass die erste Entwicklung geschieht wie bei *Phascum* und *Ceratodon*<sup>1)</sup> und dass das Peristom mit Bestimmtheit dem Amphithecium angehört. Die Grundzahl vier der Zähne stimmt also auch bei den Polytrichaceen mit den ursprünglichen vier Quadranten des Querschnittes überein. Diese Mitteilungen sind später bestätigt worden von Hy (14, 1884) und von Vaizey (29, 1888). Auszer der anatomischen Differenzierung beschreibt letzterer auch das Wachstum der ganzen Polytrichumkapsel. Er kommt dabei zu folgender kurzen Übersicht:

1. Das Embryo wächst mit einer Apikalzelle.
2. Das apikale Wachstum endet.
3. Die Kapsel bildet sich, die stärkste Schwellung ist am weitesten von der Spitze entfernt.
4. Der Deckel wird von der Theca abgegrenzt.

---

<sup>1)</sup> In E. u. Pr. Bd 10 : 77 ist dieses nicht ganz richtig mitgeteilt.

5. Die Grenze zwischen Apophyse und Theca tritt deutlich hervor.
6. Während die Kapsel bis jetzt rundlich war, bilden sich nun vier (oder mehr) Kanten.

Vaizey gibt also ausschliesslich acht auf das Dickenwachstum, nicht auf das Längenwachstum. Ebensovienig ist aus seiner Arbeit abzuleiten, in welchem Stadium der Entwicklung die erste Anlage des Peristoms erfolgt.

Goebel teilt in seiner Organographie der Pflanzen (11 : 534) über das Wachstum des jungen Embryos noch mit, dass die Fertigstellung des Stieles der Kapsel vorausgeht. Wenn äusserlich noch gar nichts von der Kapsel zu sehen ist, da die Embryonen spindelförmig sind, ist sie innerlich schon ausgebildet. Unter dem Kapselteil des Embryos ist nun ein interkalares Meristem vorhanden, das das weitere Längenwachstum des Stieles veranlaszt. Für den Aufbau des Kapselteiles kommt dann das sehr langsam fortschreitende Spitzenwachstum in Betracht. Überdies ist die Spitze des Deckels schon ausgewachsen, wenn an seiner Basis noch Zellteilungen stattfinden. Es ist, wie Goebel vermutet, auch hier ein interkalares Meristem tätig.

#### § 5. Die neuesten Angaben über das *Polytrichum*-peristom (etwa nach 1880).

Philibert (26, 1888) bringt keine neuen Tatsachen in seinen „Études sur le péristome VIII“. Er achtet ausschliesslich auf die Merkmale, welche systematischen Wert besitzen. Diese werden darum auch peinlich genau besprochen. So gibt er für *Polytrichum juniperinum* an, dass der Zahn auf dem Querschnitt an der Basis dreieckig ist (die Spitze des Dreieckes nach der Auszenseite gerichtet) und dass der Zellendurchschnitt im Zentrum des Zahnes oval, von den mehr an den Seiten gelegenen Zellen linear ist. Die Zell-

wände bleiben weiszlich und ziemlich dünn, nach oben zu werden sie dicker, und das Zelllumen verschwindet fast ganz. Die Zähne stehen auf der Innenkante eines Gewebes, das aus mehreren konzentrischen Ringen verdickter Zellen gebildet ist.

In der Beschreibung des Peristoms bei *Atrichum* (= *Catharinaea*) *undulatum* bemerkt Philibert (26: 92): „Il semble que dans l'origine chaque moitié de la dent soit formée d'une cellule simple, qui se partagerait ensuite dans les deux sens de l'épaisseur et de la largeur". Er leitet also den halben Zahn von einer Zelle ab, während weiter von ihm angenommen wird, dass die Teilungen durch vertikale Wände vor sich gehen. Er gibt aber nicht an, ob vor oder nach diesen Teilungen noch Zellstreckung stattfindet.

Im ersten Bande der „Musci der Flora von Buitenzorg" (8, I: xxv) sagt Fleischer in seiner Diagnose der *Archidontei* (wozu er damals auch *Polytrichum* rechnete), dass die peristombildenden Faserzellen tot sind. Es ist hier das erste Mal, dass ich dieser Angabe in der Literatur begegne. Sie rührt nicht von Lantzius—Beninga her (vgl. § 3). Da ich weiter nicht annehmen darf, dass Fleischer selber Beobachtungen in dieser Hinsicht gemacht hat, bin ich im Unsichern geblieben, wie diese Angabe in der Literatur entstanden ist. Die Bemerkung Goebels in seiner Organographie (11, II: 865): „Seit Lantzius—Beninga's trefflichen Untersuchungen ist festgestellt, dass die Peristomzähne aus ganzen, toten Zellen bestehen...." ist jedenfalls ein Irrtum.

Im dritten Bande der ebengenannten Flora (8, III, 1906), wo Fleischer die Angabe, dass die Peristomzellen abgestorben sind, wiederholt, meldet er auch, dass die Faserzellen zuweilen deutlich schief gegliedert sind. Diese letzte Angabe wurde von Lantzius—Beninga verneint, und auch Goebel behauptet mit Bestimmtheit das Gegenteil.

Goebel (10) hat 1906 von neuem die Frage nach der

Entwicklung des *Polytrichumperistoms* zu beantworten versucht. Den Anlaß dazu bieten seine Untersuchungen an *Dawsonia*. Da fand er, daß die Peristomzellen nicht, wie frühere Autoren annahmen, einfach, sondern schief gegliedert sind. Die Querwände sind bald mehr, bald weniger schief gestellt, während die Auszenwände der Zellen dick und fein papillös (= körnig-verdickt, L—B) sind. Das Peristom sitzt auf einem Ringe von Zellen mit gebräunten, verdickten Zellwänden. Es entwickelt sich aus zweierlei Zellen: weiten, dünnwandigen und engeren, dickwandigen in den zusammenkommenden Ecken der anderen. Schliesslich werden die Wände der weiteren Zellen aufgelöst, die dickwandigen Zellen bleiben als haarförmige Peristomborsten in mehreren Kreisen stehen.

Goebel ahnt wegen vieler übereinstimmenden Merkmale in Stamm, Blatt und Kapsel eine sehr nahe Verwandtschaft zwischen *Dawsonia* und *Polytrichum* und möchte nun gern zeigen, daß die Peristome sich von einem gemeinsamen Grundplan ableiten lassen. Eine Schwierigkeit ist, daß die Entwicklung bei *Polytrichum* nicht bekannt ist. Und da „die Ermittlung, wie (ihm) flüchtige Versuche zeigten, nicht leicht (ist)“, begnügt Goebel sich vorläufig mit einer schematischen Zellenableitung.

Kurz zusammengefasst möge diese hier folgen (vgl. für die vollständige Auseinandersetzung: Flora Bd. 96 : 32 ff.).

1. Ohne näheren Beweis nimmt Goebel an, daß der ganze Zellkomplex von zwei aneinanderschließenden halben Zähnen aus einer Zelle hervorgeht. (Dagegen wurde dies von früheren Untersuchern nicht sicher festgestellt, vgl. Philibert).

2. Diese Zelle teilt sich in zwei Tochterzellen *a* und *b* (Fig. 1, A). Aus der untersten Zelle *a* geht das Bündel von Peristomzellen hervor, aus der obersten *b* kommen die Zellen, deren Auflösung die Poren zwischen den Peri-

stomzähnen ergibt. Die Spitzen derselben bleiben jedoch durch das Epiphragma verbunden.

3. Weiter nimmt Goebel an, dass die erste Teilungswand (also zwischen den Zellen *a* und *b*) nicht horizontal,

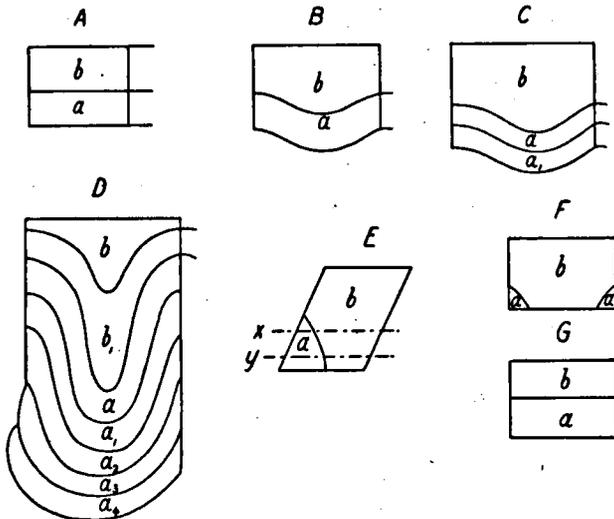


Fig. 1. Schematische Darstellung der Peristomentwicklung bei *Polytrichum* nach Goebel.

A. B. C. D. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien, Tangentialschnitte. E. Radialschnitt, etwa von B. F. G. Querschnitte von E, resp. nach den Linien *x* und *y*. Vergleiche weiter den Text.

sondern konvex nach unten gekrümmt ist, wodurch auf dem Radialschnitt die Zelle *a* nur einen kleinen Teil in der untersten Auszenecke der Mutterzelle einnimmt (Fig. 1, E).

4. Die Zelle *a* wächst nun an ihren beiden Enden stärker als in der Mitte, sie wird hufeisenförmig. Zugleich zerfällt sie durch eine Anzahl Längswände in die einzelnen Zellen, welche die Peristombündel zusammensetzen. Auch die Zelle *b* kann sich teilen (Fig. 1, D).

5. Denken wir uns am Anfang der Zellstreckung (von den Tochterzellen *a*) einen Querschnitt nach *x* von Fig. 1, E, so muß er die in Fig. 1, F abgebildete Gestalt haben, während ein etwas tiefer geführter Schnitt nach *y* ein ganz anderes Bild (Fig. 1, G) ergibt.

Der erste Querschnitt (Fig. 1, F) gleicht jedenfalls der Figur 20 von Goebel, welche einen Querschnitt von *Dawsonia* darstellt. Die Übereinstimmung ist aber kleiner als aus dem Bilde 1, F abzuleiten ist, denn Goebel vergisst, dasz in dieser Weise bei *Polytrichum* in den Zellecken nicht eine, sondern immer zwei kleine Zellen nebeneinander auftreten. Überdies sollte man noch dem Umstande Rechnung tragen, dasz es bei *Polytrichum* nur einen Kreis von Peristomzellen gibt und bei *Dawsonia* mehrere konzentrische. Zum guten Verständnis möchte ich darum die Fig. 2 hinzufügen, wo A. den Zustand bei *Dawsonia* darstellt (nach der Fig. 24, 5 von Goebel l.c.) und B. den Zustand, wie er meiner Meinung nach bei *Polytrichum* vorkommen sollte, wenn die Hypothesen Goebels wirklich zuträfen.

Nachdem Goebel noch angegeben hat, wie er sich aus denselben Anfangsstadien die Peristomentwicklung bei *Dawsonia* denkt, fährt er fort (l.c. : 34): „Das eben angeführte Schema mag im einzelnen durch genauen entwicklungsgeschicht-

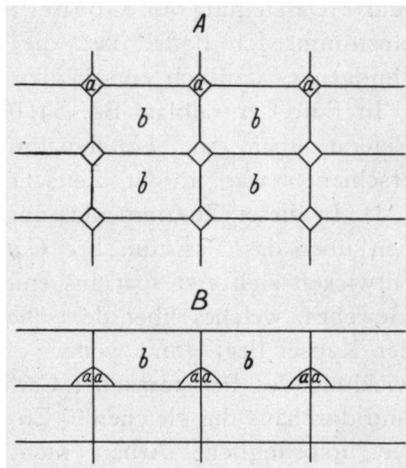


Fig. 2. Querschnittbilder des sich entwickelnden Peristoms.

- A. bei *Dawsonia*, nach Goebel.
- B. bei *Polytrichum*, wenn die Annahmen Goebels richtig wären.

lichen Vergleich zwischen *Polytrichum* und *Dawsonia* Abänderungen erleiden: die prinzipielle Übereinstimmung zwischen dem Bau des Peristoms von *Dawsonia* und *Polytrichum* scheint mir trotzdem durch die oben gegebenen Ausführungen 'sichergestellt'. Letzterem nun kann ich nicht beipflichten. Da die Voraussetzungen Goebels bloß Vermutungen sind, besitzt seine Darstellung für mich gar keine Beweiskraft. Lotsy (21 : 242) ist auch dieser Meinung. Er sagt ausserdem, daß zuerst „eine genaue Mikrotomuntersuchung“ nötig ist. Leider hat nicht jeder dieses sofort eingesehen. Denn Lorch schreibt (19 : 536): „Nachdem durch Goebel nachgewiesen war, daß das höchst sonderbare Peristom der Dawsonien in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung durchaus dem *Polytrichum*typus entspricht....“.

Trotzdem ist es sehr wohl möglich, daß die oben angeführte Darstellung von Goebel mit der Wirklichkeit übereinstimmt. Ich hoffe, daß die hier folgenden Untersuchungen es deutlich entscheiden werden.

In Bot. Centralblatt Bd. 5 (1925 : 296) findet sich ein Referat über eine Untersuchung von Meyer, welche erschienen war in der Zeitschrift der Russ. Bot. Ges. (23). In dieser Zusammenfassung fand ich folgende Angaben über das Peristom bei *Catharinaea*: „Das Peristom entwickelt sich erst spät aus einem Rest des embryonalen Gewebes, welches über der schon ausgebildeten Höhlung der Kapsel liegt“ und weiter: „die Einzelheiten der Entwicklung des Peristoms bei *Catharinaea* und *Polytrichum* sind durchaus die gleichen“. Zu meinem Bedauern stand die ursprüngliche Arbeit nicht zu meiner Verfügung, wodurch ich nicht imstande gewesen bin, diese Behauptungen mit den hinzugefügten Figuren zu vergleichen.

Schliesslich möchte ich noch erwähnen, daß ich in „Die Laubmoose Fennoskandias“ von Brotherus (1 : 595) eine Abbildung fand vom Peristom bei *Pogonatum urni*.

*gerum*, wo die peristombildenden Zellen kurz sind, nach beiden Enden spitz zulaufen und so aneinanderschlieszen, dasz der Eindruck erweckt wird, als ob das Peristom aus U-Zellen zusammengesetzt wäre, welche sich später durch schiefe Wände geteilt hätten. Diese Figur bietet die einzige mir bekannte Stütze für die Behauptung Fleischers, dasz die Peristomzellen bei den Polytrichaceen (zuweilen deutlich) schief gegliedert sind.

#### § 6. Vorläufige Beantwortung der in § 2 gestellten Fragen unter Berücksichtigung der Literatur.

Inwieweit die Fragen, welche ich gestellt habe, in der Literatur beantwortet sind, ergibt sich aus folgender Übersicht:

##### I. Ort und Zeit der ersten Peristomanlage.

- 1a. Die Entwicklungsphasen der ganzen Kapsel sind in Bezug auf das Dickenwachstum genau bekannt. Weniger bekannt sind die Stellen, wo das Längenwachstum sich in einem bestimmten Augenblick geltend macht und wie es zusammengeht oder abwechselt mit dem Dickenwachstum (Vaizey, Goebel).
- b. In welchem Stadium dieser Entwicklung die erste Anlage des Peristoms erfolgt, ist nicht bekannt (vgl. Meyer).
2. Fast allgemein wird angenommen, dasz die zueinander gekehrten Hälften von zwei Peristomzähnen aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind; sicher festgestellt ist es aber nicht (Lantzius—Beninga, Goebel; vgl. für eine abweichende Meinung Philibert).
- 3a. Beinahe sichergestellt ist es, dasz das Peristom der Polytrichaceen, ebenso das aller übrigen Bryales (ausgenommen vielleicht *Georgia*) dem Amphithecium angehört.

- b. In welcher Ringzone dieses Amphitheciums die Anlage stattfindet, wird verschieden angegeben (von Mohl, innere Zellenschicht der Kapselwand; Lantzius—Beninga, Vouk, Kienitz—Gerloff, Meyer, über den Interzellularraum).

## II. Der Gang der Entwicklung.

4. Die meistens als konstant angegebene Zahl der Peristomzähne wird hinreichend erklärt durch die Regelmäßigkeit in den aufeinanderfolgenden Zellteilungen (Lantzius—Beninga, Vouk, Kienitz—Gerloff).
5. Über den Verlauf der Teilungen in den peristombildenden Zellen finden sich in der Literatur zwar einige Angaben, aber diesen liegen keine Beobachtungen zu Grunde (Lantzius—Beninga, Philibert, Goebel).
6. Ebensowenig ist bekannt, wie die Hufeisenform der Peristomzellen zu stande kommt und wie die eventuelle Zellstreckung vor sich geht.

## III. Das Resultat der Entwicklung (die reife Kapsel).

7. Der Bau der erwachsenen Zähne ist grösztenteils bekannt, über Einzelheiten bestehen noch Meinungsverschiedenheiten: so ist man nicht einig über die Frage, ob die U-förmigen Zellen gegliedert sind (Fleischer, vgl. Brotherus) oder nicht (Lantzius—Beninga, Goebel). Die Angabe, dass die Zellen tot sind, tritt erst spät in der Literatur auf; es ist mir nicht gelungen, den ursprünglichen Autor ausfindig zu machen (Fleischer, Goebel, Ruhland).
8. Über den Stand der Zähne zum Epiphragma, Ringe und zu der Columella liegen nur vereinzelt Angaben vor (Lantzius—Beninga, Goebel).

## IV. Der Vergleich mit andern Moosen.

9. Es ist zweifelhaft, mit welchen Teilen der Kapsel bei den übrigen Bryales das Peristom von *Polytrichum* übereinstimmt (Lantzius—Beninga).
10. Über den Grad der Verwandtschaft zwischen dem *Polytrichum*- und dem *Dawsoniaperistom* sind mehrere Angaben gemacht worden; eine endgültige Meinung besteht nicht (vgl. Goebel, Fleischer).

## KAPITEL III.

## MATERIAL UND METHODE.

## § 7. Das Material.

Für eine vorläufige Orientierung habe ich Material von *Polytrichum commune* benutzt, das im Mai 1923 in Meppel (Holland) eingesammelt worden war. Danach wurde es 24 Stunden in Alkohol-Eisessig (Carnoy) fixiert, ausgewaschen und dann in 70 %-igem Alkohol aufbewahrt.

Dieses Material enthielt ausser vollständig reifen Kapseln alle Entwicklungsstadien. Diese Tatsache an sich ist schon merkwürdig, weil das Einsammeln doch an einem Tage stattfand und auch an derselben Stelle, nämlich auf einem kleinen Moorland von ungefähr 10 m<sup>2</sup>, das allmählich in Wiese überging. Da bekanntlich die totale Dauer der Embryoentwicklung etwa dreizehn Monate beträgt (vgl. Limpricht, 18, I: 60) und die reifen Kapseln schon im Juli vorhanden sind, dauern allem Anscheine nach die ersten Entwicklungsstadien der befruchteten Eizelle sehr lange. Die Weiterdifferenzierung des Sporogoniums (Längenwachstum des Stieles und Schwellung des Kapselteiles) verläuft viel schneller und geschieht bei *Polytrichum commune* in den Sommermonaten.

Bei diesen Voruntersuchungen stellte sich heraus, dasz

die Fixierung mit Carnoy nicht sehr geeignet war; denn die Zellwände hatten sich vielfach zusammengezogen, während auch der Zellinhalt hier und da zusammengeschrumpft war.

Im Jahre 1928 habe ich in der Umgegend von Groningen (Holland) neues Material gesammelt. Es wurde sofort im freien Felde fixiert mittels Alkohol-Formalin (6 ccm Handelsformalin in 100 ccm 70 %-igem Alkohol). Diese Fixierung befriedigte mich mehr als die mit Carnoy. Überdies konnten die Kapseln in der Fixierungsflüssigkeit selber bis zum Gebrauch aufbewahrt bleiben.

Hierunter folgt ein Verzeichnis des verwendeten Materials mit Angabe von Standort und Zeit des Einsammelns. Mit den hinzugefügten Buchstaben werde ich im Folgenden das benutzte Material andeuten.

A. *Polytrichum commune* L.

Meppel, 10. Mai 1923 (Fix.: Carnoy).

B. *Polytrichum commune* L.

- α Haren, 2. April 1928.
- β Zuidlaren, 20. April 1928.
- γ Groningen, 27. April 1928.
- δ Groningen, 6. Mai 1928.
- ε Assen, 13. Juli 1928 (reife Kapseln).
- ζ Groningen, 11. Nov. 1928 (junge Kapseln).

C. *Polytrichum piliferum* Schreb.

Groningen, 10. Febr. 1928.

D. *Polytrichum juniperinum* Willd.

Groningen, 1. April 1928.

E. *Polytrichum gracile* Dicks.

- α Paterswolde, 27. April 1928.
- β Paterswolde, 6. Mai 1928.
- γ Paterswolde, 16. Mai 1928.

- F. *Polytrichum attenuatum* Menz. (= *formosum* Hedw.).  
Assen, 18. Juli 1928 (reife Kapseln).
- G. *Pogonatum aloides* (Hedw.) Palis.  
Eelde, 9. März 1928 (reife Kapseln).

### § 8. Methodisches.

Da sich bei meinen Untersuchungen zeigte, dass die Mooskapseln bei der Einbettung in Paraffin viele Schwierigkeiten verursachten, und dass weiter vor allem die Färbung der jüngeren Zellwände viel mühsame Arbeit forderte, möchte ich hier einige Mitteilungen folgen lassen über die endgültige Arbeitsmethode.

So erwies sich das Übertragen der Kapseln von absolutem Alkohol in Paraffin mit den Zwischenstufen: abs. Alk. — Alk-Terp. (1 : 1) — Terpentin u. s. w. als völlig unbrauchbar. Die Abstufung war nicht sorgfältig genug. Überdies zeigte sich das Xylol in mancher Hinsicht als brauchbareres Zwischenmittel. Die Schrumpfung des Zellinhalts konnte nur dann ganz vermieden werden, wenn der Vorgang äusserst langsam vor sich ging. Auch musste die Temperatur so niedrig wie möglich gehalten werden, da die Kapseln sehr empfindlich waren gegen eine hohe Temperatur und gegen schnelle Temperaturänderungen.

Schliesslich habe ich nachstehendes Schema benutzt:

1. aus Alk.-Formalin in 70 %-igem Alkohol, 24 Stunden.
2. 3. 4. Alkohol 85 %, 90 %, 96 %, je 4 Stunden.
5. 6. 7. Alkohol 100 %, zweimal wechseln, zusammen 4—6 Stunden.
8. abs. Alk. + Xylol 2½ % <sup>1)</sup>, 2 Stunden.
9. 10. 11. wie bei 8, aber Xylol 5 %, 10 %, 15 %, je 2 Stunden.

<sup>1)</sup> d. h.: auf 100 Teile 97½ Teile abs. Alk. und 2½ Teile Xylol.

12. 13. 14. wie bei 8, aber Xylol 25 %, 50 %, 75 %, je 2 Stunden.

15. 16. 17. Xylol (rein), zweimal wechseln, zusammen 4—6 Stunden.

18. Xylol + einige ccm Paraffin, durch eine Gaze von den Kapseln abgeschieden, 24 Stunden.

19. Im Paraffinofen (30°), bis das Paraffin sich in dem Xylol gelöst hat, dann Paraffin hinzufügen, die Schale wird zugedeckt gehalten, 24 Stunden.

20. wie bei 19, jetzt der Deckel entfernt, 12 Stunden.

21. langsam bis 52° erhitzen, Xylol-Paraffin abgiesen und durch reines Paraffin derselben Temperatur ersetzen.

22. Sofort das zurückgebliebene Xylol, das obenauf schwimmt, abgiesen und noch mehr reines Paraffin hinzufügen.

23. 24. 25. In reinem Paraffin, zweimal wechseln, die Temperatur dauernd 52° C., zusammen 8—12 Stunden.

26. Einbetten.

Die Zeit, während welcher die Kapseln bis 52° erhitzt waren, wurde in dieser Weise bis auf einen halben Tag beschränkt.

Vor der Einbettung waren alle Kapseln auf ihren Entwicklungsgrad untersucht worden, insofern dieser äusserlich festzustellen war. Dabei wurde die Kapsellänge und ihre Breite aufgezeichnet, wie auch die Deckelhöhe und die weitere Differenzierung der Theca. Wenn in den letzten Stadien die Peristomzähne durchschimmerten, wurde auch die Länge derselben bestimmt.

Um während der Übertragung in Paraffin leicht behalten zu können, auf welche Kapseln bestimmte Angaben sich bezogen, wurden sie mit dem Stiele an einem Streifen steifes Zeichenpapier befestigt. Dazu waren in der Längsrichtung desselben mit einer Nähmaschine zwei Reihen Stiche angefertigt. Die Kapselstiele wurden nun unter diese Stiche hindurchgeschoben und so festgehalten. Mit

chinesischer Tinte waren die aufeinanderfolgenden Kapselreihen nun leicht zu numerieren, z. B. von Material B  $\gamma$ : 1,1—1,2—1,3—, . . . . . 2,1—2,2—2,3—, . . . . . u. s. w. (Fig. 3).

Den ganzen langen Weg von Alkohol über Xylol bis zum Paraffin blieben die Kapseln auf dem Papierstreifen befestigt. Erst kurz vor der endgültigen Einbettung in das Paraffinblöckchen wurden die Kapselstiele herausgezogen, und dann wurde sofort die neue Orientierung im Blöckchen der numerierten Kapseln eingeschrieben. Auf diese Weise waren vom eingebetteten Material alle Angaben bekannt, ohne dass es nötig war, jede Kapsel einzeln zu behandeln.

Zu leichter Beobachtung der Kapseln auch nach der Befestigung auf den Papierstreifen dienten kleine dreieckige Ausschnitte an den Stellen, wo sich die Kapseln befanden (Fig. 3).

Das Schneiden geschah mit einem grossen Reinhold-Giltay-Mikrotome. Die Schnittdicke war meistens nur 4  $\mu$ . Es war bisweilen nötig, von derselben Kapsel sowohl Tangential-, Radial- als auch Querschnitte zu besitzen. Dazu wurden dann die Kapseln erst in die Länge geschnitten bis etwas über die Hälfte, und dann wurde der übrigbleibende Teil in Querschnitte zerlegt.

Die gewöhnlichen Färbungsmethoden färben hauptsächlich den Zellinhalt, vor allem den Kern. Ein gutes Färbemittel der Zellwände, insbesondere der jüngsten, war schwer zu entdecken. Schliesslich habe ich gute Resultate erzielt mit der Doppelfärbung: Safranin-Methylen-

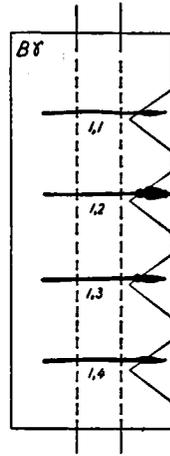


Fig. 3. Papierstreifen mit zwei Reihen Stiche, wodurch die Kapseln festgehalten wurden und geordnet blieben.

blau. Die Zellwände werden tiefblau, während der Zellinhalt hellblau oder sogar hellrot bleibt. Ausserdem ist leicht anzugeben, welche Zellwände jünger sind, denn der Farbstoff wird von den jüngsten Zellwänden weniger aufgenommen. So ist auf diese Weise selbst die Reihenfolge, in welcher die Zellwände angelegt wurden, ziemlich genau festzustellen.

Hier folgt noch das Arbeitsschema:

1. Aufkleben der Schnitte mit Eiweiszglyzerin. Trocknen im Thermostat (30°).
2. Xylol, 5 Minuten.
3. abs. Alk. + Xylol 50 %, 2 Minuten.
4. 5. abs. Alk. einmal wechseln, je 2 Minuten.
6. 7. 8. 9. 10. Alkohol 96 %, 85 %, 70 %, 50 %, 35 %, je 2 Minuten.
11. reines Wasser, 2 Minuten.
12. Safranin (1 %-ige wässrige Lösung), 6 Stunden.
13. Auswaschen in reinem Wasser.
14. wässrige Methylenblaulösung, 4 Stunden.
15. Auswaschen in reinem Wasser.
16. 17. 18. 19. 20. Alkohol, 35 %, 50 %, 70 %, 85 %, 96 %, je 2 Minuten.
21. 22. Alkohol 100 %, einmal wechseln, je 2 Minuten.
23. abs. Alk. + Xylol 50 %, 3 Minuten.
24. 25. Xylol, einmal wechseln, je 3 Minuten.
26. in Kanadabalsam (gelöst in Xylol) unter Deckglas.

## KAPITEL IV.

### DER BAU DER REIFEN KAPSEL.

#### § 9. Die Lage der Peristomzähne in Bezug auf die übrigen Kapselteile.

Bevor ich die Anlage und Entwicklung des Peristoms bei *Polytrichum* in ihren Einzelheiten untersuche, ist es erwünscht, abweichend von der Fragestellung, zuerst das

Resultat der Entwicklung, also das völlig entwickelte Peristom mit den angrenzenden Teilen einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen.

Bei Lantzius—Beninga (16) finden sich zwei Längsschnitte von fast reifen Kapseln. Die Figur 31 gibt allein die Topographie bei einer Kapsel von *Polytrichum piliferum*. Die Vergrößerung ist nur 15fach. Aus diesem Grunde und weil überdies die Figur sehr schematisch gehalten ist, sind keine feststehenden Folgerungen zu ziehen.

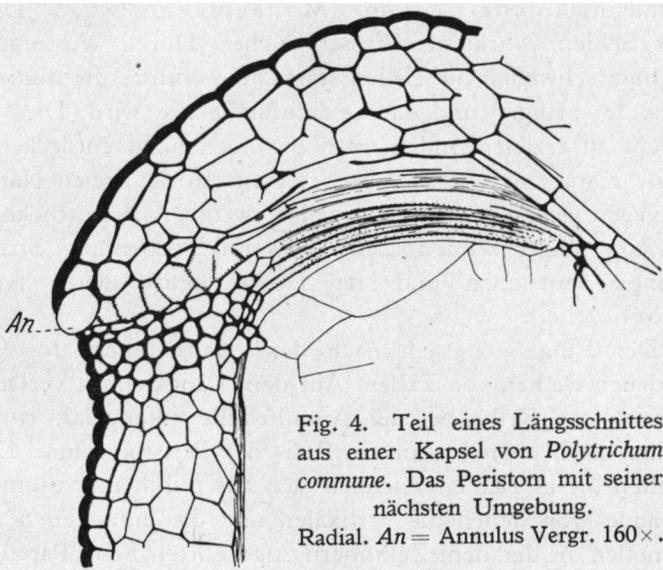


Fig. 4. Teil eines Längsschnittes aus einer Kapsel von *Polytrichum commune*. Das Peristom mit seiner nächsten Umgebung.  
Radial. An = Annulus Vergr. 160×.

Die zweite Figur (l.c. Fig. 32) von *Polytrichum commune* ist dagegen ein deutlicher Radialschnitt, etwa 250fach vergrößert. Es ist dieses Bild, das wir in Band 10 von Engler und Prantl (6 : 140, Fig. E) wiederfinden, wenn es auch an allen Seiten etwas verkürzt worden ist. Ich möchte diese Abbildung einmal vergleichen mit der obenstehenden Figur 4, die ebenfalls einen Radialschnitt der *Polytrichum*kapsel darstellt.

Die Auszenwände der Epidermiszellen der Kapselwandung sind stark verdickt und braun, sowohl die des Deckels wie die der Theca. Die Operculumzellen sind indessen vielfach gröszer. Dieses deutet hin auf eine Ausreckung oder auf ein stärkeres Längenwachstum.

An der Grenze von Operculum und Theca findet sich eine Schicht von dünnwandigen Zellen, deren Inhalt von Methylenblau sehr stark hellblau gefärbt wird. Dies sind die Ringzellen (Annulus). Der Inhalt dieser Zellen ist Schleim (Goebel, 11 : 865, Mönkemeyer, 25 : 25). Dieser Schleim wirkt als Wasserspeicher. Durch Wasseraufnahme schwellen die Zellen stark an, wodurch die dünnen Wände springen und das Operculum gelöst wird. Dies ist leicht zu erzielen, indem man die noch nicht entdeckelte, reife Kapsel in Wasser leise erwärmt. In der freien Natur dagegen scheinen die Ringzellen weniger auszutrocknen als die angrenzenden Zellen, wodurch ebenfalls Spannungen entstehen und der Deckel gelöst wird. (vgl. Goebel l.c.).

Der Ring setzt sich nach dem Kapselinnern fort in radialen Reihen von Zellen. Auf dem Längsschnitt verläuft eine solche Reihe, bei der Annuluszelle anfangend, etwas schief nach oben bis an die Basis der Peristomzähne. Die Zellen dieser Reihen zeichnen sich aus durch ihre dünnen Wände, von denen die vertikalen und die untersten horizontalen an der dem Zellinnern zugekehrten Seite Papillen (= körnige Verdickungen Lantzius—Beningas) zeigen. Die Öffnungslinie beim Abwerfen des Deckels läuft quer durch diese Zellen. Ich werde diese dünnwandigen Zellen weiterhin auf den Längsschnitten die Ringlinie nennen.

In der zitierten Abbildung von Lantzius—Beninga (Fig. 32) ist Obenstehendes unvollständig oder falsch angegeben. An erster Stelle sind die Zellen der Ringlinie nicht von den übrigen zu unterscheiden, da ihre Wände

nicht dünner gezeichnet sind. Selbst die Auszenwand der eigentlichen Ringzelle ist ebenso stark verdickt wie die der anderen Wandzellen. Und dann weist der Buchstabe *a*, der den Ring andeuten soll, eben die Grenze zwischen zwei Zellen an und nicht die Ringzelle selber. Hierdurch kann Verwirrung entstehen. In der Tat war dies der Fall, denn in der herübergenommenen Figur in Engler und Prantl steht der Buchstabe *a* noch ein wenig niedriger, wodurch mit Unrecht eine kleine dickwandige Wandzelle als Ring angedeutet ist.

Gerade unter dem Ringe und der Ringlinie liegt nämlich eine Gruppe von kleinen, dickwandigen Zellen. Sie bilden auf dem Radialschnitt ungefähr ein Rechteck, dessen Höhe etwa drei Zellen enthält. Ich werde diesen Zellkomplex in der Folge das subannulare Gewebe nennen.

Auf diesem Gewebe stehen die Peristomzähne, sie scheinen die Fortsetzung zu der schmalen Innenkante des Rechtecks zu bilden. Bei eingehender Betrachtung zeigt es sich, dasz dies nicht der Fall ist. Es gibt nämlich einen deutlichen Übergang in der Richtung der Wandzellen des Operculums und der Theca. Dieser Übergang fängt eben über dem Ringe an. Die Annuluszelle mit den Zellen der Ringlinie bilden, ebenso wie die dickwandigen subannularen Zellen, Reihen, welche senkrecht stehen zu der Thecaauszenwand. Über der Ringlinie findet sich eine Umbiegung, etwa drei bis vier Zellreihen umfassend, wodurch die nach außen gelegenen Zellen jeder Reihe groß sind und die mehr nach innen sich anschließenden kleiner geblieben sind. (vgl. Fig. 4). Diese letzten Zellreihen stehen darum auch nicht senkrecht zu der Kapselwand, während die noch weiter nach oben folgenden Zellreihen von neuem senkrecht zur Oberfläche des Operculums stehen.

Die Peristomzähne haben diese Umbiegung mit durchgemacht, daher sind sie in der Radialebene gekrümmt.

Die Figur D in Engler und Prantl (6, Bd. 10 : 140) mit der Unterschrift: „Einige peristombildende Zellbündel im Längsschnitt,“ kann darum auch unmöglich gezeichnet worden sein nach einem Längs- (in diesem Falle Tangential-) schnitt. Dasz dies wirklich nicht der Fall gewesen ist, entdecken wir sofort, wenn wir die Unterschrift derselben Figur bei Lantzius—Beninga, dessen Arbeit sie entnommen war, (dort Fig. 38) lesen: „Peristomzähne von *Polytrichum commune* mit der zelligen Unterlage“. Die Figur ist deshalb gar kein Tangentialschnitt, sondern eine Abbildung des Peristoms auf Flächenansicht. Dasz diese Figur in anderer Hinsicht noch mehr Fehler enthält, werden wir später sehen. (vgl. § 10).

Denken wir uns das Gewebe über dem Ringe wieder in seiner Lage vor der Umbiegung, so sehen wir, dasz der Körper des Peristomzahns nach innen nicht die Fortsetzung des subannularen Gewebes bildet, sondern in Wirklichkeit senkrecht steht zu der inneren Oberkante desselben. Bei genauer Betrachtung der Figur 4 ist dies sofort wahrzunehmen. Zur Erläuterung dient noch die Figur 5, wo A den Zustand darstellt, wie er in Fig. 4 wirklich vorkommt, aber schematisiert, und wo B zeigt, wie der Zustand meiner Meinung nach sein sollte, wenn keine Umbiegung stattgefunden hätte. Wie wir sehen werden, kommt diese Umbiegung erst im letzten Entwicklungsstadium der Kapsel zustande.

Wenn der Deckel abfällt, bleiben die Peristomzähne auf dem subannularen Gewebe stehen, mit dem Epiphragma zwischen den Zähnen gespannt. Indes verbindet das Epiphragma nicht die Spitzen der Zähne, wie vielfach angegeben wird. (vgl. das Zitat Lantzius—Beninga § 3). So sagt Ruhland (6, Bd. 10 : 138): „Über die Spitzen der Zähne zieht sich eine Haut (Epiphragma) hin“. Und Fleischer (8, III : xvii): „Die Zähne sind an den Spitzen durch das Epiphragma verbunden“. Indessen

drückt Limpricht sich, wie ich noch näher zeigen werde, besser aus; denn er schreibt (18, II : 590): „Das Epiphragma.... verbindet die Zähne des Peristoms, von dessen Spitzen sie getragen wird“. Und etwas weiter heizt es: „(Das Epiphragma) ist eine an der Peripherie

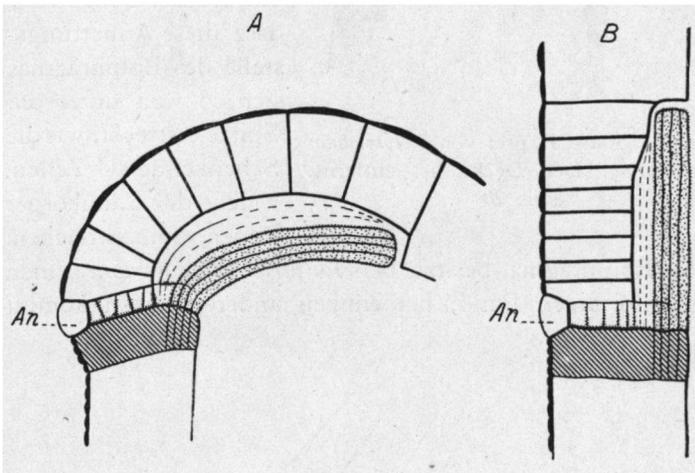


Fig. 5. Schematisierte Abbildungen der Umbiegung an der Grenze von Operculum und Theca. Peristom punktiert. Subannulares Gewebe schraffiert. An = Annulus.  
A. Der Zustand von Fig. 4. B. Die Umbiegung zurückgedacht.

buchtig ausgezackte Scheibe, deren Vorsprünge mit den Zähnen alternieren“.

Es war für diese Untersuchungen nötig, mit Sicherheit festzustellen, wie die Lage des Epiphragmas zu den Peristomzähnen war. Bei den diesbezüglichen Beobachtungen stellte sich heraus, dass die Mitteilungen Limprichts ganz richtig waren. Das Epiphragma wölbt sich ein wenig

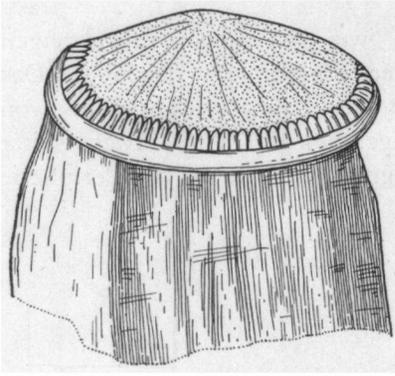


Fig. 6. Reife Kapsel von *Polytrichum attenuatum*. Der Deckel ist entfernt. Vergr. 20 ×.

kegelförmig nach oben (vgl. Fig. 6) und heftet sich ein wenig unter der Spitze an der Innenkante der Peristomzähne. Wie später erörtert werden wird, ist es von grosser Bedeutung, dass diese Anheftungsstelle des Epiphragmas sich so weit unter die Spitze erstreckt, wie die Schenkel der U-Zellen, welche den Zahnkörper bilden, hinaufreichen.

Das Epiphragma besitzt bei *Polytrichum commune* einen wellenförmigen Rand, bei einigen anderen Arten kommt

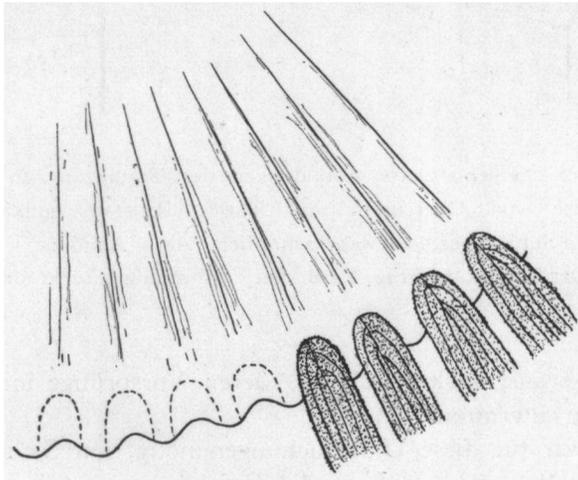


Fig. 7. Das Epiphragma mit den Peristomzähnen bei *Polytrichum commune*, von oben gesehen. Vier Zähne sind eingezeichnet, die Anheftungsstelle von vier anderen ist angegeben. Etwas schematisiert und in einer Ebene plattgedrückt.

ein glattrandiges Epiphragma vor. Das welligrandige Epiphragma erstreckt sich zwischen den Zähnen etwas tiefer nach unten. (Fig. 7).

Die Epiphragmazellen sind dünnwandig, und ihre obersten Wände sind mit Papillen bedeckt. Ich möchte hier die Zellengruppen, deren Zellwände papillös sind, noch einmal aufzählen. (vgl. Lantzius—Beninga und § 3).

1. Die basalen und vertikalen Innenwände der Zellen der Ringlinie (vgl. § 9).
2. die Auszenwände der Auszenzellen des Zahnkörpers,
3. die Zellwände der Zellen zwischen Operculum und Peristomzähnen, die durchbrechen, wenn der Deckel abfällt,
4. die dünnen Zellwände des Epiphragmas.

Nach der Ablösung des Deckels finden wir also an der freigewordenen Oberseite der Kapsel eine ununterbrochene Schicht von Zellen mit Papillen an den Auszenwänden. Diese auffallende Tatsache mag zusammenhängen mit der Funktion dieser Papillen. Worin besteht nun diese Funktion? Auf diese Frage fand ich in der Literatur keine endgültige Antwort. Ich habe darum einmal nachgesehen, wo bei den Bryales noch mehr Papillen vorhanden sind. So finden sich bekanntlich auch Papillen bei den Peristomzähnen mehrerer Laubmoose, und weiter an vielen anderen Stellen bei den Bryophyten, z.B. bei *Sphagnum papillosum* und *squarrosum* an der Innenwand der Hyalinzellen, wo diese an die Chlorophylzellen grenzen. Der Sphagnologe Warnstorf äusert sich in seiner „Sphagnologia universalis“ (32 : 14) über die mögliche Funktion dieser Papillen wie folgt: „Der Verstärkung der Kapillarität dienen höchstwahrscheinlich auch die bei . . . vorkommenden Verdickungserscheinungen, welche unter dem Namen . . . Papillen bekannt sind“. Indessen zweifelt Warnstorf selber an diesem „höchstwahrscheinlich“; denn ein wenig später sagt

er noch: „Da diese Verdickungen immer an den Teilen der Innenwände auftreten, wo sie mit den Wänden der chlorophyllführenden Zellen zusammenhängen, so liegt die Vermutung nahe, dasz diese rauhen Wandteile in ganz besonderem Masze befähigt sein werden, aus dem die Zellen durchströmenden Wasser Nährstoffe zu entnehmen, um sie dann sofort den unmittelbar angelagerten Plasmazellen zur Assimilation zuzuführen“.

Da eine Aufnahme von Nahrungstoffen aus der Luft bei der *Polytrichum*kapsel keinesfalls stattfindet, kann die an zweiter Stelle von Warnstorf angedeutete Funktion bei *Polytrichum* nicht die richtige sein.

Ich möchte nun hervorheben, dasz sowohl bei *Polytrichum* wie bei *Sphagnum* die papillenführenden Zellen einen zeitweiligen Abschluss der protoplasmahaltenden Zellen gegen die Luft bilden, einen Abschluss, der zuvor noch unnötig war, weil bei *Polytrichum* der Deckel noch die Auszenfläche bildete und weil bei *Sphagnum* die Hyalinzellen Wasser enthielten. Die Funktion dürfte darum doch wohl ein Verhindern allzuschneller Austrocknung sein durch eine Vergrößerung der Kapillarität. Auch Greebe (12 : 198) sagt, dasz die Papillen die Verdunstung einschränken und verhindern. In diesem Zusammenhang ist es nicht ohne Bedeutung, dasz die Papillen sich bei *Sphagnum* graduell abändern in Bezug auf die Feuchtigkeit der Umgebung: je trockner diese ist, desto dichter sind die Papillen gestellt. Ebenso finden sich an den Blättern von anderen Moosen vielfach Papillen, aber nur bei denjenigen, welche an sonnigen, trockenen Standorten wachsen.

Eingehende Beobachtungen habe ich hierüber nicht angestellt, denn sie liegen ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit. Es genügt also, auf diese Fragen hingewiesen zu haben.

Aus den Figuren 4 und 5 ist herauszulesen, dasz das Peristom einen Teil der Kapselwand einnimmt: die Zähne

liegen nämlich in Höhlen des Operculums. In der beigelegten Figur 8, die einen etwas schematisierten Radialschnitt des Deckels darstellt, ist die gegenseitige Lage von Operculum, Peristom und Epiphragma angegeben. Die verschiedenen Zellformen sind ebenfalls eingezeichnet worden. Es gibt eine Schicht von ausgereckten und zusammenge-

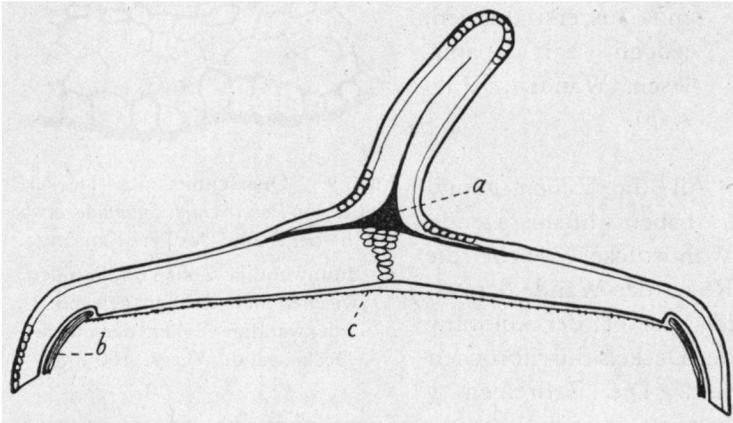


Fig. 8. Etwas schematisierter Radialschnitt des Operculums einer fast reifen Kapsel von *Polytrichum commune*.

*a* = ausgerecktes und zusammengedrücktes Gewebe.

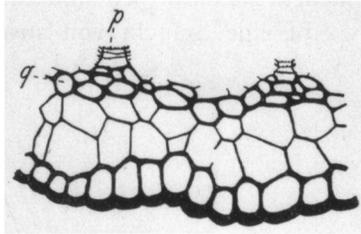
*b* = Peristom, *c* = Epiphragma. Vergr. 33 ×.

drückten Geweben zwischen Epidermis und der Basis des Operculums (Fig. 8*a*). Dieses Gewebe weist auf ein starkes Breitenwachstum der Deckelbasis hin.

Von grösserer Bedeutung ist nun noch die nähere Betrachtung des Deckelrandes, d.h. desjenigen Teils, in dessen Höhlen die Peristomzähne liegen. An erster Stelle folgt ein Querschnitt, etwa auf halber Höhe der Peristomzähne (Fig. 9). Von auszen nach innen finden wir:

- a. Eine Schicht von Zellen, deren Wände, zumal die Auszenwände, verdickt sind. Sie bildet die Epidermis.

- b. Zwei Schichten von grösseren Zellen mit ziemlich dünnen, weissen Wänden.
- c. Eine Schicht (oft zwei Schichten) von kleineren Zellen, deren Wände braun und verdickt sind. (Fig. 9, q).
- d. Mehr nach innen ein-  
springend noch einige  
radial geordnete Zellen,  
mit äusserst dünnen,  
jedoch zart papil-  
lösen Wänden. (Fig.  
9, p).



All die Zellen *p* und *q* haben hinausragende Wandstücke, welche die Reste der Wände darstellen, die bei der Ablösung des Deckels durchbrochen sind. Die Zellreihen *p* haben ursprünglich die Zwischenräume zwischen den Peristomzähnen ausgefüllt.

Fig. 9. Querschnitt des Deckelrandes von *Polytrichum commune*, etwa auf halber Höhe der Peristomzähne.  
*p* = dünnwandige Zellen mit Papillen, zwischen den Zähnen gelegen.  
*q* = dickwandige Zellen der inneren Deckelwand. Vergr. 160 ×.

Meine Figur 9 ist zu vergleichen mit der Abbildung 110, A in Engler und Prantl (6, Bd. 10 : 135), die Hy entnommen ist und die sich auf *Atrichum undulatum* (*Catharinaea undulata*) bezieht. Da ich mehrere Unterschiede in beiden Figuren entdeckte, habe ich auch von *Catharinaea* Querschnitte des Deckelrandes angefertigt. Der Hauptsache nach waren diese Querschnitte und diejenigen von *Polytrichum* einander gleich, nur ist bei *Catharinaea* die Zahl der Epidermiszellen geringer und sind die Zellen selber grösser. Die Figur von Hy lässt sich also vergleichen mit meiner Abbildung 9. Es zeigt sich dann sofort, dass die Figur von Hy mehrere Fehler enthält. Die Zellstruktur der Rippen und Furchen ist nicht so regelmässig, wie sie von Hy gezeichnet worden ist. Und die Zellen,

welche die Zwischenräume zwischen den Zähnen ausfüllen, bleiben bei der Ablösung des Deckels mit demselben verbunden. Überdies liegen diese Zellen nicht in zwei radialen Reihen, sondern nur in einer, wie es auch bei *Polytrichum* der Fall war.

Beide Figuren zeigen aber sehr deutlich, dass das Peristom in Furchen an der Innenseite des Deckelrandes liegt. Dies ist ebenfalls, aber weniger leicht zu konstatieren, wenn man den Deckelrand von innen her betrachtet (Fig. 10, B). Dabei stellt sich noch etwas anderes heraus, nämlich, dass die Zellen *p* und *q* von Fig. 9 eine sehr eigentümliche Gestalt haben.

Zuerst die Zellen *q* (Fig. 10, B). Diese besitzen eine Breite, welche dem 128. Teil des Umkreises gleich ist, das ist also die halbe Breite eines Peristomzahns. Die Zellen sind je zwei nebeneinander in 64 Sektoren geordnet. Die Zelltrennungen in der Mitte jedes Sektors sind nicht leicht zu sehen, da sie von den Zellen *p* überdeckt werden. Die Zwischenwände der übereinandergelagerten Zellen liegen nicht parallel zum Deckelunterrande, sondern sie verlaufen, von der Mitte des Sektors ausgehend, schräg nach oben. Aus diesem Grunde waren von diesen Zellen auf dem Querschnitt (Fig. 9) auch mehr als 128 Zellen vorhanden. Die Richtung dieser Wände ist nicht gleich schräg, nach unten zu läuft sie allmählich mehr parallel zum Deckelunterrande.

Unter diesen Zellen *q* sind dann andere gezeichnet, welche halb so breit sind (Fig. 10 B, 2) und darunter noch schmalere, wieder von der halben Breite der vorigen (Fig. 10 B, 1). Auf dem Radialschnitt (Fig. 10, A) desselben Deckels ist festzustellen, dass diese Zellen auch mehr nach außen gelegen sind. So sind die Zellen *l* sonst nichts als die Epidermiszellen des Operculums.

Und nun die Zellen *p*. Sie sind, wie erwähnt wurde, dünnwandig und papillös. Ihre Breite beträgt oben  $\frac{1}{64}$

des Deckelumkreises. In der Mitte jeder Zelle findet sich aber eine sehr lange Ausbauchung nach unten, diese ist schmal und besitzt nur etwa  $\frac{1}{5}$  der normalen Zellbreite. Es gibt mehrere von diesen Zellen übereinander (vgl. in

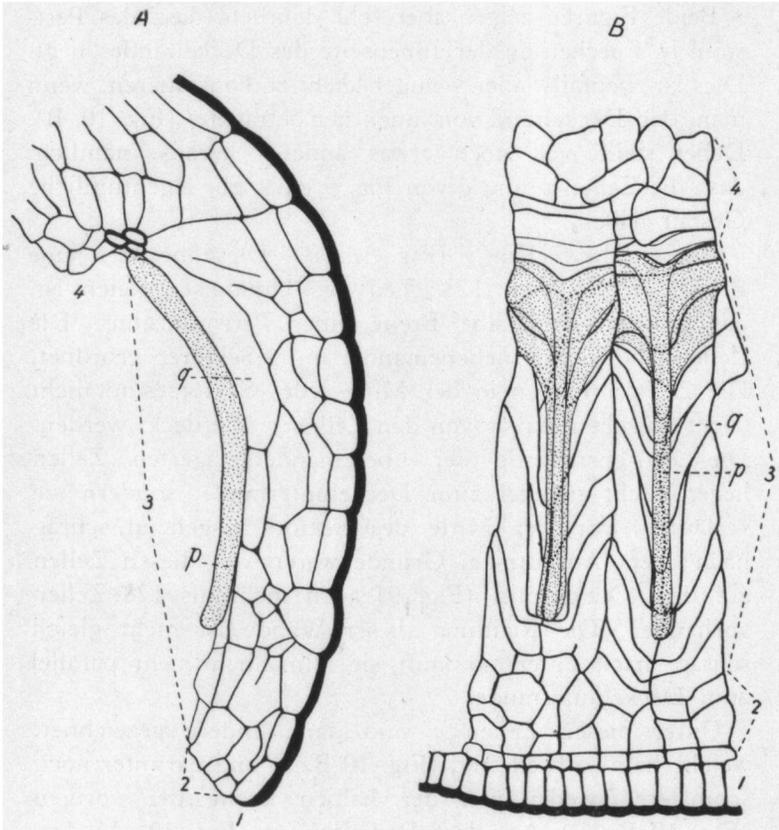


Fig. 10. Der Deckelrand von *Polytrichum commune*.

A. auf einem Radialschnitt. B. von innen gesehen, etwas plattgedrückt. Es sind zwei der 64 vorhandenen Sektoren gezeichnet. 1 = Epidermis, 2 = nicht gefaltete Zellen, 3 = gefaltete Zellen (p und q von Fig. 9), 4 = Zellen des Operculums über den Zahnfurchen. Vergr. 160 ×.

Fig. 9 die radialen Reihen). Bei allen reicht die Falte nicht gleich weit nach unten. Bei einigen höher am Deckel gelegenen Zellen ist sie nur angedeutet.

Die Ausstülpungen der Zellen *p* bilden die Rippen im Deckelrande, welche also nach oben zusammenstoszen. Zwischen den Rippen bleiben Furchen übrig, in welchen die Peristomzähne liegen. Die U-förmigen Zellbündel der Zähne umschlieszen die Falten der Zellen *p*. Zum Vergleich dient die Figur 10, A, welche einen Radialschnitt des Deckelrandes darstellt. Der Schnitt ist durch eine Furche geführt, die Ziffern 1, 2, 3 und 4 deuten in beiden Abbildungen A und B dieselben Zellgruppen an.

Bei der Beobachtung der Zellengruppierung dieses Deckelrandes kam ich zuerst auf den Gedanken, dasz die Bildung des Peristoms einem Faltungsprozess zugeschrieben werden könnte. Diese Annahme wurde durch meine weiteren Untersuchungen bestätigt. Ich hoffe sie in den folgenden Kapiteln mit hinreichenden Beweisen zu bekräftigen.

Nach innen zu werden die Peristomzähne durch ein Gewebe begrenzt, das aus groszen Zellen zusammengesetzt ist. Diese Zellen sind dünnwandig, werden von oben begrenzt durch das Epiphragma und setzen sich nach unten in die Columella fort. (In Fig. 4 sind einige dieser Zellen gezeichnet). Die Form der Zellen auf dem Radialschnitt deutet ebenfalls auf erhöhtes Wachstum, entweder durch Ausreckung oder Faltung hin. Die Zellen waren aber zu zart, um festzustellen, ob sie vielleicht auch wie die Innenzellen des Deckelrandes gefaltet waren.

#### § 10. Der Bau der Peristomzähne.

Wir sahen in § 6, dasz der Bau der Peristomzähne der Hauptsache nach bekannt ist, dasz jedoch in einigen Punkten sich widersprechende Mitteilungen vorlagen. Eine dieser Streitfragen war: „Sind die Peristomzellen gegliedert

oder nicht?" Nun erhält man bei der Betrachtung von Radialschnitten in der Tat den Eindruck, dasz die Peristomzellen gegliedert sind; aber das kann dadurch entstehen, dasz der Schnitt schief durch die U-Zellen geführt worden ist. Um diese Frage endgültig beantworten zu können, ist es also nötig, die Zahnzellen zu isolieren. Nun hat Goebel im Jahre 1906 diese Isolierung schon durchgeführt. Er bildet in Flora Bd. 96 (10, Fig. 23, bis) einige isolierte Zellen aus dem Peristom von *Polytrichum commune* ab, und diese Zahnzellen sind nicht gegliedert. Die Sache könnte hiermit erledigt gewesen sein, wenn nicht Fleischer in demselben Jahre von neuem mitgeteilt hätte, dasz die Peristomzellen deutlich schief gegliedert sind. (7, III : XVII). Deshalb war es nötig, die Isolierung der Zahnzellen noch einmal einwandfrei zu wiederholen. Bei mehreren Gattungen und Arten habe ich diese Isolierung durchgeführt mit Schultzes Mazerationsgemisch ( $\text{KClO}_3$  mit einigen Tropfen  $\text{HNO}_3$ , ein wenig erhitzen und dann sofort in kaltes Wasser ausgiesen). Die Resultate mögen hier folgen:

#### I. *Polytrichum commune*. Material B.

In Fig. 11 sind drei Peristomzähne von *Polytrichum commune* mit den Basalzellen gezeichnet. Die Figur stellt keinen Längsschnitt dar, in Wirklichkeit liegen die abgebildeten Zellen nicht alle in einer Ebene. Nach der teilweisen Mazeration und Tinktion mit Methylenblau sind die Zähne etwas zusammengedrückt worden. Es stellt sich sofort heraus, dasz der Zahnkörper sich aus ungegliederten U-Zellen aufbaut. Überdies gibt es aber Basalzellen, und diese können teilweise mit emporgewachsen sein. Diese bekleidenden Basalzellen haben die halbe Breite der U-Zellen. Zwei dieser Zellen, welche nebeneinander liegen, bilden zusammen ein U. Deshalb werde ich sie künftighin halbe U-Zellen nennen.

Unter diesen halben U-Zellen kommt dann eine Schicht Zellen vor, welche gleich breit sind, aber nicht mit einem ihrer Enden emporgewachsen sind. Übergangsformen zwischen diesen völlig horizontalen Zellen und den halben U-Zellen sind vorhanden.

Aus Obenstehendem folgt, dass es in jüngeren Entwicklungsstadien leicht festzustellen sein wird, welche Zellen den Zahnkörper aufbauen werden: auf einem Querschnitt müssen davon 64 in einem Kreise vorkommen, während die bekleidende Zone nach unten und auszen die doppelte Anzahl von Zellen besitzen muss.

Dann ist aber die schon vorher (§ 9) betrachtete Figur D auf S. 140 in Engler und Prantl (6, Bd. 10) auch in anderer Hinsicht nicht ganz richtig.

a. Die scharfe Grenzlinie zwischen den U-Zellen und den Basalzellen kommt in Wirklichkeit nicht vor.

b. Die Zahl der Basalzellen ist in der Abbildung viermal so groß wie die Zahl der Peristomzähne, während sie nur doppelt so groß sein soll.

Da der Peristomring weit nach innen steht, sieht man bei einer Flächenansicht von auszen her nicht die eigentlichen Basalzellen, sondern die mehr nach der Peripherie liegenden Zellen des subannularen Gewebes. (vgl. Fig. 4).

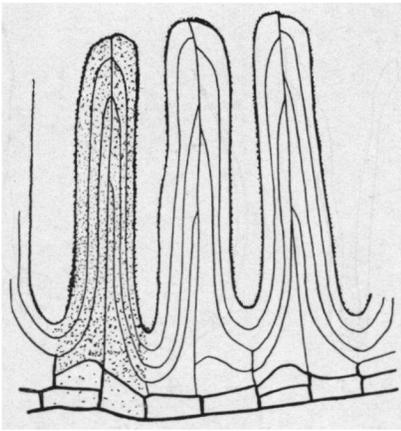


Fig. 11. Drei Peristomzähne von *Polytrichum commune*. Nach teilweiser Mazeration etwas zusammengedrückt. Von auszen her betrachtet. Einer der Zähne mit Papillen gezeichnet. Vergr. 160 ×.

Die Zellenzahl dieses Gewebes beträgt wirklich  $4 \times 64$ . Lantzius—Beninga hat wahrscheinlich diese letztgenannten Zellen sofort unter die Peristomzähne gezeichnet. Doch bleibt die scharfe Grenzlinie auch dann noch unerklärt.

In der weiteren Figur 12 sind ganz frei isolierte Zahnzellen gezeichnet. Dabei bemerken wir verschiedene Formen:

A stellt eine Randzelle dar, weil sie an die Zellen *p* des Deckels grenzt (Fig. 9 und 10, B). Sie ist vollständig

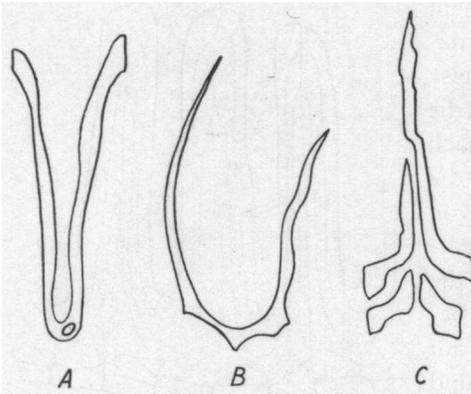


Fig. 12. Frei isolierte Zahnzellen von *Polytrichum commune* nach Mazeration. Vergleiche übrigens den Text. Vergr. 160  $\times$ .

U-förmig<sup>1)</sup>, die Schenkel des U reichen bis zur Spitze der beiden Zähne. Darauf deutet die eigentümliche Form der beiden Enden hin. Nach der obersten Umbiegung ist die Zelle plötzlich gerade abgeschnitten.

Infolge der Mazeration sind die Schenkel etwas zurückgebogen, sonst würden diese grad-

linigen Schnitte zusammenfallen mit der vertikalen Mittellinie der Zähne. Ich möchte weiter noch hinzufügen, dass diese Zellform keineswegs hindeutet auf ein gleitendes Wachstum. Dazu müssten die Zellenden zugespitzt gewesen sein.

B ist eine kürzere U-Zelle, welche also nicht die Spitze der Zähne erreicht. Hier sind die Zellenden zwar spitz, jedoch nicht scharf zugespitzt.

<sup>1)</sup> Diese Bezeichnung halte ich für besser als „hufeisenförmig“.

C sind Basalzellen, von welchen die beiden höher gezeichneten mithelfen, den Zahnkörper aufzubauen. Die untersten beiden Zellen zeigen in der Achse des Zahns ebenfalls eine geringe Erhöhung. Die Form dieser Zellen deutet ebenfalls nicht auf ein aktives, gleitendes Wachstum hin, sondern mehr auf ein passives Wachstum infolge der Wirkung einer Reck- oder Druckkraft.

## II. *Polytrichum attenuatum*. Material F.

Bei dieser Art ist das Peristom kürzer, und die Zähne sind breiter (Fig. 13). Bei Erwärmung in KOH dehnen sich die Zähne sehr in die Länge (bis zweimal die ur-

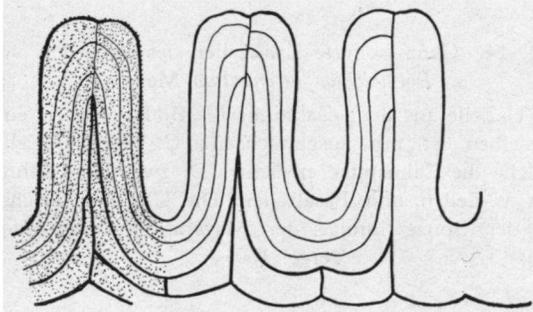


Fig. 13. Drei Peristomzähne von *Polytrichum attenuatum* Menz.  
Nach teilweiser Mazeration etwas zusammengedrückt.  
Vergr. 160 ×.

sprüngliche) und werden dabei weniger breit. Auch bei der Mazeration verlängern sich die Zahnzellen bedeutend. Infolgedessen sind die in Fig. 14 abgebildeten, ganz frei isolierten Zellen von *Polytrichum attenuatum* auch länger, als sie in der Natur wirklich sind.

Das Resultat der Isolierung ist in Einzelheiten wie bei *P. commune*. Der Kern des Zahns besteht aus vollständigen U-Zellen; am Fusze befinden sich Basalzellen, welche

gewöhnlich von halber Zahnbreite sind. Einige von diesen können mithelfen an dem Aufbau des Zahns.

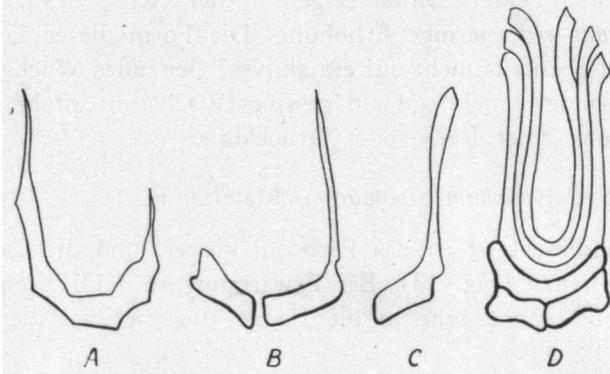


Fig. 14. Ganz isolierte Zahnzellen des Peristoms von *Polytrichum attenuatum* Menz.

A. U-Zelle aus dem Zahninnern. B. Basalzellen, eine derselben ist mit ausgewachsen. C. halbe U-Zelle, welche die Zahnspitze erreicht. D. zwei halbe Zähne, mit U-Zellen und Basalzellen. Die U-Zellen weichen an der Spitze infolge der Mazeration auseinander.

Vergr. 160 ×.

### III. *Pogonatum aloïdes*. Material D. Zahl der Zähne 32.

Auch hier fand ich nach der Mazeration vollständige U-Zellen. Das ist von Bedeutung, weil Brotherus das Peristom der verwandten Art, *Pogonatum urnigerum*, mit Zähnen abbildet, welche ganz aus kurzen Zellen aufgebaut sind (1 : 595).

Dies erweist sich somit als unrichtig.

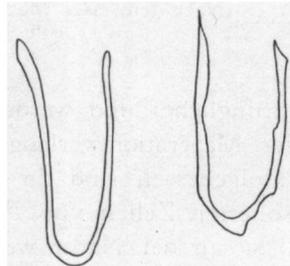


Fig. 15. Zwei isolierte Zahnzellen von *Pogonatum aloïdes* Palis. Vergr. 160 ×.

IV. *Catharinaea undulata*. Material aus meinem Herbarium, gesammelt in Haren. Zahl der Zähne 32.

Die Zähne sind viel länger als bei der Gattung *Polytrichum*. Auch hier sind vollständige, ungegliederte U-

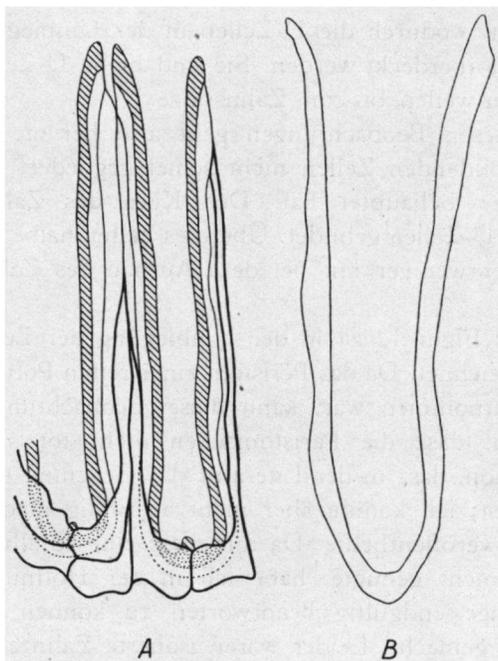


Fig. 16. Teilweise mazerierte Peristomzähne von *Catharinaea undulata* Web. et Mohr.

- A.  $1\frac{1}{2}$  Zahn, die bekleidenden Zellen dicker gezeichnet. Randzelle schraffiert und, wo sie überdeckt wird, punktiert.  
 B. Eine Zahnzelle, ausgedehnt infolge der Mazeration, U-förmig. Vergr. 160 $\times$ .

Zellen vorhanden. Auffallend ist vor allem die Randzelle (Fig. 16, die schraffierte Zelle). Sie zeigt nämlich eine kleine zahnförmige Erhöhung eben in der Mitte der Umbiegung. Da dieses bei den meisten Zähnen vorkam, habe ich eine Erklärung gesucht. Es lag nahe, die Möglichkeit

zu prüfen, ob es vielleicht mit der Zahl der Peristomzähne zusammenhänge. Indessen habe ich bei *Pogonatum*, wo ebenfalls nur 32 Zähne vorkommen, keine Andeutung eines solchen Vorsprungs beobachtet.

Die bekleidenden Zellen sind hier besonders stark entwickelt, wodurch die U-Zellen in der Umbiegung ganz von ihnen überdeckt werden. Sie sind halbe U-Zellen, und reichen bisweilen bis zur Zahnspitze.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dasz die peristombildenden Zellen nicht schief gegliedert sind, wie Fleischer behauptet hat. Der Kern des Zahnkörpers wird von U-Zellen gebildet. Überdies helfen halbe U-Zellen mehr oder weniger mit bei dem Aufbau des Zahns.

In der Figur 12 ist in der Umbiegung der Zelle A ein Kern gezeichnet. Da das Peristom einer reifen Polytrichumkapsel entnommen war, kann diese Beobachtung darauf hinweisen, dasz die Peristomzellen nicht tot sind. Wir sahen schon, dasz in der Literatur das Gegenteil behauptet worden ist; ich konnte aber nicht ausfindig machen, wer es zuerst veröffentlichte. Da mir diese eine zufällige Beobachtung nicht genügte, habe ich in der Hoffnung, auch diese Frage endgültig beantworten zu können, mehrere Versuche gemacht. Leider waren isolierte Zahnzellen nach der Mazeration nicht mehr für diese Untersuchungen geeignet (infolge der Quellung). Da aber auch die Versuche mit ganzen, nicht mazerierten Peristomzähnen keine Entscheidung brachten, bleibt diese Sache also noch fraglich.

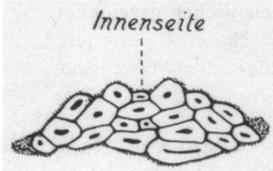


Fig. 17. Querschnitt eines Peristomzahns von *Polytrichum commune*, etwa auf  $\frac{2}{3}$  seiner Höhe. Vergr. 420  $\times$ .

Auf einem Querschnitt durch den Peristomzahn können wir feststellen (Fig. 17), dasz er zusammengesetzt ist aus Zellen mit stark verdickten, nicht braunen

Wänden. Das Zelllumen ist nur klein, an der Basis der Zähne bleibt es aber grösser. Die Auszenwände der Auszenzellen sind mit papillenartigen Verdickungen bedeckt. Bei der grössten Dicke finden sich vier Zellen nebeneinander, nach beiden Seiten des Zahns nimmt diese Zahl allmählich ab.

### § 11. Die Zahl der Peristomzähne.

Ich habe in § 6 schon gesagt, dass die Erklärung, welche in der Literatur von der konstanten Anzahl Peristomzähne bei den Moosen gegeben wird, meiner Meinung nach befriedigend ist. Wohl möchte es zuerst befremden, dass eine regelmässige Abwechslung von radialen und periklinen Teilungen zu einer solchen genauen Ort- und Zahlbestimmung genügt. Dieses wird sich aber ändern, wenn man hört, dass es viele Unregelmässigkeiten gibt, wodurch die Zahl fast nie so konstant 16, 32 oder 64 ist, als gewöhnlich angegeben wird. Eben das Vorkommen dieser Abweichungen hat mich veranlasst, die gegebene Erklärung dieser Tatsache als genügend zu betrachten.

In diesem Paragraphen möchte ich nun einige Übersichten folgen lassen, aus denen hervorgehen wird, dass die Abweichungen in der Zahl der Peristomzähne gross sind.

An erster Stelle folgt eine Zusammenfassung der Angaben über die Zahl und die Entwicklung der Zähne bei den europäischen Arten der Polytrichaceen, wie ich sie fand bei Limpricht (L) (18, Bd. 3) Brotherus (Br) (1) und Husnot (H) (13).

<i>Catharinaea undulata</i>	32 (L),
„ <i>Hausknechtii</i>	32 (L),
<i>Oligotrichum incurvum</i>	40—50, ungleichgross, unregelmässig ausgebildet und longitudinaler geteilt (L), dents inégaux et en nombre variable (H),

<i>Psilopilum laevigatum</i>	ungleichgroß (L),
<i>Pogonatum subrotundum</i> (= <i>nanum</i> )	32 (L),
„ <i>aloïdes</i>	32—40 (L),
„ <i>urnigerum</i>	32 (L),
„ <i>capillare</i>	an 40 (L),
<i>Polytrichum alpine</i>	40—60, unregelmäßig (L), dents courtes et irrégulières (H),
„ <i>decipiens</i>	64, gleichmäßig (L),
„ <i>gracile</i>	64 oder weniger, meist größere und kleinere gemischt (L), 32, gleichgroß oder bis 64 und unregel- mäßig (Br),
„ <i>sexangulare</i>	64, regelmäßig (L), dents inégaux (H),
„ <i>pipiferum</i>	64, regelmäßig (L),
„ <i>juniperinum</i>	64, regelmäßig (L),
„ <i>strictum</i>	64 (Br),
„ <i>commune</i>	64, gleichgroß (Br).

Wir sehen also, daß da, wo die Zahl wechselnd ist, auch die Form der Zellen unregelmäßiger wird.

An zweiter Stelle habe ich an einigen Arten, von denen in obestehender Tabelle angegeben worden ist, daß ihre Zahl der Zähne genau 32 oder 64 beträgt, einige Zählungen ausgeführt. Die entdeckelten Kapseln wurden zwischen Holundermark geklemmt und in auffallendem Lichte untersucht. Die Zählungen wurden ausgeführt, indem mit dem Zeichenprisma die Zähne auf einem Blatt Papier angestrichen wurden. Bei *Catharinaea* machen die Zähne sofort nach der Entdeckung deutliche hygroskopische Krümmungen, welche die Beobachtung und Zählung erleichtern.

- I. *Catharinaea undulata*. Material Haren, 23. Dez. 1927.  
 25 Exemplare, von denen  
 22 mit 32 Zähnen,  
 2 mit 31 Zähnen, von denen ein Zahn anormal  
 entwickelt und offenbar aus  
 zwei Zähnen verwachsen,  
 1 mit 31 Zähnen, alle gleichgroß.
- II. *Catharinaea undulata*. Material Groningen, 31. März  
 1929.  
 25 Exemplare, von denen  
 8 mit 32 Zähnen, gleichgroß,  
 3 mit 32 Zähnen, ein Zahn kürzer,  
 1 mit 32 Zähnen, ein Zahn hat die doppelte Breite,  
 2 zwar mit 32 Zähnen, aber ungleich groß,  
 4 mit 31 Zähnen, gleichgroß,  
 2 mit 31 Zähnen, ein Zahn ist kürzer,  
 1 mit 31 Zähnen, ein Zahn ist doppelt breit,  
 2 mit 30 Zähnen, gleichgroß,  
 1 mit 28 Zähnen, wovon vier doppelt breit sind,  
 1 mit 33 Zähnen, zwei davon sind kurz.
- III. *Polytrichum commune*. Material Lheebroekerzand, 30.  
 Juni 1926.  
 10 Exemplare, von denen  
 8 mit 64 Zähnen,  
 1 mit 60 Zähnen,  
 1 mit 65 Zähnen.
- IV. *Polytrichum juniperinum*. Material Haren, 23. Dez. 1927.  
 15 Exemplare, von denen  
 6 mit 64 Zähnen, gleichgroß,  
 4 mit 63 Zähnen, ein Zahn ist breiter,  
 1 mit 63 Zähnen, ein Zahn kurz und zwei andere  
 an ihrer Basis miteinander  
 verwachsen,

- 1 mit 62 Zähnen, wovon zwei doppelt breit sind,  
 1 mit 62 Zähnen, ein Zahn breit und ein anderer  
 viel kürzer,  
 2 mit 65 Zähnen.

Aus diesen Zählungen geht deutlich hervor, dasz die Zahl der Peristomzähne bei weitem nicht so genau 32 oder 64 ist, wie oft angenommen worden ist. Trotz der kleinen Zahl untersuchter Kapseln gibt es viele und grosze Abweichungen.

Schliesslich möchte ich noch darauf hinweisen, dasz, wenn 32 oder 64 die Normalzahl ist, die Abweichungen nach unten grösser sind als nach oben. Immerhin scheint die Anzahl der Abweichungen für 64 graduell grösser zu sein als für 32. Es sind aber mehr Zählungen notwendig, um dieses mit Sicherheit zu konstatieren. Da die oben angeführten Zählungen für meine Arbeit genügten, bin ich nicht imstande, weiteres mitzuteilen. Nur kann ich noch hinzufügen, dasz ich bei einer Zählung an *Brachythecium rutabulum*, wo das Exostom 16 Zähne enthält, bei den 25 Exemplaren keine einzige Abweichung von der Normalzahl gefunden habe.

## KAPITEL V.

### DAS WACHSTUM DER GANZEN KAPSEL.

#### § 12. Entwicklungsstadien der Polytrichumkapsel.

##### I. *Polytrichum commune*. Material A und B.

Bei den allerjüngsten Sporogonien, welche ich gesammelt habe (B, ζ), waren die Embryonen noch kurz (etwa 12 mm). Die Kapseln, grösztenteils umgeben von der Calyptra, ragten nur ein wenig über die Blätter empor. Wenn die schon vollständig entwickelte Calyptra entfernt wird, stellt sich heraus, dasz das junge Sporogon spindelförmig ist,

überall gleich breit (etwa  $400\ \mu$ ). Der kleinere, basale Teil, der nicht von der Calyptra umgeben wird, ist braun, der übrige Teil (etwa  $8\ \text{mm}$ ) ist weisz, allein ein wenig unter der Spitze schimmert das Gewebe grünlich durch. Auf einem Längsschnitt zeigt sich, dass hier die Theca schon angelegt ist. Immerhin gibt es doch noch eine tätige zweiseitige Scheitelzelle, welche fortwährend Segmente bildet. Äusserlich ist die Grenze der Theca überdies noch an einer leichten Verschmälerung eben unter der Spitze

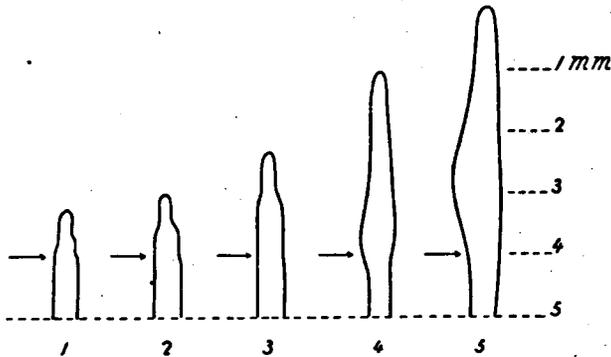


Fig. 18. Junge Stadien der Kapsel von *Polytrichum commune*.  
Stadien 1—5. Der Pfeil gibt etwa die Stelle der späteren  
Apophyse an. Vergr.  $8\times$ .

wahrzunehmen. Vorläufig wächst dieser Thecateil, ebenso wie das ganze Sporogonium, nur in die Länge (Fig. 18: 1—3). Bald endet das apikale Wachstum, die Spitze der Kapsel wird mehr abgerundet und durchscheinend. Der Längenzuwachs hält an, zugleich beginnt aber das Dickenwachstum (Fig. 18: 4). Nun wird der Thecateil dicker als der Stiel, die Grenze zwischen beiden Teilen lässt sich bald äusserlich leicht feststellen. Wie Vaizey schon mitgeteilt hat, fängt das Dickenwachstum an der Stelle an, wo sich später die Apophyse bilden wird, also an der Basis der

Kapsel. Jedoch ist die grösste Dicke der Kapsel später ein wenig über dieser Stelle. Dann treten Einschnürungen auf. (Fig. 19 : 6). Gewöhnlich wird zuerst eine Einschnü-

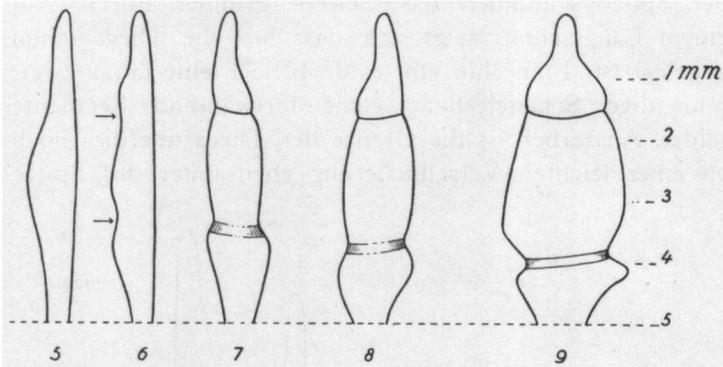


Fig. 19. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Kapsel von *Polytrichum commune*. Stadien 5—9. Stadium 5 ist dasselbe wie in Fig. 18. Vergr. 8 ×.

rung an der Basis der Theca sichtbar, wo sie die Grenze andeutet zwischen Theca und Apophyse. Ein wenig später legt eine zweite Einschnürung die Scheidung fest zwischen Operculum und Theca. Das Operculum unterscheidet sich äusserlich von der Theca dadurch, dass die Zellen (mit Ausnahme der Zellen an der Deckelbasis) weiszlich und durchscheinend sind, während der Thecateil mehr grünlich ist, die Zellen klein sind und das Gewebe kompakt ist.

Nach längerer Zeit endet das Längenwachstum, der Deckel und die Theca sind dann 1700 bzw. 2000  $\mu$  lang. Die Länge der Apophyse ist nicht genau anzugeben, denn sie verschmälert sich allmählich in die Seta. Die Seta selber wächst noch wohl in die Länge. Goebel stellt diesen Längenzuwachs auf Rechnung eines interkalaren Meristems an der Kapselbasis. Ich habe im freien Felde durch einen Tintenstrich auf der Seta eben unter der Calyptra feststellen können, dass das weitere Längenwachstum der

Seta im oberen grünen Teil stattfindet. Der schon rotbraun gefärbte Teil wird nicht länger, ebensowenig kommt ein Zuwachs an der Setabasis vor.

Das Dickenwachstum der ganzen Kapsel geht allmählich weiter, die Spitze des Deckels ausgenommen. Diese Spitze bildet später den Schnabel und behält etwa die Dicke, welche der spindelförmige Sporophyt ursprünglich hatte.

An drei verschiedenen Stellen wird die Kapsel dicker:

- a. In der Apophyse, wodurch diese sich schliesslich deutlich von der Seta abhebt.
- b. In dem Thecateil, vorläufig an der Basis mehr als in der Nähe des oberen Randes (Fig. 19 : 9).
- c. In dem basalen Teil des Deckels.

An diesen drei Stellen ist das Dickenwachstum nicht gleich stark und hält auch nicht gleich lange an. Zuerst endet es in der Apophyse. Gleichzeitig hat die Seta ihre normale Länge erreicht, sie wird braun bis an die Apophyse, welche bald selber auch eine braune Wandung bekommt.

Die Kapsel war bis jetzt vollkommen rund, nur fanden sich zwei Längsfurchen von dem Operculum an bis zur

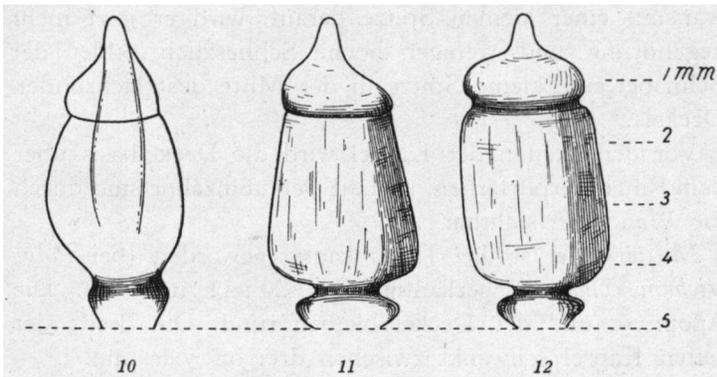


Fig. 20. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Kapsel von *Polytrichum commune*. Stadium 10—12. Stadium 10 mit den beiden Längsfurchen der Calyptra. Vergr. 8×.

Basis der Theca. Diese sind entstanden durch die einseitige Befestigung des häutigen Teils der Calyptra (gezeichnet in Fig. 20 : 10, in den anderen Stadien fortgelassen).

An zwei Stellen kommt nun noch ein geringes Längenwachstum vor:

- a. An der Grenze von Apophyse und Theca, wo schon infolge der geringeren Dickenzunahme eine Einschnürung entstanden war. Es bildet sich hier eine [deutliche Halszone.
- b. An der Deckelbasis.

Dieses letzte Wachstum scheint mir von groszer Bedeutung zu sein für die Peristombildung. Ich werde darum in den folgenden Kapiteln auch beschreiben, wie weit das Peristom schon entwickelt ist, wenn dieses Längenwachstum einsetzt, und welchen Einfluss es hat auf die weitere Peristomentwicklung. Von gleichgroszer Wichtigkeit erscheint mir, dass dieser Längenzuwachs begleitet wird von einem erhöhten Dickenwachstum der Theca und des basalen Deckelteils. Dieser Deckel bekommt dadurch eine andere Form; während er ursprünglich etwa eine halbe Kugel war mit einer kleinen Spitze darauf, wird er jetzt mehr kegelförmig und weniger hoch. Schliesslich bildet der Schnabel eine kleine Spitze in der Mitte des flachrunden Deckels.

Vor dem Reifen der Kapsel wird die Deckelbasis über dem Ringe purpurfarben, und die Peristomzähne sind durch die Wand hin sichtbar.

Mittlerweile ist die Theca kantig geworden (bei *Polytrichum commune* vierkantig, Fig. 20 : 11 und 12). Die Apophyse und der Deckel bleiben rund. Die Breite der reifen Kapsel schwankt zwischen drei bis vier mm.

Die verschiedenen Entwicklungsphasen sind in den Abbildungen 18—21 im Verhältnis zu ihren Gröszen gezeichnet nach grösseren Figuren, welche mit dem Zeichen-

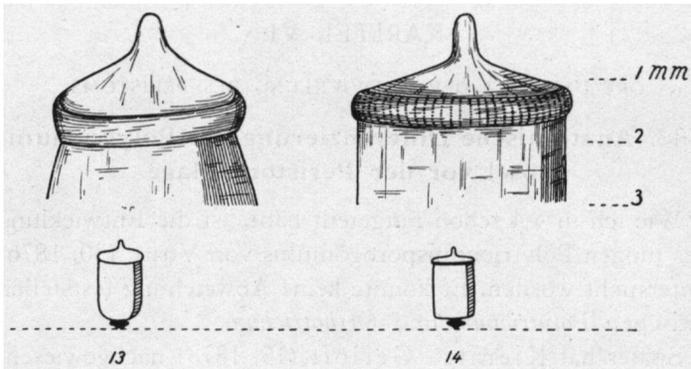


Fig. 21. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Kapsel von *Polytrichum commune*. Stadien 13—14. Vergr. 8×.  
 Auch die ganzen Kapseln gezeichnet. Vergr. 2×.

prisma von den Kapseln erhalten waren. Die Nummern der Stadien (1—14) werde ich in den zwei folgenden Abschnitten verwenden, um ungefähr die Entwicklung der Kapsel, von der Durchschnitte untersucht werden, anzuzeigen.

## II. *Polytrichum juniperinum*. Material D.

Zur Vergleichung habe ich auch die Entwicklung der Kapsel von *Polytrichum juniperinum* untersucht. Es zeigten sich keine auffallenden Unterschiede.

## III. *Polytrichum gracile*. Material E.

Hier konnte ich dieselbe Abwechslung und Aufeinanderfolge des Längen- und Dickenwachstums beobachten. Weiter zeigten sich einige Unterschiede, da die Halszone nicht so deutlich auftritt und die Kapsel schliesslich nicht vierkantig, sondern stumpf sechskantig wird.

## KAPITEL VI.

## ORT UND ZEIT DER ENTWICKLUNG DES PERISTOMS.

## § 13. Anatomische Differenzierung der Polytrichumkapsel vor der Peristomanlage.

Wie ich in § 4 schon mitgeteilt habe, ist die Entwicklung des jungen Polytrichumsporogoniums von Vouk (30, 1876) untersucht worden. Er konnte keine Abweichung feststellen zwischen *Polytrichum* und *Orthotrichum*.

Später hat Kienitz—Gerloff (15, 1878) nachgewiesen, dass bei *Atrichum* (= *Catharinaea*) die Entwicklung anfangs wie bei *Phascum* vor sich geht und die weitere Differenzierung etwa verläuft wie bei *Funaria*.

Vaizey hat diese Beobachtungen bestätigt (29, 1888). Hierdurch ist sichergestellt, dass die Scheitelzelle zweischneidig ist, also nach zwei Seiten Segmente bildet. Senkrecht auf dieser Segmentwand (Fig. 22, A: 1—1, = primäre Hauptwand, Kienitz—Gerloff) entsteht eine Radialwand (2—2, sekundäre Hauptwand K—G), wodurch sich auf einem Querschnitt vier Quadranten bilden. Nun folgt eine Antikline (3—3), welche von der Hauptwand ausgeht. So entstehen acht Zellen, vier dreiseitige und vier vierseitige<sup>1)</sup>. In letzteren werden durch eine perikline Wand (4—4) Innenzellen abgeschnitten. Der Querschnitt zeigt jetzt:

- a. Eine Gruppe von vier Innenzellen, das Endothecium (von Kienitz—Gerloff Grundquadrat genannt). Es ist in der Figur 22, A schraffiert.
- b. Einen Ring von acht Ausenzellen, das Amphithecium.

Das Amphithecium und das Endothecium entwickeln sich nun völlig unabhängig voneinander. Das schreiben

<sup>1)</sup> Es ist üblich, von 8 Zellen u. s. w. zu reden, wenn auf einem Querschnitt 8 Zellen sichtbar sind, in Wirklichkeit ist die Anzahl der Zellen viel grösser.

die früheren Autoren zwar nicht unmittelbar, es zeigt sich jedoch deutlich in ihren Abbildungen. Ich möchte dies hervorheben, da es mir ermöglichte, auch in älteren Entwicklungsstadien der Kapsel sofort mit Bestimmtheit die Grenze zwischen Endo- und Amphithecium festzustellen.

Die später im Amphithecium auftretenden Radialwände hören alle bei dieser Scheidung auf (die ursprünglichen Hauptwände ausgenommen, vgl. Fig. 22, B und 24).

Nach Kienitz—Gerloff verläuft die Entwicklung im Amphithecium weiter nach folgendem Schema:

Eine perikline Wand teilt es in zwei Schichten. Die innere Schicht bildet schliesslich den äusseren Sporensack. In der peripherischen Schicht teilen sich die Zellen radial, danach folgen, fast regelmässig abwechselnd periklin und radial, mehrere Teilungen aufeinander. Die Zahl der peripherischen Zellen nimmt zu, wird 32, dann 64 und sogar 128. Die Anzahl Zellen der mehr nach innen folgenden Schichten ist geringer, nimmt stufen-

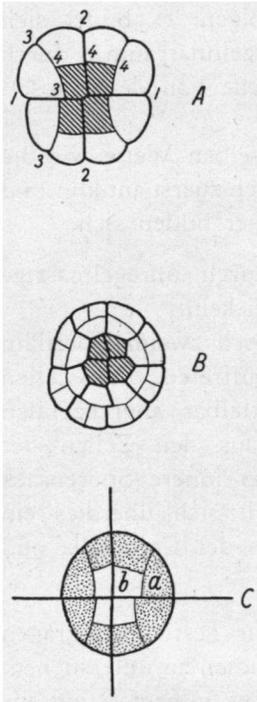


Fig. 22.

Fig. 22. Schematische Darstellung der Sporogonentwicklung bei *Polytrichum* nach den Untersuchungen von Vouk und Kienitz-Gerloff zusammengestellt.

- A. Amphithecium und Endothecium (schraffiert) vorhanden.
- B. Weitere Teilungen im Amphithecium.
- C. Weiterentwicklung des Endotheciums.
- a = Archespor mit dem innern Sporensack (punktiert).
- b = Columella.

weise in zentripetaler Richtung ab, bleibt aber immer eine der Zahlen 16, 32 oder 64 (von Unregelmäßigkeiten abgesehen. Vgl. den Paragraphen über die Zahl der Peristomzähne, § 11). Alle diese Zellen der ursprünglichen peripherischen Schicht bilden die Kapselwand.

Der äuszere Sporensack kann bald dem gesteigerten Wachstum der Kapselwand nicht folgen, es bildet sich ein Hohlraum (= der äuszere Interzellularraum), durch den sich Spannfäden hinziehen, welche von der Kapselwand herrühren.

Das Endothecium teilt sich in derselben Weise wie die ursprünglichen vier Quadranten, nämlich zuerst antiklin und danach periklin (Fig. 22, C). Auch hier bilden sich:

- a. Vier Innenzellen, welche sich durch unregelmäßige Teilungen zu der Columella entwickeln.
- b. Acht Auszenzellen, welche sich noch zweimal periklin teilen, wodurch drei Schichten auftreten. Die Zellen der an das Amphithecium unmittelbar angrenzenden Schicht bilden das Archespor; aus den Zellen der beiden anderen Schichten geht der innere Sporensack hervor. Bei *Polytrichum* entwickelt sich überdies ein innerer Interzellularraum zwischen der Columella und dem inneren Sporensack.

Für die Beantwortung der von mir gestellten Fragen war es nicht nötig, die allerjüngsten Stadien zu untersuchen. Zu gutem Verständnis genügt obige Zusammenfassung aus der Literatur. Doch habe ich für die vorläufige Orientierung zum Feststellen der ersten Peristomanlage ziemlich jungen (also nicht den allerersten) Stadien nachgeforscht. Dabei konnte ich in vielen Fällen die Ergebnisse der obestehenden Untersuchungen bestätigen. Nur in Einzelheiten bin ich zu einem anderen Resultat gekommen, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

Ich möchte mit der Beschreibung einer Kapsel, etwa

von Stadium 1 (Fig. 18) anfangen. In der hinzugefügten Figur 23 ist ein Längsschnitt durch eine solche Kapsel gezeichnet. Der Kapselteil ist nur  $400\ \mu$  hoch.

Die Untergrenze der Theca ist deutlich zu sehen. Nicht sicher festzustellen ist aber, ob das apikale Wachstum schon beendet ist. Da der Durchschnitt nicht genau radial ist,

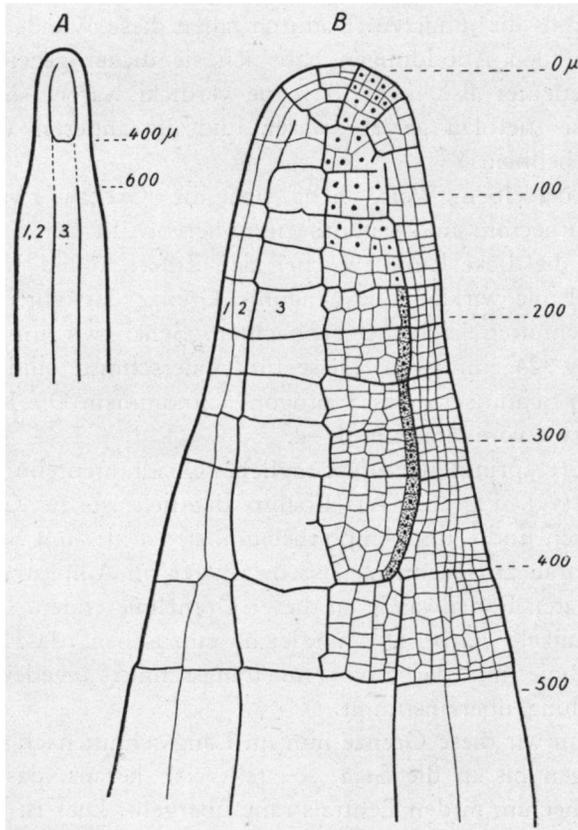


Fig. 23. Tangentialschnitt einer jungen Kapsel von *Polytrichum commune* (Stadium 1). A. schematisch. Vergr.  $30\times$ .

B. dieselbe Kapsel,  $160\times$ . 1,2 = Amphithecium, 3 = Endothecium. Das Archesporium punktiert.

wurde die vielleicht vorhandene Apikalzelle nicht getroffen. Meiner Meinung nach weist die deutliche Segmentierung nahe der Spitze darauf hin, dass die Segmentbildung noch andauert.

Die Segmentgrenzen treten sehr deutlich hervor. Das ist dem Umstande zuzuschreiben, dass die zuerst angelegten (also ältesten) Zellwände das Methylenblau stärker absorbieren als die jüngeren. Dadurch fallen diese Wände sofort auf, in den Abbildungen habe ich sie dicker gezeichnet; das bedeutet also nicht, dass sie verdickt waren, sondern dass sie tiefblau gefärbt waren und die anderen Wände mehr hellblau.

In derselben Weise hebt sich die Grenze zwischen Amphithecium und Endothecium hervor. In der Fig. 23 ist sie die dicke Linie zwischen den Ziffern 2 und 3. Dass diese Linie wirklich die genannte Grenze darstellt, ist an Querschnitten leicht zu beobachten. Sehen wir uns dazu die Fig. 24 einmal an. Diese fünf Querschnitte sind einer ganzen Schnittserie des Sporogons entnommen. Die Kapsel war etwa vom Stadium 1—2.

Sofort springt die ursprüngliche Quadrantenteilung ins Auge (vgl. Fig. 22, A). Ebenso deutlich ist die Grenze zwischen Endo- und Amphithecium, sie ist hier mit Sicherheit daran zu erkennen, dass die später im Amphithecium angelegten Radialwände an dieser Grenzlinie enden. Durch die dunkle Farbe ist nun leicht einzusehen, dass diese Grenzlinie mit der zuvor im Längsschnitt angedeuteten Scheidung übereinstimmt.

Wenn wir diese Grenze nun im Längsschnitt nach unten verfolgen bis in die Seta, so stellt sich heraus, dass das Endothecium in den Zentralstrang übergeht. Dies ist schon erörtert worden von Kienitz—Gerloff, der aber keine Abbildungen zur Bekräftigung seiner Beobachtungen veröffentlichte. Meine Figuren (Fig. 23 und 24 : 5) können diese Tatsache nun bestätigen.

Die Weiterdifferenzierung des Endotheciums ist in den Figuren wenig übersichtlich. Zum Teil ist das eine Folge davon, dass ein deutlicher Unterschied zwischen Theca und Operculum noch nicht aufgetreten ist. Im Thecateil

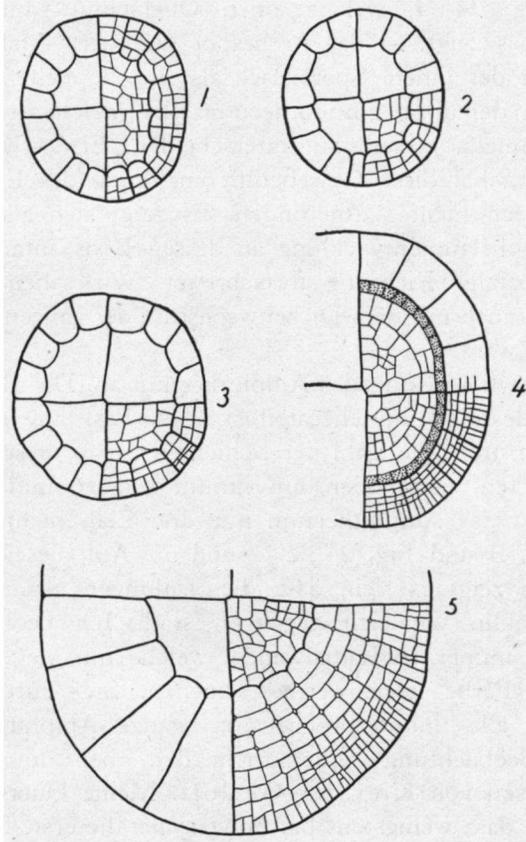


Fig. 24. Querschnitte eines jungen Sporogoniums von *Polytrichum commune* (Stadium etwas älter als in Fig. 23). Vergr. 160 ×.

- 1, 2 unter der Spitze, 3. ein wenig weiter hinunter,  
 4. durch die Thecabasis (das Archespor punktiert),  
 5. durch die Seta.

hat die Archesporbildung nur in dem basalen Teile angefangen. Damit ist noch ein Merkmal gefunden, woran die Grenze zwischen Endo- und Amphithecium zu erkennen ist, denn das Archespor bildet sich in der äusseren Zellschicht des Endotheciums.

In Fig. 24 : 4, welche einen Querschnitt durch die Thecabasis zeigt, ist das Archespor punktiert. Mehr nach innen ist der innere Sporensack als eine doppelte Schicht leicht von den übrigen Endotheciumzellen, welche zusammen die Columella bilden, zu unterscheiden. Etwas höher in der Theca hat diese Gewebedifferenzierung des Endotheciums noch nicht stattgefunden. Es zeigt sich also, dass die Endotheciumentwicklung an dessen Basis anfängt und in akropetaler Richtung fortschreitet. Wir sahen schon, dass dies auch mit dem Dickenwachstum der ganzen Kapsel der Fall war.

Sehen wir uns nun das Amphithecium an. Die Differenzierung desselben im Thecateil ist an der Basis am weitesten fortgeschritten, die Zahl der Schichten ist an dieser Stelle am grössten, nach oben hin nimmt sie ab, und an der Spitze ist das Amphithecium nur drei Zellschichten dick (Fig. 23, B und Fig. 24 : 1, 2 und 3). Auf diesen Querschnitten zeigt es sich, dass die Teilungen genau radial und periklin vor sich gegangen sind. Ich beobachtete indessen immer 16 Radialwände, welche mir wegen ihrer dunklen Farbe gleichwertig schienen. Sie durchlaufen überdies alle ununterbrochen das ganze Amphithecium. Diese Beobachtung widerspricht den oben mitgeteilten Ergebnissen von Kienitz—Gerloff. Meine Querschnitte ergeben, dass wenigstens bei *Polytrichum* die erste Teilung im Amphithecium eine Radialteilung ist, wodurch sofort 16 Zellen auftreten. Danach lässt eine Periklinteilung zwei Schichten von 16 Zellen entstehen, von denen die äussere sich bald radial in 32 Zellen teilt. Nun folgt wieder eine perikline Teilung in der peripherischen Schicht u.s.w.

Inzwischen vermehrt sich durch Radialteilungen auch die Zahl der inneren Schichten. Die höchste Zellenzahl besitzt aber immer die peripherische Schicht. Diese Abweichung von den Resultaten der Untersuchungen von Kienitz—Gerloff wird vielleicht zusammenhängen mit dem Vorhandensein von 64 Zähnen bei *Polytrichum*; eine Anzahl, die doppelt so groß ist wie die Maximumzahl bei einer der anderen Gattungen der Bryales. Ich möchte dann daran erinnern, daß Kienitz—Gerloff seine Untersuchungen an *Catharinaea* angestellt hat, deren Anzahl Peristomzähne 32 beträgt.

Der Zuwachs der Zellenzahl schreitet also langsam fort, in akropetaler und zentripetaler Richtung. Die Zellteilungen finden sehr regelmäÙig statt und in derselben Höhe einer Schicht auch etwa gleichzeitig. Dadurch ist auf dem Querschnitt die Zahl der Zellen der verschiedenen konzentrischen Kreise fast immer 16, 32, 64 oder 128, (ungeachtet der hier und da zufällig auftretenden UnregelmäÙigkeiten).

In der Seta differenziert sich das Amphithecium in zwei deutlich voneinander zu unterscheidenden Teilen:

- a. Das Grundgewebe oder Stielparenchym, größerer Zellen mit kleinen Interzellularräumen in den Zellecken. In der Literatur wird dieses Gewebe mit verschiedenen Namen angedeutet. Ich werde es weiterhin mit Rinde bezeichnen.
- b. Die Epidermis, welche aus kleineren Zellen zusammengesetzt ist. Die Zellwände verdicken schließlich sich und werden rotbraun.

Die Grenze zwischen diesen beiden Setateilen läÙt sich nach oben zu verfolgen, und dann stellt es sich heraus, daß die zwei inneren Schichten des dreiteiligen Amphitheciums die Rinde bilden, und die eine äußere Schicht mit der Epidermis übereinstimmt. In diesem Stadium ist aber noch nicht nachzuweisen, ob diese Linie vielleicht

auch im Thecateil verschiedene Gewebe trennt. In jedem Falle fällt sie nicht zusammen mit der ersten periklinen Wand im Amphithecium (siehe oben).

Von grosser Bedeutung würde es für meine Untersuchung sein, die Grenze zwischen Operculum und Theca angeben zu können, denn dort musz sich das Peristom bilden. In der Figur 23 ist dies aber unmöglich. Die Entwicklung des Thecateils ist noch nicht vollendet. Auch in der folgenden Figur 25 ist keine scharfe Trennung zwischen Operculum und Theca zu beobachten, obgleich die Kapsel etwas weiter entwickelt ist (etwa Stadium 2).

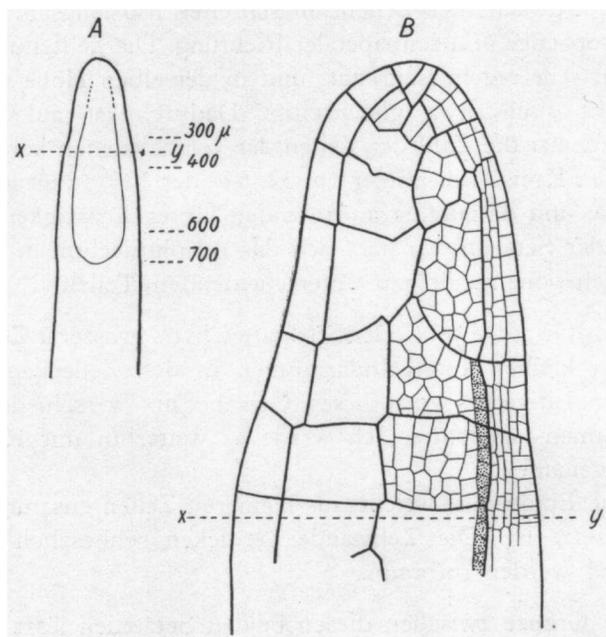


Fig. 25. Medianschnitt einer Kapsel von *Polytrichum commune*, (Stadium 2). Operculum- und Thecazellen verschieden in Grösze. Apikales Wachstum. A. schematisch. Vergr. 30 ×. B. dieselbe Kapsel. Archesporium punktiert. Die Linie x—y ist dieselbe wie in A. Vergr. 160 ×.

Jedoch ist eine geringe Differenzierung des Operculums vorhanden; die Zellen sind nämlich bedeutend grösser, sie werden durchscheinend, infolge des Auftretens von Vakuolen. Es hat somit eine Zellstreckung eingesetzt, wodurch die Innenzellen des Deckelamphitheciums eine deutliche Längsrichtung erhalten.

Wegen der geringen Länge des Kapselteiles (250—400  $\mu$ ), welche mit Bestimmtheit zum Operculum gehört, kann das apikale Wachstum sich unmöglich eingestellt haben. In der Tat ist auf diesem Medianschnitt die Scheitelzelle sofort zu erkennen (Fig. 25).

Das Amphithecium ist im Deckelteil nur drei Schichten dick, nach unten in der Theca nimmt die Zahl allmählich zu. Diese Entwicklung ist in dem Stadium der Figur 25 noch nicht vollendet. Etwas weiter fortgeschritten ist sie in der Figur 26. Dasz diese Figur einen Tangentialschnitt einer etwas älteren Kapsel dar-

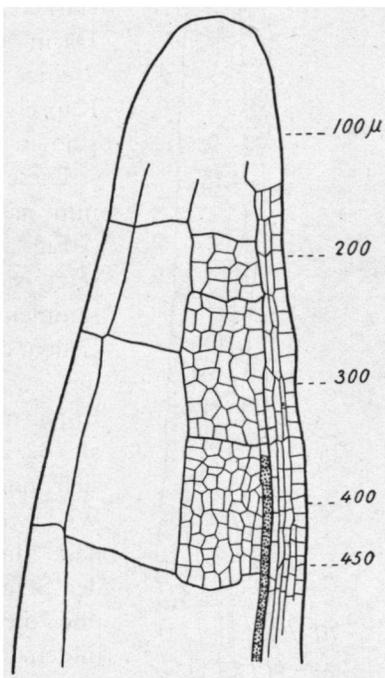


Fig. 26. Tangentialschnitt einer Kapsel von *Polytrichum commune* (etwas älter als Stadium 2). Das Archespor punktiert. Vergr. 160  $\times$ .

stellt, sehen wir sofort daran, dasz die Deckellänge noch zugenommen hat. Inzwischen hat sich der Unterschied in der Zellgröße zwischen Operculum und Thecazellen vermehrt, wodurch fast genau zu sagen ist, welcher Teil später den Deckel bilden wird.

Von dieser Kapsel möchte ich nun die Weiterentwicklung des Amphitheciums in Einzelheiten verfolgen. Zum bequemerem Verständnis füge ich einen anderen Längsschnitt derselben Kapsel hinzu (Fig. 27).

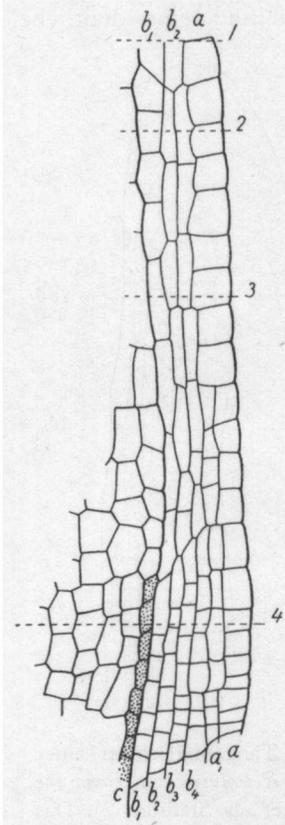


Fig. 27.

Fig. 27. Tangentialschnitt derselben Kapsel wie Fig. 26. Das Amphithecium des Deckels und des oberen Teils der Theca. Nach den Linien 1, 2, 3, und 4 sind die Querschnitte der Fig. 28 dargestellt. *a*. Epidermisschicht. *a*<sub>1</sub>. Innerste Wandschicht des Amphitheciums. *b*<sub>1</sub>, *b*<sub>2</sub>, *b*<sub>3</sub>, *b*<sub>4</sub>. Innenschichten des Amphitheciums. *c*. Auszenschicht des Endotheciums. Vergr. 420 ×.

Nur das Amphithecium ist in einer stärkeren Vergrößerung abgebildet. Darin sind die Linien 1, 2, 3 und 4 eingezeichnet. Querschnitte dieser Kapsel etwa nach diesen vier Linien sind in der Figur 28 dargestellt.

Diese Querschnitte möchte ich nun nacheinander besprechen.

Fig. 28 : 1. Das Amphithecium setzt sich aus drei Schichten zusammen, die innere hat etwa 32 Zellen, die mittlere ebensoviele, und die äuzere Schicht, welche die Epidermis bildet, besteht aus mehr als 32 Zellen, da einige derselben sich nochmals radial geteilt haben. Weil wir schon festgestellt haben, dasz die äuzere Schicht sich in der Seta zur Epidermis differenziert und die zwei inneren die Rinde bilden, möchte ich diese Zellschichten künftighin mit verschiedenen Buchstaben andeuten, nämlich die äuzere Schicht mit *a*, die beiden anderen von innen aus mit *b*<sub>1</sub> und *b*<sub>2</sub>.

In der Schicht *a* ist hier und da eine perikline Teilungswand vorhanden. Der Längsschnitt gibt an, dass alle Zellen auch eine horizontale Teilung mehr mitgemacht haben als die Zellen *b*. Sie besitzen nämlich die halbe Höhe dieser letzten Zellen.

Fig. 28: 2. Auf diesem etwas niedriger geführten Querschnitt sind im Amphithecium vier Schichten vorhanden. In der inneren Schicht (*b*<sub>1</sub>) hat eine Radialteilung angefangen, denn die Zahl ihrer Zellen ist ein wenig größer als 32. Die zwei folgenden mit *b*<sub>2</sub> und *b*<sub>3</sub> angedeuteten Schichten treten an die Stelle der einen Schicht *b*<sub>2</sub> des obigen Querschnittes. Dies ist auf dem Längsschnitt (Fig. 27), sofort festzustellen, da die beiden Zellreihen dort die gleiche Höhe besitzen, wie die doppelte der Zellen *a*.

Auch der Querschnitt lehrt es, wenn auch weniger auffallend, denn die Zellen *b*<sub>2</sub> und *b*<sub>3</sub> sind in radialer Richtung schmaler als die übrigen.

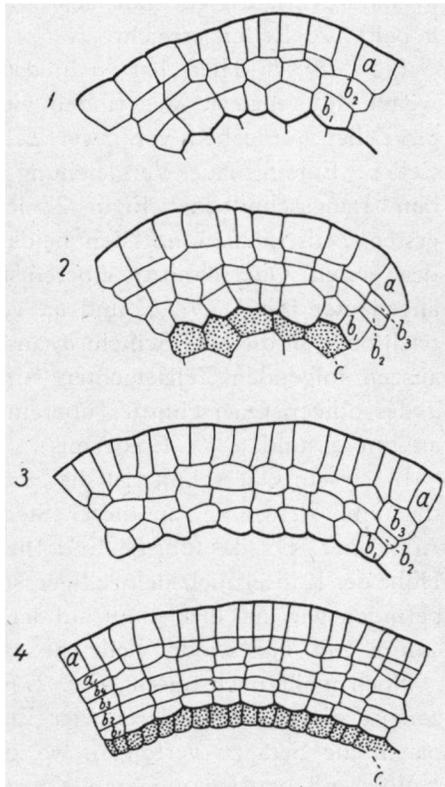


Fig. 28. Querschnitte des Amphitheciums derselben Kapsel wie Fig. 27. resp. nach den Linien 1, 2, 3 und 4 dieser Figur. Vergleiche weiter den Text. Vergr. 420 ×.

Fig. 28 : 3. In diesem Querschnitt sind ebenfalls noch vier Schichten, deren Anzahl Zellen jedoch durch Radialteilung vermehrt ist. So besteht  $b_1$  aus etwa 64 Zellen,  $b_2$  und  $b_3$  vorläufig ebenfalls aus 64, während die Epidermis  $a$  bald 128 Zellen erreicht.

Fig. 28 : 4. Hier hat sich das Amphithecium noch weiter differenziert. Wir finden vier Zellschichten von je 64 Zellen, umgeben von zwei Zellschichten, je von 128 Zellen. Eine genaue Vergleichung des Querschnittes mit dem Längsschnitt der Figur 27 lehrt uns, dass die vier ersten Zellschichten mit den beiden Schichten  $b_1$  und  $b_2$  des ersten Querschnittes übereinstimmen. Ich habe sie angedeutet mit  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$  und  $b_4$ , von denen  $b_2$ ,  $b_3$  und  $b_4$  nach oben in die eine Schicht  $b_2$  auslaufen. Die weiter nach außen folgenden Zellschichten stimmen mit der Schicht  $a$  des obigen Querschnittes überein; ich deute sie deshalb an mit  $a_1$  und  $a$  (= Epidermis).

In diesem Querschnitt ist die äussere Schicht des Endotheciums kleinzellig, an dieser Stelle bildet sich bald das Archespor. Da das übrige Endotheciumgewebe auf dieser Höhe der Kapsel auch kleinzelliger ist als mehr nach oben hin, befinden wir uns hier somit auf der Grenze zwischen Operculum und Theca, oder vielleicht schon in der Theca selber.

Noch mehr nach unten (Fig. 27) wird allein die Wandzone  $a$  dicker, die anderen vier Zellschichten  $b_1$ — $b_4$  sind bis in die Seta zu verfolgen, wo sie die Rinde bilden.

Während bei den jüngeren Kapseln noch keine Andeutung einer Peristomanlage vorhanden war, kann in diesem Stadium einiges in dieser Hinsicht erörtert werden. Die Peristomanlage haben wir nämlich zu suchen in den Zellschichten  $b_1$ — $b_4$  und zwar in ihrem obersten Teile, wo die Theca sich in das Operculum verwandelt.

In den nun folgenden Stadien differenziert sich das Amphithecium noch einigermassen von der Basis der Theca

an in akropetaler Richtung. Die Wandzellen  $a$  teilen sich periklin, dann radial und oft noch einmal periklin. Diese Teilungen finden im Operculum nicht statt. Die Zellschichten  $b_1$  teilen sich periklin, bilden so den schliesslich zweischichtigen äusseren Sporensack. Die Verdoppelung dieser Schicht  $b_1$  geschieht nicht in der Seta und ebensowenig an der Grenze von Theca und Operculum oder noch weiter im Operculum selber. Die Zellschichten  $b_2$ — $b_4$  teilen sich noch einmal radial, wodurch 128 Zellen gebildet werden. Auch diese Teilungen geschehen in akropetaler Folge und bleiben oben am Übergang von der Theca zum Operculum aus. Dort behalten die genannten Schichten somit alle nur 64 Zellen. Sie bilden die Zone, woraus das Peristom hervorgehen wird; diese Zone ist in Stadium 4 schon vollständig entwickelt. In § 15 wird von dieser Peristombildungszone eine genaue Beschreibung folgen.

#### § 14. Anatomische Differenzierung der Polytrichumkapsel zur Zeit der Peristomanlage.

Im Stadium 4 hat der junge Sporophyt an der Spitze eine Verdickung, welche allmählich kegelförmig nach oben sich verschmälert. Der dickste Teil stimmt, wie auf einem Medianschnitt zu sehen ist, mit der Grenze zwischen Apophyse und Theca überein. (Fig. 29, I). Auch äusserlich sind die verschiedenen Kapselteile leicht zu unterscheiden: die Operculumzellen sind weiss und durchscheinend, die Thecazellen mehr oder weniger grünlich und undurchscheinend. Die Theca mit der Apophyse ist etwa 1000  $\mu$ , das Operculum nur 800  $\mu$  hoch. Die abgerundete Spitze der Kapsel deutet darauf hin, dass das apikale Wachstum aufgehört hat. Da aber in den folgenden Entwicklungsstadien das Operculum schliesslich eine Länge von etwa 1700  $\mu$  hat, muss der noch stattfindende Längenzuwachs wohl einer Zellstreckung zugeschrieben werden. Diese

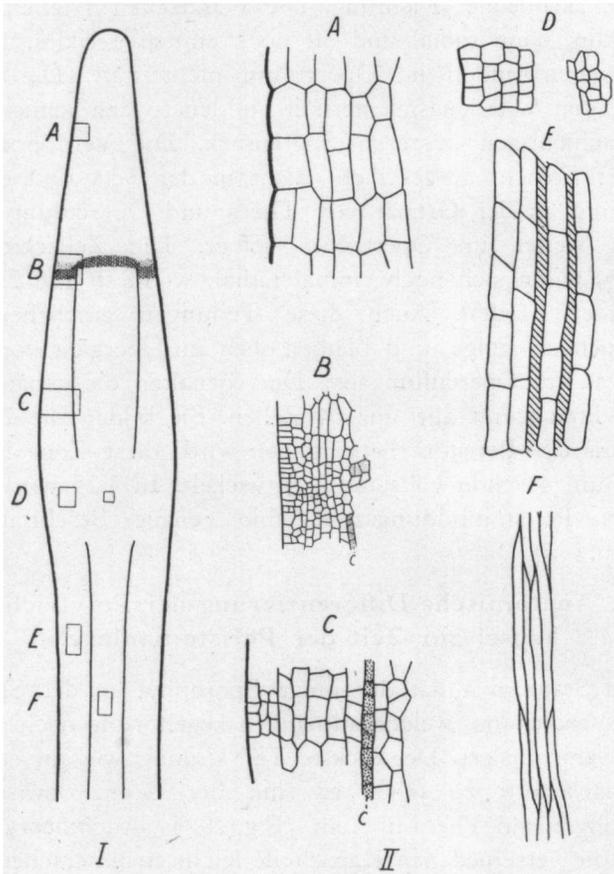


Fig. 29. Radialschnitt einer Kapsel von *Polytrichum commune* (Stadium 4).

I. die Topographie, schematisch. Das kleinzellige Gewebe an der Grenze von Operculum und Theca schraffiert. Vergr. 33 ×.  
 II. Zellformen an den mit denselben Buchstaben angedeuteten Stellen von I. A. Deckelzellen. B. Peristomzone mit angrenzendem Gewebe. C. Theca: Amphithecium. D. Apophyse: Amphithecium und Endothecium. E. Rinde der Seta. (Interzellulargänge schraffiert). F. Zentralstrang der Seta. Vergr. 160 ×.

Annahme wird in der Tat durch die Formänderung der Deckelzellen bestätigt.

Die Grenze zwischen Operculum und Theca ist in diesem Stadium auch anatomisch leicht und genau festzustellen. In der genannten Figur ist die innere Differenzierung der Kapsel dargestellt. Und dann (Fig. 29, I, B) fällt sofort das schraffierte (kleinzellige) Gewebe auf, das an der Stelle, wo das Archespor nach oben hin endet, die ganze Kapsel durchzieht. Im Endothecium ist es aber ein wenig höher orientiert als im Amphithecium. Dieser Gewebekomplex ist noch längere Zeit meristematisch, etwa an dieser Stelle liegt im Amphithecium die schon vollständig ausgebildete Peristomzone<sup>1)</sup>, welche im nächsten Paragraphen näher beschrieben werden wird (Fig. 29, II, B). Zuerst möchte ich aber noch untersuchen, wie weit die Entwicklung der übrigen Kapselteile fortgeschritten ist.

In der Seta ist der Zentralstrang deutlich, seine Zellen sind langgestreckt, an beiden Enden verschmälert und zugespitzt. Hie und da kann man beobachten, wie diese Zellform durch gleitendes Wachstum entsteht. In der Rinde der Seta sind die Interzellulargänge vorhanden (Fig. 29, II, E). In der Apophyse ist das Gewebe kleinzellig und teilweise noch embryonal.

Das Archespor tritt in der Theca deutlich hervor, da die Zellen klein und ihre Zwischenwände verschieden gerichtet sind. Überdies ist der Zellinhalt stark gefärbt worden und sind die Kerne auffallend groß. Das Archespor verläuft in diesem Stadium auf dem Längsschnitt gradlinig bis an die Peristomzone. Es wird umgeben von dem äusseren und innern Sporensack. (Fig. 29, II, C). Interzellularräume haben sich jetzt noch nicht ausgebildet, sie werden aber bald sichtbar (Stadium 5) und zwar zuerst der äussere.

---

<sup>1)</sup> Anstatt Peristombildungszone werde ich im folgenden meistens kurzweg Peristomzone schreiben.

Wir können also feststellen, dass zur Zeit der ersten Peristomanlage, die verschiedenen Teile der Kapsel sich grösztenteils differenziert haben. Das Längenwachstum der Theca (nicht des Deckels) hat aufgehört, das Dickenwachstum eben angefangen. Die Seta wächst noch mittels eines meristematischen Gewebes unter der Apophyse, das apikale Wachstum hat sich eingestellt, der Deckel verlängert sich nur durch Zellstreckung. An der Deckelbasis liegt ebenfalls ein meristematisches Gewebe; dort liegt im Amphithecium die Peristomzone.

#### § 15. Beschreibung der fertigen Peristombildungszone.

Die Peristomzone ist also im kleinzelligen Gewebekomplex an der Grenze von Operculum und Theca zu finden (Fig. 29, II, B). Für eine eingehende Betrachtung ist dieser Teil der Fig. 29 in der folgenden Figur 30 vergrössert dargestellt.

Um uns zu orientieren, suchen wir zuerst das Archespor (in der Abbildung punktiert) und verfolgen es nach oben. Es stellt sich dann heraus, dass die kleinen fast viereckigen Zellen des Archespors plötzlich in grössere fünf- bis sechseckige Zellen übergehen. Auf dem Radialschnitt sind sieben von diesen Zellen vorhanden. Mehr nach oben setzen sich diese mit  $c_7$ — $c_1$  angedeuteten Zellen in Operculumzellen fort, welche in nichts von den übrigen Deckelzellen zu unterscheiden sind. Diese Zellreihe  $c$  ist also die äusserste Schicht des Endotheciums. Alles kleinzellige Gewebe, das an der Auszenseite der Zellen  $c_1$ — $c_7$  gelegen ist, hört somit ganz dem Amphithecium an. Dieses Gewebe ist eine kleine Strecke meristematisch, geht nach oben und unten bald in grosszelliges Dauergewebe über.

Der Aufbau der Peristomzone ist radial und tangential, wie sich auf Querschnitten leicht beobachten lässt (Fig. 32).

Der Längsschnitt zeigt fünf durchlaufende Zellreihen, welche auf derselben Höhe in Operculumgewebezellen übergehen. Dieser Übergang liegt etwa in gleicher Höhe mit der Zelle  $c_1$  und wird deutlich angegeben durch eine horizontale Reihe in der Höhenrichtung gestreckter Zellen (die Höhe etwa gleich  $3-4 \times$  die radiale Breite). Diese Zellen habe ich mit  $b_1, b_2, b_3, b_4$  und  $a_1$  gekennzeichnet. Ich meine mit diesen Buchstaben künftighin die ganzen vertikalen Zellreihen, wozu die angedeuteten Zellen jede für sich gehören. Diese Andeutung stimmt überein mit der in Figur 27 verwendeten. Wenn wir nämlich die Zellreihen nach oben bis ins Operculum verfolgen, so stellt sich heraus, dass die Reihe  $a_1$ , zusammen mit den mehr nach außen gelegenen Zellen in eine Zellreihe, die Operculum-Epidermis übergeht. Die Zellreihen  $b_4-b_2$  bilden schliesslich auch eine Zellreihe, während die Reihe  $b_1$  ohne mehr als eine Zellreihe sich im Deckelgewebe verfolgen lässt. Da dies in den Figuren 27 und 28 genau in derselben Weise vor sich ging, bin ich berechtigt, in dieser Abbildung dieselben Buchstaben zu verwenden.

Wir wissen also, dass die Zellreihe  $b_1$  nach unten den äusseren Sporensack bildet, und die Zellreihen  $b_1-b_4$  bis in die Seta zu verfolgen sind, worin sie die Rinde mit den Interzellulargängen bilden.

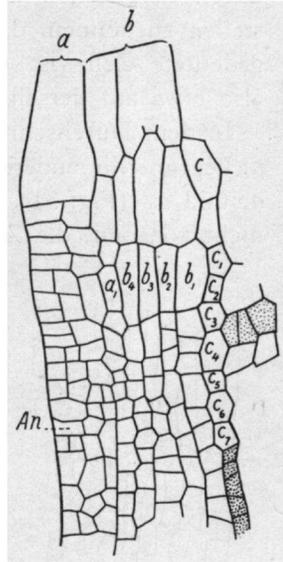


Fig. 30. Die Peristomzone mit dem angrenzenden Gewebe auf einem Radialschnitt. Dieselbe Figur wie Fig. 29: II, B, aber nun  $420 \times$  vergrößert. Archespor und Epiphragma punktiert.  $An =$  Annulus. Siehe weiter den Text.

Die Zellen *a* gehören der Wandzone an. Auf der Höhe der Peristomzone wird sich daraus der Ring mit dem kleinzelligen subannularen Gewebe entwickeln. Auf den ersten Blick ist der Ring in der Fig. 30 noch nicht zu sehen; aber durch Vergleichen mit älteren Stadien glaube ich feststellen zu können, dass die Annuluszelle die mit *An.* angedeutete Zelle ist (vgl. Fig. 31). Diese Ringzelle liegt also etwa auf derselben Höhe wie *c*<sub>8</sub>.

In dem Durchschnitt der Fig. 30 bin ich einer Zellreihe *a*<sub>1</sub> begegnet, in anderen Fällen fand ich deren zwei nämlich, *a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub>. (Fig. 31). Ihre Anzahl ist augenscheinlich noch nicht konstant, die Zellteilungen in dieser Wandzone sind noch tätig.

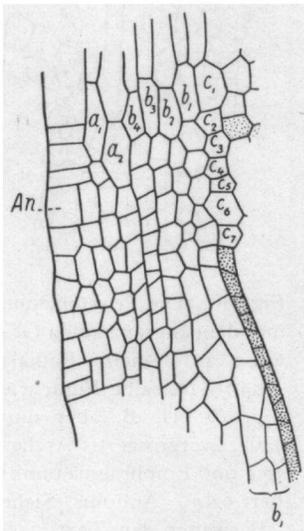


Fig. 31. Radialschnitt durch die Peristomzone einer Kapsel von *Polytrichum commune*, etwas älter als in Fig. 30. *An.* = Annulus. Weitere Buchstaben wie in Fig. 27. Vergr. 420 ×.

Die Figur 31 stellt einen Radialschnitt einer wenig älteren Kapsel dar; die Wandzone ist weiter entwickelt, wodurch zwei Zellreihen *a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub> vorhanden sind. Auch ist die Annuluszelle deutlicher. Sie ist die grosse Zelle, auf welche nach unten hin kleinere Zellen folgen. Letztere werden das subannulare Gewebe bilden.

Die Beobachtung des Querschnittes (Fig. 32) wird uns noch mehrere Einzelheiten über die Peristomzone vermitteln. Sofort fallen hier die radial geordneten Zellreihen auf, von denen 64 auf dem Umkreis vorhanden sind. Jede Zellreihe besteht aus vier Zellen, es bilden sich so auf dem Querschnitt vier konzentrische Schichten, jede von 64 Zellen.

Da sich an der Innenseite dieser Schichten eine andere von 128 Zellen befindet, in welche die radialen Wände der vier erstgenannten Schichten sich nicht fortsetzen, gehören sie dem Amphithecium an und sind sie somit von innen nach außen  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$  und  $b_4$ . Die andere, mehr nach innen folgende Schicht bildet die Außenbegrenzung des Endotheciums und stimmt also mit den Zellen  $c$  des Längsschnittes überein. (Fig. 31). Sie sind die Fortsetzung des Archespors nach oben, dessen Bildung an dieser Stelle jedoch unterdrückt worden ist.

Nach außen folgen auf die Zellschichten  $b_1$ — $b_4$  zwei (bisweilen drei) Schichten von 128 Zellen. In diesen Zellen hat eine Radialteilung mehr stattgefunden. Sie stimmen mit  $a_1$ ,  $a_2$  (und  $a_3$ ) des Längsschnittes überein. Noch weiter nach außen folgen dann die übrigen Wandschichten, deren Zellenzahl wieder die doppelte ist, nämlich 256. Diese Schichten sind nicht weiter voneinander unterschieden, sie werden mit demselben Buchstaben  $a$  angedeutet.

Nachdem wir uns also auf dem Querschnitt orientiert haben, können wir angeben, dass nur die Zellschichten  $b_1$ — $b_4$  die Peristomzähne bilden werden. Wir wissen nämlich aus § 10, dass die Zahnzellen eine Breite gleich  $\frac{1}{64}$  des Umkreises besitzen. Die Zellen der Schichten  $b_1$ — $b_4$  nun sind die einzigen, die dieser Bedingung entsprechen. Die folgenden Untersuchungen werden zeigen, dass aus dieser

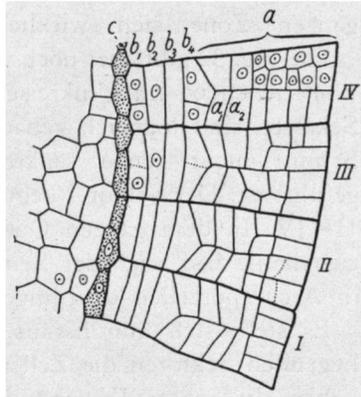


Fig. 32. Querschnitt durch die Basis der Peristomzone bei *Polytrichum commune*. Nicht genau horizontal. Das Archesporium punktiert. Vergleiche weiter den Text. Vergr. 420  $\times$ .

ganzen Zone sich wirklich das Peristom entwickelt.

Die Fig. 32 gibt aber noch vielmehr. Es sind vier Sektoren (von denen 64 im Umkreise stehen) eingezeichnet. Diese Sektoren sind ungleich gebaut. Das rührt daher, dasz der Schnitt nicht genau senkrecht zur Achse der Kapsel geführt ist. Der Sektor I liegt etwas höher als die folgenden II—IV. In dem ganzen Querschnitt war dies daran festzustellen, dasz nach der Seite von Sektor IV die Zellen *c* in Archesporzellen übergangen.

Es stellt sich nun heraus, dasz in den am niedrigsten liegenden Sektoren die Zellen  $b_1$  und  $b_4$  sich radial geteilt haben. In Sektor IV sind diese sekundären Radialwände schon fertig, in Sektor III noch in der Bildung begriffen. Die Peristomzone, welche nach oben scharf begrenzt war, ist somit auch nach unten deutlich vom übrigen Gewebe abgesetzt. Diese Untergrenze liegt in den Schichten  $b_1$  und  $b_4$  etwas höher als in den Schichten  $b_2$  und  $b_3$ .

Die beiden Schnitte (Fig. 31 und 32) führen also zu dem Resultat, dasz an der Grenze von der Theca und dem Operculum sich eine Zone befindet, welche aus Zellen gleich  $\frac{1}{64}$  des Umkreises zusammengesetzt ist. Dieser Zellkomplex wird nach außen, nach innen und nach unten von Zellen halber Breite umgeben. Diese Zone gehört ganz dem Amphithecium an, und daraus wird das Peristom hervorgehen müssen.

Es lag auf der Hand, diese Ergebnisse noch näher an mehreren Durchschnitten zu prüfen. Zuerst möchte ich nun an Querschnitten die Peristomzone nach oben und unten hin verfolgen.

In Fig. 33 A, einem Querschnitt über die Zone, also durch den Deckel geführt, zeigt sich eine Abnahme der Zellschichten *b* und *a*. Es gibt noch  $b_1$ ,  $b_2$  und  $b_3$ . Die Breite der Zellen ist aber auch an dieser Stelle gleich  $\frac{1}{64}$  des Umkreises. Oberhalb der Peristomzone treten also in den Zellen *b* keine Radialteilungen auf, während dies unterhalb

der Zone wohl der Fall ist. In Fig. 33, B können wir diese weitere Differenzierung feststellen. Die Zellen der Schicht  $b_1$  haben sich einmal periklin und oft radial geteilt und bilden so den äusseren Sporensack. Auch die Zellen der Schichten  $b_2$ — $b_4$  teilen sich einmal radial, die Teilzellen weichen auseinander, und so entsteht der Anfang des Interzellularraums. Die Zellschichten  $a_1$  und  $a_2$  setzen sich nach unten fort, sie werden nicht von neuem radial geteilt, besitzen also 128 Zellen wie ausserhalb der Peristomzone. Die übrigen Wandzellen  $a$  erhalten ihre grösste Entwicklung unter dem Ringe. Der Sektor IV in Fig. 32 enthält offenbar das sich bildende subannulare Gewebe.

Dann möchte ich noch einige Tangentialschnitte durch die Peristomzone näher betrachten. Zuerst die Figur 34, ein Tangentialschnitt derselben Kapsel wie die Fig. 31. Dieser Schnitt ist offenbar durch die Zellschichten  $b$  geführt. Dies ergibt sich sofort aus der Breite der Zellen, welche der der Zellen  $b$  in Fig. 32 gleich ist. Oben sehen wir die Grenzschicht von grösseren Zellen gebildet (darin sind die

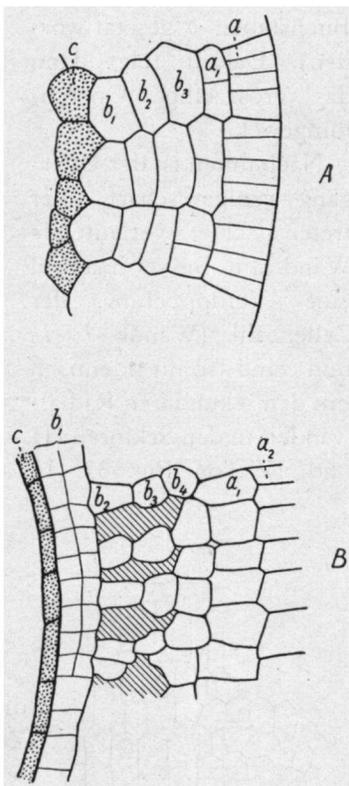


Fig. 33. Querschnitte oberhalb (A) und unterhalb (B) der Peristomzone bei *Polytrichum commune* (Stadium 5). Für die Buchstaben, vergleiche Fig. 27. Das Archespor und dessen Fortsetzung nach oben punktiert. Interzellularräume schraffiert. Vergr. 420  $\times$ .

Buchstaben *b* gesetzt worden). Darauf folgt dann das grosszellige Operculumgewebe.

Nach unten ist der Übergang weniger scharf. Hier treten schief verlaufende Wände auf. Sie verursachen eine Verdoppelung der Zellenzahl (Wände *1—1*) und sind somit identisch mit den sekundären Radialwänden in den Sektoren III und IV von Fig. 32. In

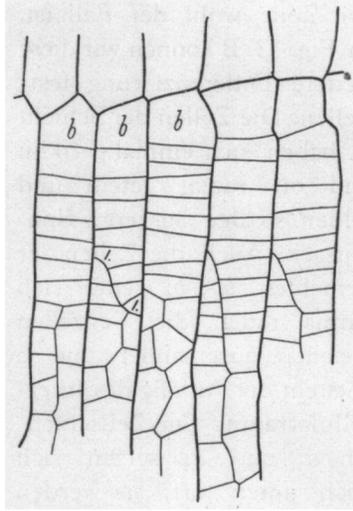


Fig. 34. Tangentialschnitt durch die Peristomzone derselben Kapsel wie Fig. 31. Vergleiche weiter den Text. Vergr. 420  $\times$ .

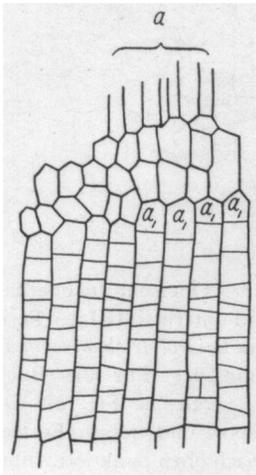


Fig. 35. Tangentialschnitt parallel zu den vorigen, mehr nach auszen, daher durch die Wandzone ( $a_1$ ). Bei *a* die Deckepidermiszellen. Vergr. 420  $\times$ .

diesem Stadium gibt es etwa 5 Zellen, welche nicht radial geteilt sind. Durch Messung und Zählung ist nun festzustellen, dass die Teilung mittels der Wand *1—1* in der Höhe des Ringes anfängt. Dies stimmt überein mit den Ergebnissen der Fig. 32. Die horizontalen Zellwände sind in diesem Stadium noch ungekrümmt.

Dann folgt die Figur 35, ebenfalls ein Tangentialschnitt durch dieselbe Kapsel, aber mehr nach auszen. Die Zellen haben

die halbe Breite von denen der Fig. 34, sie nehmen nur  $\frac{1}{128}$  des Umkreises ein. Der Schnitt ist also durch die Zellen  $a_1$  (oder  $a_2$ ) geführt worden. Die meisten Wände sind auch jetzt gerade, die beiden Hauptrichtungen sind vertikal und horizontal. Indessen gibt es einige horizontale Wände, welche ein wenig schief verlaufen. Bei einer Vergleichung mit den anderen Tangentialschnitten zeigt sich, dass die horizontalen Wände sich nach unten fortsetzen, etwa bis zum niedrigsten Punkt der Wände 1—1 der Figur 34.

In der Figur 35 werden mehr nach oben andere Wandzellen  $a$  sichtbar und ganz oben schließlich die Epidermiszellen des Operculums.

Die Peristomzone bildet einen Zellenkomplex, der in jedem Sektor nicht auf eine Zelle zurückzuführen ist. Der Komplex umfasst in radialer Richtung vier Zellen und ist mehrere Zellen hoch. Die radiale Breite ist auf zwei Zellen zurückzuführen. Indessen habe ich nicht feststellen können, aus wieviel Zellen die Höhe der Peristomzone bestand, bevor die Zellteilungen zur Vermehrung dieser Zahl anfangen.

Die Peristomzone bei *Polytrichum* umfasst die am meisten nach innen gelegenen Zellen des Amphitheciums über dem Ringe. Das ist dieselbe Stelle, wo sich bei den übrigen Bryales die Basis des Peristoms befindet. Diese Tatsache werde ich in § 19 näher betrachten. Wichtig dabei ist noch, dass auch bei *Polytrichum* das Peristom den Interzellularraum nach oben abschlieszt (vgl. die zitierte Abbildung von von Mohl, 24).

#### § 16. Der Stand und die Entwicklung des Epiphragmas.

Bevor ich dazu übergehe, zu untersuchen, wie sich aus der fertigen Peristomzone das Peristom entwickelt, möchte ich zuerst noch die Bildung des Epiphragmas ins Auge

fassen. In dem folgenden Kapitel wird es sich nämlich zeigen, dass die Weiterentwicklung der Peristomzähne in Zusammenhang steht mit dem Vorhandensein eines Epiphragmas.

An die Zellen  $c_3$  und  $c_4$  der Figuren 30 und 31 grenzt nach innen ein kleinzelliges Gewebe, woraus sich das Epiphragma entwickeln wird. Nach unten und oben

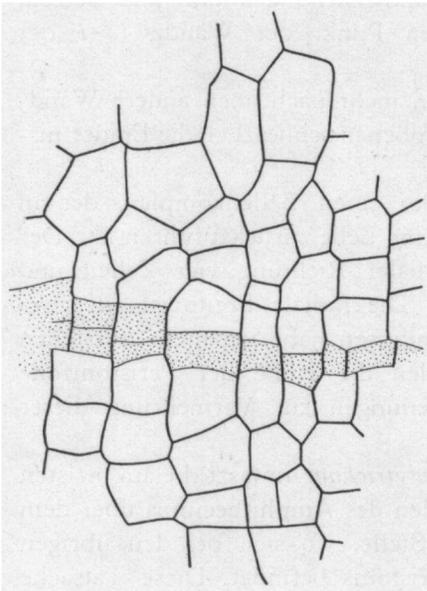


Fig. 36. Die Bildung des Epiphragmas.  
Epiphragmazellen punktiert. Etwa  
Stadium 5. Vergr. 420  $\times$ .

geht es bald in ein grozzelliges Gewebe über. Nur eine horizontale, meristematische Schicht bleibt übrig, woraus sich das schließlich zweischichtige Epiphragma entwickelt, dessen Zellen in horizontaler Richtung gestreckt sind (vgl. Fig. 36).

Das Epiphragma durchsetzt somit die ganze Breite des Endotheciums in einer Ebene, die ein wenig (nur einige Zellen) niedriger liegt als die Oberseite der Peristomzone.

In der Literatur wird gewöhnlich angegeben, dass das Epiphragma aus der Columella hervorgeht (vgl. z.B. Mönkemeyer, 25 : 3). Lorch (20 : 16) gibt es ausführlicher an: „Das Mittelsäulchen (= die Columella) der Polytrichaceen erfährt ungefähr in der Höhe des Ringenmundes eine häutige kreisförmige Verbreiterung, die von

den Zähnen des Peristoms getragen wird". Und Goebel sagt in seiner Organographie (11 : 866): „Das Epiphragma ist aus der Deckelcolumella entstanden." In Flora 1906 (10 : 40) hatte er dieses auch schon etwas ausführlicher mitgeteilt: „Wir sehen, dasz allen Polytrichaceen gemeinsam ist die Differenzierung der Deckelcolumella in einem oberen und unteren Teil. Diese Differenzierung wird bei *Dawsonia* nicht weiter geführt..... Bei *Polytrichum* entsteht an den Grenzen beider das Epiphragma, der unter ihm liegende Teil wird bei der Reife zerstört".

Diesen Ausführungen Goebels kann ich nicht in allen Teilen beipflichten. Seine Wahrnehmungen an *Dawsonia* sind höchstwahrscheinlich der Anlaß zu der Einteilung der Deckelcolumella in zwei Schichten. Dort setzt sich nämlich der Deckel innerhalb der Kreise der Peristomborsten nach unten fort. Einige Zellen höher als die Peristombasis entsteht eine Trennungsschicht. Der obere Teil fällt zugleich mit dem Deckel ab, die darunterliegenden Zellen werden zerstört.

Wenn wir nun *Polytrichum* zum Vergleich heranziehen, so können wir beobachten, dasz das Operculumgewebe sich auch hier innerhalb des Peristomkreises nach unten fortsetzt, sei es auch nur über eine Strecke von zwei bis drei Zellen ( $c_1$ — $c_3$ ). Dieses Gewebe fällt mit dem Deckel ab. Die darunterliegenden Zellen bilden das Epiphragma und das subepiphragmale Gewebe. Sind diese Zellen nun auch zum Deckel zu rechnen, wie Goebel es angibt? Ich glaube, dasz eine andere Auffassung besser sein wird. Ich halte allein zum Operculum gehörig dasjenige Gewebe, das zusammen bei der Reife abfällt. Dann bildet das Epiphragma die Grenze zwischen Deckel- und Kapsel(= Theca-) Columella. Dieselbe Trennungsschicht ist bei *Dawsonia* ebenso vorhanden, darunter fängt auch hier die Thecacolumella an, welche sich also einige Zellen zwischen den Peristomkreisen erhebt. Diese Auffassung ist natur-

gemäßer als die von Goebel, wobei die Grenze zwischen Operculum und Theca eine imaginäre ist, nämlich horizontal durch den Ring. Freilich würde diese Scheidungsebene, wenn sie anfangs auch noch deutlich gewesen sein sollte, doch bald durch Zellenwachstum und Zellstreckung unsichtbar. Bei dieser Betrachtungsweise gibt es somit nur einen graduellen Unterschied zwischen *Dawsonia* und *Polytrichum*. Bei beiden Gattungen liegt die Trennungslinie zwischen Deckel- und Thecacolumella ein wenig über der Basis des Peristoms, also auch ein wenig höher als der Ring. An dieser Grenze bildet sich bei *Polytrichum* das Epiphragma, diese Bildung bleibt bei *Dawsonia* aus, wohl findet sich an der selben Stelle eine Schicht horizontal gestreckter Zellen (10 : Fig. 17).

Das Epiphragma ist also die oberste Schicht des Endotheciums in der Theca. An ihrer Bildung nimmt nicht allein die Columella teil, sondern auch das übrige Endotheciumgewebe, das mehr unten in der Theca den innern Sporensack bildet.

## KAPITEL VII.

### DER GANG DER ENTWICKLUNG DES PERISTOMS.

#### § 17. Die Bildung der U-Form.

Nachdem wir im vorigen Kapitel festgestellt haben, dasz in einer bestimmten Entwicklungsphase der Kapsel (etwa Stadium 4—5) eine Peristomzone gebildet ist, müssen wir nun noch untersuchen, wie sich aus diesen Zellkomplexen die Zahnkörper aufbauen. Zuerst tritt die Frage an uns heran, wie aus den prismatischen Zellen die U-Form entstehen kann.

Die Krümmung der Zellen findet statt in den Stadien 7—10. (Fig. 19 und 20). Diese Stadien sind dadurch gekennzeichnet, dasz der Deckel durch Streckung der Zellen seine

normale Länge erhält, und dasz durch die Entwicklung von Interzellularräumen im Thecateil ein erhöhtes Dickenwachstum einsetzt (vgl. § 12).

Diese Interzellularräume entstehen an beiden Seiten des Sporensackes. Ihre Bildung bleibt an der Spitze der Theca und im Deckel aus. Die Dicke des Amphitheciums wird daher in der Theca bedeutend gesteigert, auch das Endothecium bekommt einen grösseren Durchmesser (innerer Interzellularraum). Zur Höhe der Peristomzone bleiben die Zellen klein, eine Höhlung entsteht nicht, das Amphithecium wird hier nur wenig dicker. Da äusserlich keine Einschnürung bei dem Annulus wahrzunehmen ist, muss die Grenze zwischen Endo- und Amphithecium in diesem Teile der Kapsel nach auszen verschoben werden. Wirklich können wir auf einem Radialschnitt beobachten, dasz sich das Archespor in seinem oberen Teile nach auszen biegt (Fig. 37). Dasz diese Erscheinung im Zusammenhang steht mit der Bildung des Interzellularraums, ergibt sich daraus, dasz die Ausbiegung allmählich zunimmt, je mehr der Interzellularraum sich nach oben zu verschmälert.

Da der Umkreis des Endotheciums also bedeutend zunimmt, werden auf dieser Höhe die Zellen der Columella ( $y'$ ) ein wenig in die Breite ausgereckt, während die Richtung der Zellreihen statt vertikal mehr fächerförmig nach auszen verläuft. Das Gewebe bleibt kleinzellig an der Stelle, wo die fächerförmige Ausbiegung anfängt, das ist eben über der Spitze des innern Interzellularraums. Da bekanntlich auch die Schicht des Epiphragmas kleinzellig bleibt, finden sich also am oberen Teil der Thecacolumella zwei Schichten von kleinzelligem Gewebe, und dazwischen erhebt sich eine Zone von groszen, ausgebildeten Zellen. Diese letzte Zone wird allmählich höher, etwa in gleichem Masze wie die Verlängerung der im Wachstum begriffenen Peristomzähne.

Wir erhalten also den allgemeinen Zustand, wie er in

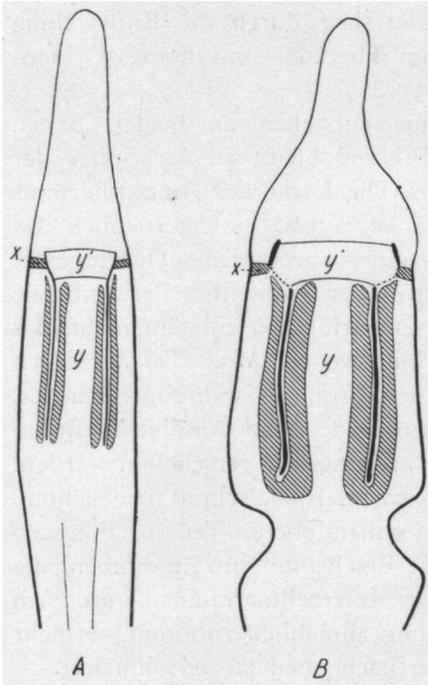


Fig. 37. Schematischer Radialschnitt von zwei verschiedenen Kapseln von *Polytrichum commune*. Vergr. 20  $\times$ .

A. etwas jünger als Stadium 7. B. Stadium 9. Interzellularräume und subannulares Gewebe (x) schraffiert. Siehe weiter den Text.

Fig. 37, A gezeichnet ist. Zur Vergleichung ist daneben der Radialschnitt einer viel älteren Kapsel (Stadium 9) abgebildet, wo die Interzellularräume schon grösztenteils entwickelt sind, und wo die Ausbiegung so stark geworden ist, dass die Gewebezellen an der Innenseite der Peristomzone nicht mehr die Fortsetzung des Archespors zu sein scheinen. Die in der Figur gezeichnete Tüpfellinie stellt eine Reihe von zusammengedrückten Zellen dar, deren Längsrichtung mit dieser Linie zusammenfällt. Diese Richtungsänderung der Zellwände übt auch Einfluss auf den

Verlauf der Wände in der Peristomzone selber aus. Der ganze Gewebekomplex  $b_1$ — $b_4$  wird ein wenig in die Höhe gedrückt. Dies ist in der Figur 38 an dem schrägen Stand der Zellwände des subannularen Gewebes zu bemerken.

Ich möchte nun nebenstehenden Radialschnitt (Fig. 38) mit der früheren Figur 31, welche die Peristomzone eines

jüngeren Stadiums enthält, vergleichen. Deutlich ist im Archespor der Anfang der Ausbiegung zu sehen. Ebenfalls ist der Annulus leicht anzugeben und ist das subannulare Gewebe schon gut entwickelt.

Auch ist auf dem Radialschnitt sogar festzustellen, dass die Zellreihen  $a_1$  und  $a_2$  sich anders entwickeln werden als die Reihen  $b_1$ — $b_4$ . Eine Tatsache, welche wir vorher auf dem Querschnitt früherer Stadien daraus abgeleitet haben, dass die Schichten  $a_1$  und  $a_2$  statt aus 64 aus 128 Zellen bestehen.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der

Interzellularräume, welches zusammenfällt mit einem erhöhten Dickenwachstum des Thecateils (vor allem von dessen Amphithecium), entsteht die erste Erhebung des Peristoms. Ich meine damit, dass die Zellen der Peristomzone, welche bis jetzt ein vierseitiges Prisma bildeten, mit der größten Rippe in tangentialer Richtung, allmählich in gebogene Zellen übergehen. Das Ende dieses Prozesses ist die Bildung der U-Zellen. Die Entwicklung ge-

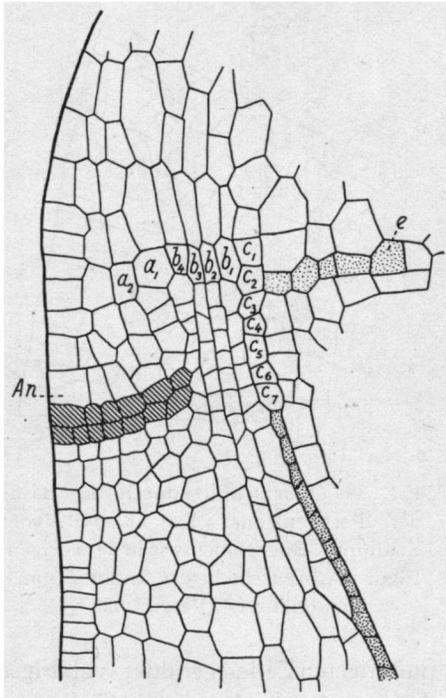


Fig. 38. Radialschnitt der Peristomzone von der Kapsel in Fig. 37 A. Archespor und Epiphragma (e) punktiert. Subannulares Gewebe schraffiert. An = Annulus. Weitere Buchstaben wie in Fig. 27. Vergr. 420 ×.

schiebt aber stufenweise, sowie die Ausbiegung des Archespors. Es liegt somit auf der Hand, zu untersuchen, ob vielleicht ein Zusammenhang zwischen diesen beiden Prozessen besteht.

Zuvor wollen wir aber nachsehen, wie die Änderung der peristombildenden Zellen vor sich geht. Dazu beobachten wir die Fig. 39, die einen Querschnitt durch die Peristomzone einer Kapsel von Stadium 7 bildet. Der Anfang des

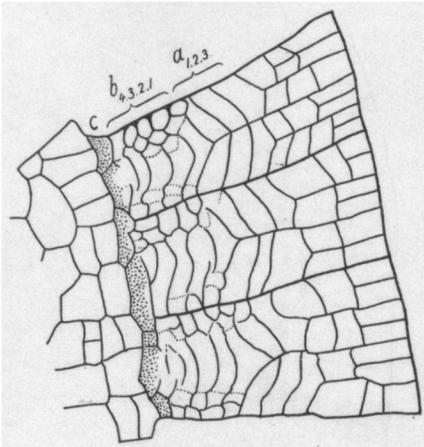


Fig. 39. Querschnitt durch die Basis der Peristomzone. Die Kapsel von Stadium 7. Buchstaben wie in der vorigen Figur. Auszenschicht des Endotheciums (c) punktiert. Vergr. 420 ×.

Interzellularraums ist also vorhanden. Der Querschnitt ist somit mit dem in Fig. 32 zu vergleichen. Dann fallen die Veränderungen gleich ins Auge.

Die Grenze zwischen Amphithecium und Endothecium ist weniger deutlich geworden. Doch ist sie noch festzustellen; denn wo die radialen Wände im Amphithecium enden, dort fängt das Endothecium an. Die äuzere Zellschicht des Endotheciums wird von den

punktierten Zellen gebildet (vgl. Fig. 32). Nach auszen müssen dann im Amphithecium die Zellschichten  $b_1$ — $b_4$  folgen. Diese haben eine andere Form erhalten. Ihre Tangentialwände sind nicht mehr gerade, sondern konvex nach auszen gebogen. Überdies stellt es sich heraus, dasz beim Querschnitt mehrere Zellen durchgeschnitten worden sind. Es könnte natürlich auch möglich sein, dasz diese kleinen Zellen durch sekun-

däre Radialwände von den grösseren Zellen abgeschnitten wurden. Dies erscheint aber beim ersten Anblick schon unwahrscheinlich, denn die Zellwände gehen nicht ineinander über. Eine andere Möglichkeit, dasz die Zellen in der Vertikalebene aufwärts gebogen sind, wodurch auf einem Querschnitt von zwei oder mehr übereinanderliegenden Zellen die Ecken abgeschnitten werden, ist somit am wahrscheinlichsten. Ein Tangentialschnitt wird uns näher beweisen, dasz diese Möglichkeit zutrifft. (Siehe unten).

Die Zellschichten  $a_1$ ,  $a_2$  und  $a_3$  scheinen an dieser Krümmung keinen Anteil zu haben. Ihre Zwischenwände verlaufen zwar nicht genau tangential, aber sie bleiben gerade. Die Zwischenwand der Zelle  $b_4$  mit der Zelle  $a_1$  hat eine sehr wunderbare Richtung. Die ursprüngliche Tangentialwand (Fig. 28, 4) besteht aus zwei Teilen, die in der Mitte fast senkrecht zu einander stehen.

Die übrigen Wandzellen  $a$  zeigen nichts Auffallendes. Nur hat in der Epidermis noch einmal eine Radialteilung stattgefunden, wodurch ihre Zellenzahl bis 256 gestiegen ist.

Wenn wir sodann den Tangentialschnitt der Figur 40 betrachten, welche von einer Kapsel erhalten ist, die etwas jünger war als die der Figur 39, so stellen wir fest, dasz auch in der Vertikalebene eine Biegung der horizontalen Wände auftritt. (vgl. für den früheren Zustand die Fig. 34). In dieser Figur 40 ist nur der allererste Anfang einer Biegung zu sehen. Leicht ist nun aber zu bemerken, dasz die Durchbiegung der Zellwände am grössten ist bei den untersten Zellen, also denjenigen, die eben über den Zellen liegen, welche durch eine sekundäre Radialwand noch einmal geteilt sind. Die horizontale Zwischenwand der untersten Zelle der Peristomzone und der darunterliegenden Zellen zeigt denselben Verlauf wie auf dem Querschnitt. Sie hat in der Mitte einen Knick nach unten.

Aus dieser Abbildung geht ohne weiteres hervor, dasz

die U-Form der Zellen nicht entsteht durch ein aktives Wachstum der beiden Zellenden nach oben. Eben in diesem ersten Stadium ist es deutlich, dass die niedrigere Lage der Zellmitte eine Folge der Wirkung ist, welche die darunterliegenden Zellen von halber Breite auf die Peristomzellen ausüben. Die darin auf-

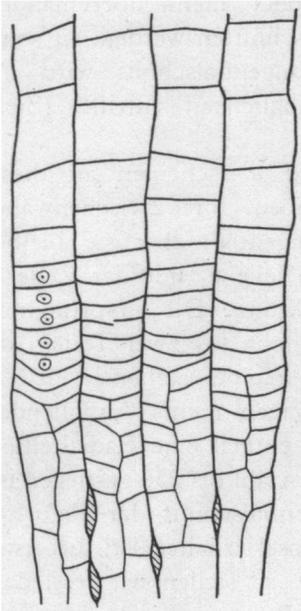


Fig. 40. Tangentialschnitt durch die Peristomzone Stadium 6—7. Nach unten sind Interzellularhöhlen zu sehen. Vergr. 420 ×.

tretenden sekundären Radialwände ziehen offenbar die horizontalen Wände, mit denen sie verbunden sind, in der Mitte nach unten. So entsteht der oben schon erwähnte Knick in dieser Wand. Der Inhalt der darüberliegenden Zelle wird mit nach unten gezogen, und dies verursacht die Biegung der folgenden horizontalen Wände, welche Biegung nach oben allmählich kleiner wird.

Zu beantworten bleibt noch die Frage, wie die sekundären Radialwände einen Zug nach unten ausüben können. Dafür möchte ich daran erinnern, dass in der Peristomzone 64 Radialsektoren vorhanden sind.

Die Radialwände dieser Sektoren durchlaufen die ganze Kapsel, von der Spitze des Deckels bis an die Basis der Theca. Ich habe diese Wände die primären Radialwände genannt. Die später in den Schichten *a* und *b* auftretenden sekundären Radialwände werden nur ausgebildet in den ganzen Verlauf der Schichten *a* und im Thecateil der Schichten *b*.

Sie enden eben, wo die Peristomzone anfängt. Das

erhöhte Dickenwachstum der ganzen Kapsel, welches vor allem im Endothecium stattfindet, verursacht einen Druck von innen her. Dadurch werden die primären Radialwände in die Länge gedehnt. Dieser Längenzuwachs ist am grössten in der Peristomzone, weil das Gewebe an dieser Stelle noch embryonal ist. Dieser Druck wirkt auch auf die unter der Peristomzone endenden sekundären Radialwände; diese verlängern sich jedoch nicht oder nur wenig. Sie ziehen aber die Mitte der horizontalen Wände nach unten.

Auf dem Querschnitt beobachten wir dasselbe wie auf dem Tangentialschnitt, nämlich primäre Radialwände, welche sich durch das ganze Amphithecium hinziehen, und sekundäre, welche vor der Peristomzone enden. Die Schicht der Wandzellen *a* hat durch die vielen Zellteilungen einen groszen Umfang erhalten, sie übt also einen Zug auf das mehr nach innen gelegene Gewebe aus. Die primären Radialwände dehnen sich, und die sekundären biegen die Tangentialwände der Peristomzellen konvex nach auszen. Die Krümmung ist nicht grosz, da die Verlängerung der primären Radialwände in der Querrichtung nicht sehr grosz ist.

Das Endresultat dieser Wirkungen ist, dasz die breiten Zellen der Peristomzone zuerst wenig, bald mehr U-förmig gebogen werden, und zwar konvex nach unten und nach auszen etwa in einer Richtung, welche einen Winkel von 70° mit der Achse des Sporogoniums bildet. Die Symmetrieachse des U liegt in der Radialebene. Dieses zeigt sich deutlich, wenn wir einen Radialschnitt durch die Peristomzone eines weiterentwickelten Stadiums ins Auge fassen (Fig. 41).

Die Deckeplepidermis endet mit der Ringzelle, die weniger breit aber ebenso hoch wie die anderen Operculumzellen ist. Unter dem Ringe liegt das kleinzellige Gewebe, es bildet einen Teil der Kapselwand. Die Kapselwand ist an dieser Stelle also dicker und auch fester. Mehr nach innen finden

sich die Zellreihen  $a_1$  und  $a_2$ , nebst den Zellreihen  $b_1—b_4$ . Von diesen Zellreihen sind die Zellen alle in die Höhenrichtung ausgewachsen. So scheint es wenigstens zu sein. In Wirklichkeit sind die langen Zellen die Schenkel der U-

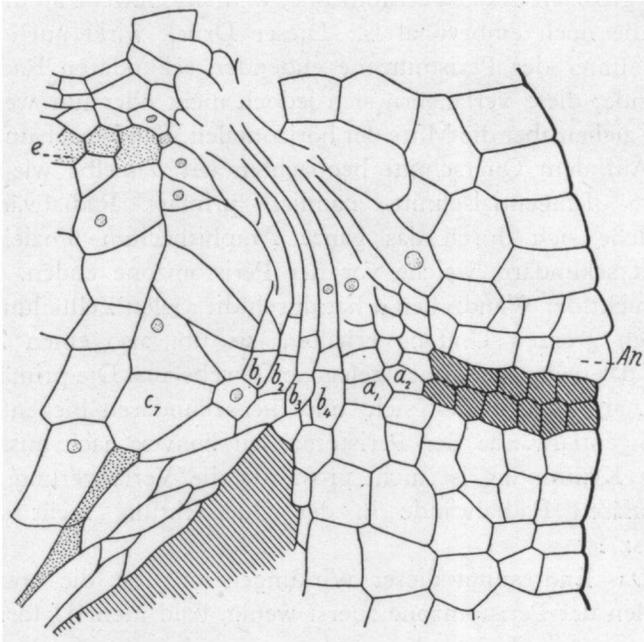


Fig. 41. Radialschnitt durch die Peristomzone von *Polytrichum commune*. Stadium 8—9. Der Schnitt ist durch einen Zahnkörper geführt. Äusserer Interzellularraum und subannulares Gewebe schraffiert. Die Fortsetzung des Archespors und das Epiphragma (e) punktiert. An = Annulus. Weitere Buchstaben wie in Fig. 27. Vergr. 420 ×.

Zellen. Während von den Zellreihen  $b_1—b_4$  die Schenkel der Zellen die Zahnspitze erreichen, ist dies nicht der Fall bei den Zellreihen  $a_1$  und  $a_2$ . Diese Zellen enden etwa auf der halben Höhe des Zahnes. Da wir aus jüngeren Stadien schon festgestellt haben, dass ihre Anzahl die doppelte

der Zellen  $b$  ist, so können sie nie ganze U-Zellen bilden. Wir haben es also mit den innern Deckelzellen zu tun, welche wir bei der reifen Kapsel an der Innenseite des Deckelrandes schon wahrzunehmen vermochten (vgl. Fig. 10, B). Die Öffnungslinie des Deckels verläuft also von der Annuluszelle an gerade nach innen bis an die Zellreihe  $a_1$ , und dann biegt sie nach oben, um den Zahnkörper herum bis an das Epiphragma.

In der Figur 41 ist der äusere Interzellularraum zu sehen, er endet spitz. Die Fortsetzung des Archespors nach oben ist punktiert. Diese Archesporzellen und die des äusseren Sporensackes sind in dieser Radialebene in schräger Richtung gedehnt (vgl. die Tüpfellinie der Fig. 37, B). Zur Höhe der Peristomzone ist die Zellreihe des Archespors plötzlich viel breiter (Fig. 41 :  $c_7$ ). Auch die angrenzenden Endotheciumzellen sind in radialer Richtung gedehnt, wodurch die Fächerform der Thecacolumella an ihrer Spitze entsteht. Welche Zug- oder Druckkräfte haben nun diese Dehnung verursacht? Die Figur 41 gibt uns eine deutliche Antwort auf diese Frage. An erster Stelle ist es das Nichtauftreten eines Interzellularraums auf dieser Höhe. Dadurch bleibt die radiale Breite des Amphitheciums gering und dehnt sich das Endothecium in gleichem Masse. Das ist nur deshalb möglich, weil das Gewebe unter dem Ringe kleinzellig geblieben ist und einen festen Kreis an der Basis der Peristomzone bildet. Die nun auftretende Zugkraft ist nach auszen gerichtet, also zentrifugal. Die 64 Sektorwände, welche sich durch das ganze Amphithecium hinziehen, werden den grössten Zug erfahren, sie werden also stark gedehnt, bleiben aber gerade. Die tangentialen Wände werden durch die sekundären Radialwände nach auszen gezogen und müssen diesem Druck wohl nachgeben.

Die Endotheciumzellen, die in dem gleichen Radius liegen wie die primären Radialwände, bleiben kleiner als

diejenigen, welche an der Innenseite der Sektoren selber liegen. Zur Erläuterung dient die Figur 42, welche die sich entwickelnde Peristomzone einer Kapsel, etwa des Stadiums 9 zeigt. Wenn wir die Formen der Zellen *c* und *c'* vergleichen, ergibt sich sofort die Richtigkeit der obenstehenden Mitteilung.

In dieser letzten Figur ist der sich bildende Zahnkörper

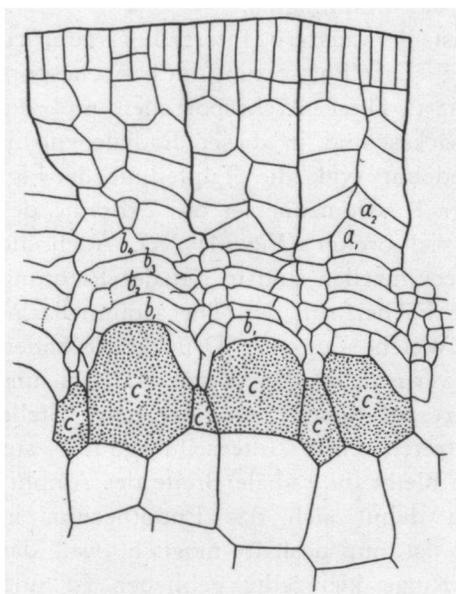


Fig. 42. Querschnitt durch die Peristomzone einer Kapsel etwa von Stadium 9. Ausenzellen des Endotheciums (*c* und *c'*) punktiert. Vergr. 420 ×.

schon wahrzunehmen. Vorläufig ist er in der radialen Richtung länger als in der tangentialen. Je höher die Schenkel der U-Zellen werden, desto mehr ändert sich dies.

Aus Obenerwähntem geht somit hervor, dass das erste Entstehen der U-Form einem Faltungsprozesse zu verdanken ist, also passiv vor sich geht infolge der Zugkräfte, welche das angrenzende Gewebe auf die Zellen der Peristombildungszone ausübt.

Dass in dieser Weise tatsächlich U-Zellen entstehen, zeigt endlich auch deutlich die Figur 43. Diese stellt einen halbschematischen Tangentialschnitt einer Kapsel, etwa von Stadium 9 dar. Der Faltungsprozess hat schon längere Zeit durchgewirkt. Deutlich ist zu sehen, dass die Spitzen

der Zähne ungefähr in einer Ebene mit dem Epiphragma liegen, und dass das Gewebe darüber im Deckel nicht zerstört worden ist. Ebensowenig ist dies der Fall mit dem darunterliegenden Gewebekomplex.

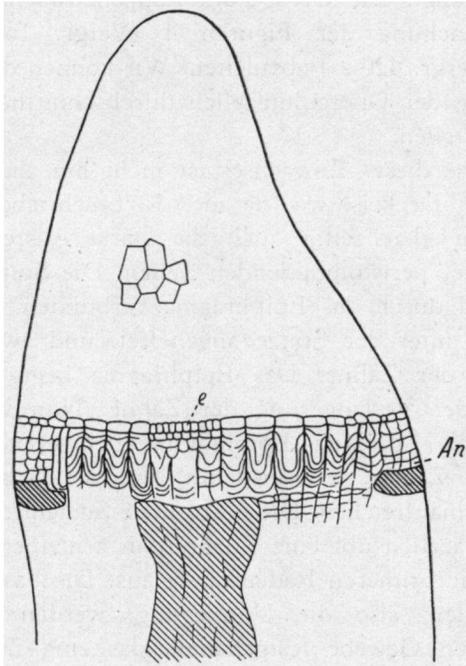


Fig. 43. Halbschematischer Tangentialschnitt durch das sich entwickelnde Peristom. Stadium 9. Interzellularraum und subannulares Gewebe schraffiert. *An* = Annulus. *e* = Epiphragma. Vergr. 80 $\times$ .

### § 18. Die Streckung der U-Zellen.

Nachdem die U-Form einmal entstanden ist, findet noch eine Streckung der Schenkel dieser Zellen statt. Natürlich ist keine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Prozessen vorhanden. Die Streckung findet jedoch in den letzten Entwicklungsphasen der Kapsel statt, nämlich in

den Stadien 11—12. In § 12 ist schon mitgeteilt worden, dass diese Entwicklungsstadien sich dadurch kennzeichnen, dass ein starkes Längenwachstum der Deckelbasis zusammen mit einem erhöhten Dickenwachstum der ganzen Kapsel anfängt. Die Grösze des Längenzuwachses ist aus der Vergleichung der Figuren 4 (Vergr. 160 ×) und Fig. 41 (Vergr. 420 ×) abzuleiten. Wir können die Höhengausdehnung der Operculumzellen durchschnittlich auf das dreifache stellen.

Die Folge dieses Zuwachses ist nicht nur die Formänderung des Deckels, wie sie in § 12 beschrieben worden ist, sondern gleichzeitig auch die starke Ausreckung der Schenkel der peristombildenden Zellen. Die Spitzen dieser Zellen sind durch das Epiphragma verbunden. Dieses ist ein wenig unter der Spitze angeheftet, und zwar an der Innenseite der Zähne. Das Epiphragma liegt also nicht genau in der Verlängerung der Zähne. Nun wissen wir aus der Fig. 7, dass das Epiphragma ebensoweit unter der Spitze der Zähne sich ausdehnt, wie die Schenkel der U-Zellen hinaufreichen. Die horizontale Schicht der kleinen Epiphragmazellen übt eine Zugkraft in zentripetaler Richtung auf die primären Radialwände aus. Die basalen Teile der U-Zellen, also die Umbiegung, werden von dem subannularen Gewebe festgehalten, das eine Zugkraft in zentrifugaler Richtung verursacht. Die Anheftungsstellen dieser beiden einander entgegenwirkenden Kräfte liegen nicht in derselben Ebene. Das dazwischenliegende Gewebe wird ausgereckt und würde in eine Ebene gezogen werden. Dies wird verhindert durch das obenerwähnte erhöhte Wachstum, welches namentlich in der fächerförmigen Verbreiterung der Thecacolumella seinen Sitz hat. Der Abstand zwischen der Spitze und der Basis der U-Zellen wird somit vergrößert. Dabei dehnen sich die primären Radialwände, nicht aber deren obere Teile, welche durch das Epiphragma festgehalten werden (2—3 Zellen). Ferner

dehnen sich diejenigen Teile der unsprünglich horizontal-tangentialen Wände der Peristomzellen, welche infolge der Umbiegung parallel zu den primären Radialwänden verlaufen.

Schliesslich erreichen die Peristomzähne ihre endgültige Länge und ist auch die Umbiegung zustande gekommen, von der in § 9 die Rede war.

Die Peristomzähne entstehen also nicht infolge eines aktiven Wachstums ihrer Zellen, sondern sie bilden sich passiv infolge eines aktiven Wachstums des angrenzenden Gewebes, vor allem des subepiphragmalen Zellenkomplexes.

Wenn das Wachstum der Kapsel aufhört, hat somit auch das Peristom seine vollständige Entwicklung erhalten. Nun fängt das Reifen der Kapsel an. Die Epidermiszellen werden braun und verdicken sich, bestimmte Zellwände bekommen papillenförmige Verdickungen, so auch die Auszenwände der Peristomauszenzellen. Überdies verdicken alle Peristomzellen ihre Wände, wodurch das Zelllumen kleiner wird, aber nie ganz verschwindet. Wie diese Verdickung vor sich geht, habe ich nicht näher untersucht, obgleich es nicht bekannt ist. Von Derschau (4), der die Verdickungsweise der Peristomzähne bei den anderen Moosen untersuchte, teilt mit, dass er *Polytrichum* von seiner Untersuchung ausgeschlossen hat, weil die Peristomzähne sich abweichend bildeten. Indessen möchte ich doch noch daraufhinweisen, dass, solange die Verdickung der Zellwände stattfindet, die Peristomzellen nicht abgestorben sein können. Da sie nun erst bei dem letzten Reifen der Kapsel vor sich geht, wird das Absterben, wenn es überhaupt geschieht, nur in der allerletzten Phase der Entwicklung stattfinden können.

Die Sporenmasse zerstört das Gewebe des Sporensackes, bald auch das subepiphragmale Gewebe, nicht die Zellen zwischen den Peristomzähnen, welche mit der Deckelbasis verbunden bleiben, wenn der Deckel sich ablöst.

## KAPITEL VIII.

## DER VERGLEICH MIT ANDERN MOOSEN.

§ 19. Besprechung der Übereinstimmung der Peristombildungszone bei *Polytrichum* mit bestimmten Kapselteilen der übrigen Bryales.

Der einzige, der früher in dieser Hinsicht eine Hypothese aufgestellt hat, ist Lantzius—Beninga. Er setzte eine Bildung der Peristomzellen in horizontaler Lage voraus. Diese Voraussetzung wird durch meine Untersuchungen bestätigt. Das darauffolgende von Lantzius—Beninga gedachte Längenwachstum ist aber nicht die Folge eines gleitenden Wachstums. Die Hufeisenform der Zellen entsteht nicht aktiv, sondern passiv. Dieser Teil der Hypothese erweist sich also als falsch. Ebenso fehlerhaft erscheint mir seine Analogie der Peristomzellen von *Polytrichum* mit Zellen der übrigen Bryales, welche er aus der ursprünglich horizontalen Lage der Peristommutterzellen ableitet. Die von ihm in Fig. 24 mit *y* (16) angedeuteten Zellen der Funariakapsel liegen zwar horizontal, bleiben aber auch während der ganzen weiteren Entwicklung der Kapsel horizontal. Dies beweist an sich nichts für eine Analogie. Es gibt mehrere horizontale Zellschichten in der Funariakapsel. Wir haben acht zu geben auf die gegenseitige Lage dieser Zellen und der anderen Kapselzellen. Und dann stellt sich heraus, dasz die Zellen *y* in der Kapselwand, unter dem Ringe, nach außen von dem Interzellularraum liegen. Es ist nun aber sofort deutlich, dasz sie keineswegs mit der Peristomzone von *Polytrichum* identisch sind. Sie gehören dem kleinzelligen Gewebe unter dem Ringe an.

Dies gilt ebenso für das kleinzellige verdickte Gewebe *y* bei *Bartramia* (= *Philonotis*) *fontana* (l.c. Fig. 28). Obwohl dort der Stand der Zellen zum Annulus nicht aus der Figur festzustellen ist, halte ich diese Zellen doch

für gleichwertig mit dem subannularen Gewebe bei *Polytrichum*. Die kritische Betrachtung der Fig. 14 von *Dicranum* führt, was die Zellen *y* betrifft, zu demselben Resultat.

Mit welchen Zellen der übrigen Bryales stimmt der Peristomzellenkomplex von *Polytrichum* dann wohl überein? Ich habe versucht, diese Frage an der Hand der Figuren von Lantzius—Beninga zu beantworten. Es zeigte sich dabei, dass in dieser Hinsicht nur dann Sicherheit zu erhalten ist, wenn auch von den übrigen Bryales jüngere Entwicklungsstadien untersucht worden sind.

Doch glaube ich jetzt schon sagen zu können, dass, wie ich in § 15 mitteilte, die Lage der Peristomzone von *Polytrichum* übereinstimmt mit der Basis des Peristoms der anderen Moose. In dieser Hinsicht ist die Figur 14 von Lantzius—Beninga am besten zur Vergleichung geeignet. Sie ist ein Medianschnitt durch eine fast reife Kapsel von *Dicranum scoparium*. Im Amphithecium sind dieselben Zellenreihen wie bei *Polytrichum* vorhanden: die eigentliche Epidermis, die Zellreihen  $a_1$  und  $a_2$ , welche dem Deckel angehören und nicht an der Peristombildung teilnehmen, und dann die zwei Zellreihen, deren Zellen durch Wandverdickung das Peristom liefern. Ich erinnere daran, dass auch bei *Polytrichum* die peristombildenden Zellreihen ( $b_1$ — $b_4$ ) nach oben in zwei Zellreihen des Deckels übergehen.

Eben an der Basis des Peristoms kann es nun bei einigen Bryales vorkommen, dass das Peristom nicht aus Zellwandstücken sondern aus ganzen Zellen aufgebaut ist. Lantzius—Beninga hat dies in den Figuren von *Dicranum Schreberianum* (Fig. 15) und *rufescens* (Fig. 16) abgebildet. Bei *Splachnum sphaericum* setzt das ganze Peristom sich aus verdickten Zellen zusammen.

Diese Meinung, dass die Peristomzone bei *Polytrichum* identisch ist mit dem basalen Teile des Peristoms der übrigen Bryales, findet eine Bestätigung in einer Figur

eines jüngeren Stadiums von einer Funariakapsel, welche vorkommt in Campbell: „Mosses and Ferns“ (2, Fig. 109, B). Abgebildet ist der Übergang der Theca in das Operculum, also die Basis des sich entwickelnden Peristoms.

Gerade diese Figur stimmt in Einzelheiten mit meiner Fig. 30 überein. In diesem Stadium gibt es also noch keinen deutlichen Unterschied zwischen *Polytrichum* und *Funaria*.

Auch die Bemerkung Lantzius—Beningas über die Analogie des Epiphragmas scheint mir nicht begründet. Freilich genügt die Tatsache, dass es in einer bestimmten Zone Zellen gibt, welche in horizontaler Richtung ein wenig gedehnt sind, noch nicht, um darauf eine Homologie zu gründen.

Da ein Epiphragma bei den anderen Moosen nicht vorhanden ist, hat es auch keinen Zweck, nach einer Analogie zu suchen. Das Epiphragma ist meiner Meinung nach bei *Polytrichum* eine Neubildung. Und mit dem Auftreten dieses neuen Organs steht die andere Bildung des Peristoms in Zusammenhang.

## § 20. Die Verwandtschaft zwischen den Peristombildungen von *Polytrichum* und *Dawsonia*.

Wir sahen in § 5, dass Goebel versucht hat, die Peristomformen von *Polytrichum* und *Dawsonia* von einem gemeinsamen Grundplan abzuleiten. Diese Ableitung weicht nun in mehreren wichtigen Punkten von den Resultaten meiner Beobachtungen ab.

Die erste Annahme, dass der ganze Zellkomplex von zwei aneinanderschließenden Zähnen aus einer Zelle gebildet wird, ist nicht richtig. Das Peristom entsteht in einer Bildungszone, welche nicht auf eine Zelle zurückzuführen ist. Somit kann die erste Zellteilung nicht die Trennung bilden zwischen der Zahnmutterzelle und der

Zelle, aus der die Zwischenzellen der Zähne hervorgehen werden. Letztere Zellen werden schliesslich nicht absorbiert, sondern bleiben mit der Innenkante des Deckelrandes verbunden.

Die zweite Annahme Goebels, dass diese erste Teilungswand nicht horizontal, sondern konvex nach unten gekrümmt sein sollte, ist ebenfalls nicht in Übereinstimmung mit den Resultaten dieser Arbeit. Alle ursprünglichen Teilungswände in der Peristomzone sind anfangs horizontal. Durchschnitte wie in meiner Figur 1, E (welche Goebel entnommen ist) fand ich nicht ein einziges Mal. Die Zellteilungen sind schon alle beendet, bevor die Formänderung eintritt. Dass die U-förmig gekrümmte Zelle sich durch Längswände in Zellenbündel verwandeln wird, wie Goebel und vor ihm auch Philibert annehmen, ist ebenfalls unrichtig.

Da es sich also herausstellt, dass die Hypothesen von Goebel durch diese Untersuchungen nicht bestätigt werden, fehlt ebenso den weiteren Schlüssen, welche Goebel ziehen zu müssen glaubt, jeder feste Grund. Dies sagt aber noch nichts über die Richtigkeit dieser Folgerungen an sich. Man kann sich jetzt die Frage vorlegen, inwieweit meine Untersuchungen auf eine nähere Verwandtschaft zwischen dem Dawsonia- und Polytrichumperistom hinweisen.

Eine Besprechung dieser Frage kann ich nur geben, wenn ich zur Vergleichung die Figuren von Goebel heranziehe, welche Durchschnitte der Dawsoniakapsel (10) darstellen. Da die Anzahl dieser Durchschnitte jedoch klein ist, und sie fast alle offenbar demselben Stadium mittlerer Entwicklung entnommen sind, möchte ich zuvor darauf hinweisen, dass diese Mitteilungen erst hinreichend begründet sind, sobald das Dawsonia-peristom in all seinen Entwicklungsstadien näher untersucht worden ist.

Indessen halte ich in Bezug auf die Figuren 15 und 17 von Goebel (10) für hinreichend bestimmt:

- a. Unter dem Ringe ist ein übereinstimmendes kleinzelliges Gewebe, dessen Zellwände verdickt sind.
- b. Auch bei *Dawsonia* entwickelt das Peristom sich in den am meisten nach innen gelegenen Amphitheciumzellen über dem Ringe.
- c. Auch bei *Dawsonia* ist eine Peristomzone vorhanden.
- d. Diese Peristomzone setzt sich sehr weit nach der Spitze hin in das Deckelgewebe fort. Dadurch entsteht eine Deckelcolumella.
- e. Diese Deckelcolumella endet in einer Schicht von kleinzelligem Gewebe, dessen Zellen in der radialen Richtung gestreckt sind. An dieser Stelle löst sich der Deckel ab. Diese Zone ist somit identisch mit dem Epiphragma, das selber nicht bei *Dawsonia* vorkommt.
- f. Auch bei *Polytrichum* ist eine sehr kurze Deckelcolumella vorhanden.
- g. Es findet bei *Dawsonia* keine Faltung der Peristomzellen statt, nur Wandverdickung und Lösung voneinander.
- h. Die Peristomzone von *Polytrichum* stimmt überein mit den basalen Zellen des Dawsoniaperistoms, eben mit denen, welche ein wenig höher als die Trennungslinie zwischen Deckel- und Thecacolumella reichen.

Da aus dem vorigen Paragraphen hervorgeht, dasz die Peristombildungszone bei *Polytrichum* auch mit dem Basalteil des Peristoms der übrigen Bryales übereinstimmt, so ist *Dawsonia* die Gattung, welche am wenigsten von den übrigen Bryales abweicht. Auch in der Peristombildung selber ist *Polytrichum* die weiter fortgeschrittene. Zu dieser Auffassung, dasz *Dawsonia* die primitivere Gattung ist, ist auch Goebel (10 : 40) gekommen, wenn auch aus anderen Gründen.

Der bis jetzt vielfach angegebene Unterschied zwischen den beiden Peristomformen, nämlich, dasz das *Polytrichum*-peristom aus einer Zellschicht entsteht, während das *Dawsoniaperistom* vielreihig ist (vgl. in dieser Hinsicht Stepputat und Ziegenspeck 28 : 75), wird durch diese Untersuchung beseitigt. Zugleich ergibt sich, dasz noch ein grösserer Unterschied im Bau und in der Bildung der beiden Peristome vorhanden bleibt. Die Mitteilung Goebels, dasz zwei Peristomborsten von *Dawsonia* an ihrer Basis oft zusammenhängen (eine Tatsache, welche ich nur bestätigen kann) hat nichts zu tun mit der U-Form der Peristomzellen bei *Polytrichum* und deutet also nicht auf eine nähere Verwandtschaft hin.

Goebel teilt gar nichts über die Anzahl der Peristomborsten, welche in einem Kreise bei *Dawsonia* vorhanden sind, mit. Da jedoch aus meiner Untersuchung die grosse Regelmässigkeit in den Zellteilungen hervorgeht und ihr grosser Einflusz auf die Zahl der Peristomzähne festgestellt ist, während aus den Untersuchungen von Lantzius—Beninga, Vouk und anderen abzuleiten ist, dasz dies ebenfalls bei allen anderen Bryales der Fall ist, so dürfte es wenigstens eigentümlich sein, wenn von einem gleichen konzentrischen und radialen Bau bei *Dawsonia* nichts zu finden wäre. Auch in dieser Hinsicht wird eine nähere Untersuchung der jüngeren Entwicklungsstadien von *Dawsonia* uns vielleicht Aufschlusz geben können.

## KAPITEL IX.

### DIE RESULTATE DIESER UNTERSUCHUNG.

#### § 21. Die Beantwortung der in § 2 gestellten Fragen.

Ich bin der Meinung, dasz ich die Hauptresultate dieser Untersuchung am besten zusammenfassen kann, indem ich die in der Einleitung gestellten Fragen hier nun kurz zu beantworten versuche. Dabei möchte ich aber noch hin-

weisen auf die Paragraphen, in denen der Gegenstand ausführlicher erörtert worden ist.

### I. Ort und Zeit der ersten Anlage des Peristoms.

- 1a. Die Entwicklungsphasen der ganzen Kapsel, sowohl was ihr Dicken-, wie ihr Längenwachstum anbelangt, sind vollständig festgelegt (§ 12).
- 1b. Die erste Peristomanlage findet statt, eben nachdem das apikale Wachstum sich eingestellt hat, zugleich mit dem Anfang des Dickenwachstums der Thecabasis. Schon vorher ist eine anatomische Differenzierung der Theca und des Operculums wahrzunehmen (§ 13).
2. Es hat sich gezeigt, dass die zwei einanderzugekehrten Hälften von zwei Peristomzähnen sich aus einem Zellkomplex bilden. Diese Bildungszone ist radial vier Zellen breit und mehrere Zellen hoch, sie entsteht aus einem meristematischen Gewebe durch tangentiale und horizontale Teilungen. Die Peristom(bildungs)zone lässt sich nicht auf eine Zelle per Zahn zurückführen. (§ 14).
3. Die Peristomzone gehört dem Amphithecium an, das vor der Peristomanlage aus drei konzentrischen Schichten aufgebaut ist. Die äussere dieser Schichten entwickelt sich zur Sporogonwand (Deckel, Theca- und Stielwand), die zwei innern werden in der Seta zur Rinde (mit Interzellulargängen) und in der Theca zum äusseren Interzellularraum und dem äusseren Sporensack, ausgenommen in einem sehr beschränkten Teil, über dem subannularen Gewebe, wo diese zwei Schichten sich zur Peristomzone umbilden (§ 14 und 15).

### II. Der Gang der Entwicklung.

4. Die Zahl der Zähne ist nicht so konstant, wie allgemein angenommen worden ist. Darum ist die

Erklärung, dass diese Regelmäßigkeit eine Folge einer regelmäßigen Abwechslung von Radial- und Periklinteilungen in den Schichten der ursprünglichen vier Quadranten ist, hinreichend (§ 11).

5. Die Weiterentwicklung der Peristomzone ist vollständig beschrieben. Die U-Form tritt dadurch auf, dass die peristombildenden Zellen nach beiden Seiten und nach unten umgeben sind von Zellen von der halben Breite der Peristomzellen. Es gibt somit durchlaufende Wände (die primären Radialwände) und andere (die sekundären Radialwände), welche vor der Peristomzone enden. Nun hat das Dickenwachstum des Amphitheciums im Thecateil die Bildung des äusseren Interzellularraums zur Folge. Diese Bildung bleibt in der Peristomzone aus. Dort wird das Amphithecium nicht bedeutend dicker, wohl wird der Umkreis grösser. Daher werden die durchlaufenden primären Radialwände gedehnt, eben in der Peristomzone am meisten, da hier die Zellen lange embryonal bleiben; die sekundären Radialwände, welche nicht gedehnt werden, ziehen die Mitte der horizontalen Wände der Peristomzellen nach unten (§ 17).
6. Wenn die U-Form einmal entstanden ist, werden die Schenkel des U passiv gedehnt durch eine Zugwirkung. Das subannulare Gewebe hält die Basis der Zähne fest. Das Epiphragma heftet sich an die primären Radialwände, eben unter der Spitze des U. Das subepiphragmale Gewebe dehnt sich, auch wächst die Kapsel noch bedeutend in die Dicke. Dadurch werden die Basis und die Spitzen der U-Zellen auseinandergezogen und werden die Peristomzähne länger (§ 18).

### III. Das Resultat der Entwicklung.

7. Die ausgewachsenen Zähne setzen sich aus vollständigen U-Zellen zusammen. An der Basis finden sich aber Zellen von halber Breite, welche in verschiedenem Maße mithelfen können an dem Aufbau des Zahnkörpers (halbe U-Zellen). Die U-Zellen sind nicht schief gegliedert. Ich habe nicht feststellen können, ob sie in der reifen Kapsel tot sind. Ein einziges Mal habe ich nach Mazeration und Färbung einen Zellkern wahrgenommen (§ 10).
8. Der Stand der Zähne zu den angrenzenden Kapselteilen ist ausführlich untersucht worden (§ 9).

### IV. Der Vergleich mit andern Moosen.

9. Meine Untersuchung führt zu dem Ergebnis, dass die Peristombildungszone von *Polytrichum* übereinstimmt mit der Basis des Peristoms der übrigen Bryales, *Dawsonia* mit einbegriffen (§ 19).
10. Das Dawsoniaperistom unterscheidet sich noch wesentlich von dem von *Polytrichum*. Die Zellen sind schief gegliedert, das Peristom setzt sich weit nach oben im Deckelgewebe fort, und es gibt mehrere Kreise von Peristomborsten. Die Anlage des Dawsoniaperistoms ist in einer vielreihigen Peristomzone, deren Basis mit der Bildungszone bei *Polytrichum* übereinstimmt. Der Unterschied in der Peristombildung zwischen *Dawsonia* und den übrigen Bryales ist kleiner als zwischen *Polytrichum* und den anderen Gattungen. Bloss das *Polytrichum*peristom wird durch eine Faltung gebildet (§ 20).

## § 22. Schlussbetrachtung.

Es hat sich bei dieser Untersuchung gezeigt, dass unsere Kenntnis des *Polytrichumperistoms* sehr gering war. Die Mitteilungen in der vorhandenen Literatur erwiesen sich vielfach als unrichtig, und die Figuren, welche grösztenteils Lantzius—Beninga entnommen sind und in Engler und Prantl und mehreren Lehrbüchern vorkommen, enthalten viele Fehler. Die Hypothesen, welche von Lantzius—Beninga und Goebel in Bezug auf die Peristomentwicklung aufgestellt worden sind, waren nicht hinreichend begründet. Sie erwiesen sich alle als unrichtig.

Auf einige Fragen habe ich noch keine endgültige Antwort geben können. Doch sind durch diese Arbeit die Einzelheiten der Peristomentwicklung bei *Polytrichum* genau festgelegt, und sind mehrere falsche Angaben beseitigt worden. Auszer den Hauptresultaten, die im vorigen Paragraphen aufgezählt worden sind, habe ich auch einige Nebenfragen teilweise zu beantworten versucht. So nenne ich noch die Übereinstimmung der Gewebeteile in der Seta mit den Zellschichten in den übrigen Kapselteilen, das Längenwachstum der Seta mittels eines interkalaren Meristems, die erste Teilung im Amphithecium des jungen Sporophyten und die mögliche Funktion der papillenartigen Verdickungen an den verschiedenen Zellwänden.

Inzwischen hat sich herausgestellt, dass trotz der für ihre Zeit so trefflichen Untersuchungen Lantzius—Beningas über das Peristom der Bryales, es für eine vollständige Vergleichung dieser Peristombildungen untereinander bestimmt notwendig ist, dass auch von diesen Peristomen die Entwicklung mehr in Einzelheiten untersucht wird.

*Botanisches Institut der  
Reichsuniversität zu Groningen.*

## Literaturverzeichnis.

---

1. Brotherus, V. F. Die Laubmoose Fennoskandias. Helsingfors, 1927.
2. Campbell, D. H. The structure and the development of Mosses and Ferns. 3th Ed. New York and London, 1918.
3. Chamberlain, J. C. Methods in plant histology. 2Ed. Chicago, 1905.
4. Derschau, M. von. Die Entwicklung der Peristomzähne des Laubmoosporogoniums. Bot. Centralbl. LXXXII : 161, 1900.
5. Dodel—Port. Erläuternder Text zum Anatomisch-physiologischen Atlas der Botanik. Pl. XVIII. Esslingen a. N., 1878—1883.
6. Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. IIte Aufl., Leipzig.  
Bd. 10 : Allgemeiner Teil—Ruhland, 1924.  
Bd. 11 : Polytrichaceen—Brotherus, 1925.
7. Evans, A. W. and Hooker H. D. Jr. Development of the peristome in *Ceratodon purpureus*. Bull. Torrey Bot. Club XI : 97—109, 1913.
8. Fleischer, M. Flora von Buitenzorg IV. Die Musci Bd. I—V. Leiden, 1900—1923.
9. ———. Natürliches System der Laubmoose. Hedwigia 61 : 390, 1920.
10. Goebel, K. Archegoniatenstudien X. Beiträge australischer Bryophyten. Flora Bd. 96 : 1—202, 1906.
11. ———. Organographie der Pflanzen. IIte Aufl. Jena, 1915.
12. Græbe, C. Studien zur Biologie und Geographie der Laubmoose. I. Hedwigia Bd. 54, 1917.

13. Husnot, P. T. *Muscologia gallica*. Cahan, 1884—1894.
14. Hy, F. Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées. *Ann. Sc. nat. Bot. Sér. VI t. 18*, 1884.
15. Kienitz—Gerloff, F. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel. *Bot. Zeitung XXXVI: 33*, 1878.
16. Lantzius—Beninga, S. Beiträge zur Kenntnis des innern Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristomes. *Nova Acta Acad. Leop. XXII: 559*, 1847.
17. Leitgeb, H. Das Sporogonium von *Archidium*. *Sitzber. kais. Akad. Wien LXXX: 447*, 1879.
18. Limpricht, K. G. Die Laubmoose I—III. Dr. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. IV. Leipzig, 1885—1903.
19. Lorch, W. Die Polytrichaceen. Eine biologische Monographie. *Abh. kön. Bayr. Akad. der Wiss. Kl. II. XXIII*, 1908.
20. ———. Die Laubmoose in Kryptogamenflora für Anfänger von Lindau, Bd. V. Berlin, 1913.
21. Lotsy, J. P. Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. Bd. II. Jena, 1909.
22. Luerksen, Chr. *Grundzüge der Botanik*. 4te Aufl. Leipzig, 1885.
23. Meyer, K. Histoire du développement du sporogone de *Catharina undulata*. *Zeitschr. Russ. Bot. Ges. 7: 101—110*, 1922(1924).  
Ref. in *Bot. Centralblatt 5: 296*, 1925.
24. Mohl, H. von. Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse. *Flora Bd. 10: 33*, 1833.
25. Mönkemeyer, W. Die Laubmoose Europas. Ergänzungsband von Dr. Rabenhorst's Kryptogamenflora Bd. IV. Leipzig, 1927.

26. Philibert, H. Études sur le péristome VIII. Rev. bryol. 15 : 91, 1888.
27. Sachs, J. von. Lehrbuch der Botanik. 4te Aufl. Leipzig, 1874.
28. Stepputat, W. und Ziegenspeck, H. Morphologische Untersuchungen über die Phylogenie der Laubmoose. Bot. Archiv Bd. 24 : 1—128, 1929.
29. Vaizey, J. R. On the anatomy and the development of the sporophore of the Musci. Part I: Polytrichaceen. Journ. Linn. Soc. Bot. XXIV : 262, 1888.
30. Vouk, F. Das Sporogonium von Orthotrichum. Sitzber. kais. Akad. Wien LXXIII : 385, 1876.
31. Waldner, M. Die Entwicklung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum. Leipzig, 1887.
32. Warnstorf, K. Sphagnologia universalis. Leipzig, 1911.

## Inhaltsübersicht.

	Pag.		Pag.
I. Kapitel. Einleitung .....	289	VI. Kapitel. Ort und Zeit der Entwicklung des Peristoms ...	342
§ 1. Der Anlaß zu dieser Untersuchung .....	289	§ 13. Anatomische Differen- zierung der Polytrichum- kapsel vor der Peristom- anlage .....	342
§ 2. Die Fragestellung .....	292	§ 14. Anatomische Differenzie- rung der Polytrichum- kapsel zur Zeit der Peri- stomanlage .....	355
II. Kapitel. Historische Angaben	293	§ 15. Beschreibung der fertigen Peristombildungszone ...	358
§ 3. Die ältesten Untersuchun- gen über das Polytrichum- peristom (etwa bis 1880)	293	§ 16. Der Stand und die Ent- wicklung des Epiphrag- mas .....	365
§ 4. Die Entwicklung des jungen Sporogoniums der Laubmoose im allgemei- nen und von <i>Polytrichum</i> im besondern (1876— 1887) .....	297	VII. Kapitel. Der Gang der Entwicklung des Peristoms...	368
§ 5. Die neuesten Angaben über das Polytrichum- peristom (etwa nach 1880)	299	§ 17. Die Bildung der U-Form	368
§ 6. Vorläufige Beantwortung der in § 2 gestellten Fra- gen unter Berücksichti- gung der Literatur .....	305	§ 18. Die Streckung der U- Zellen .....	379
III. Kapitel. Material und Methode .....	307	VIII. Kapitel. Der Vergleich mit andern Moosen .....	382
§ 7. Das Material .....	307	§ 19. Besprechung der Über- einstimmung der Peri- stombildungszone bei <i>Polytrichum</i> mit bestimm- ten Kapselteilen der übrigen Bryales .....	382
§ 8. Methodisches .....	309	§ 20. Die Verwandtschaft zwi- schen den Peristombil- dungen bei <i>Polytrichum</i> und <i>Dawsonia</i> .....	384
IV. Kapitel. Der Bau der reifen Kapsel .....	312	IX. Kapitel. Die Resultate dieser Untersuchung .....	387
§ 9. Die Lage der Peristom- zähne in Bezug auf die übrigen Kapselteile .....	312	§ 21. Die Beantwortung der in § 2 gestellten Fragen...	387
§ 10. Der Bau der Peristom- zähne .....	325	§ 22. Schlussbetrachtung .....	391
§ 11. Die Zahl der Peristom- zähne .....	333	Literaturverzeichnis .....	392
V. Kapitel. Das Wachstum der ganzen Kapsel .....	336		
§ 12. Entwicklungsstadien der Polytrichumkapsel .....	336		