

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XI**, 9.

ZUR PERIODIZITÄT IM LAUBWECHSEL DER MOOSE

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN.
LEVIN & MUNKSGAARD
EJNAR MUNKSGAARD

1935

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes
Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-
gade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **XI**, 9.

ZUR PERIODIZITÄT IM LAUBWECHSEL DER MOOSE

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
EJNAR MUNKSGAARD

1935

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

VORWORT

Die hiermit vorliegende Arbeit bezweckt, die Periodizität in der Entwicklung der Triebe bei den Moosen und die Bedingtheit derselben durch Klima und andere äussere Faktoren zu beleuchten.

Die Hauptmenge des für diese Zwecke benutzten Materials wurde von mir selbst in den Jahren 1916—1934 in verschiedenen Klimaten eingesammelt und in lebendem Zustande untersucht, und zwar teils in nördlichen Gegenden mit ausgesprochen periodischem Klima (auf Grönland, Island, den Färöern und in Dänemark), teils in tropischen Gebirgsgegenden, wo die klimatischen Verhältnisse so unperiodisch wie irgendwie möglich sind. Meine eigenen Sammlungen wurden durch die des Botanischen Museums der Kopenhagener Universität ergänzt. Besonders grossen Nutzen habe ich jedoch aus einer grossen und schönen Sammlung von Moosen aus Ostindien (Sumatra, Java) ziehen können, die Herr Schriftleiter Dr. FR. VERDOORN mit bereitwilligster Liebenswürdigkeit mir zur Ausbeutung übersandte. Der »Carlsberg-Fond« schuf durch eine überaus wertvolle Unterstützung die ökonomische Basis für die Durchführung meiner Studien. Die Übersetzung besorgte auch diesmal Herr Adjunkt A. ROSSEN mit üblicher Tüchtigkeit. Die Herren Professor, Dr. L. KOLDERUP ROSENVINGE, Professor, Dr. P. BOYSEN JENSEN und mag. sc. J. IVERSEN

haben meine Arbeit durch kritische Winke und Hilfsleistungen gefördert. Herr Professor, Dr. OVE PAULSEN hat mir vorzügliche Arbeitsverhältnisse gewährt.

Ich bitte die obengenannten Personen und Institutionen, auf diesem Wege die Versicherung meiner grössten Dankbarkeit entgegenzunehmen.

1. Einleitung. Probleme.

Die Belaubung im Frühling und das wehmütige Absterben der Blätter im Herbst hat man seit alters gekannt und besungen. Dies bezieht sich jedoch nur auf Laubhölzer und einige wenige der andern höheren Blütenpflanzen; wenn es sich dagegen darum handelt, wie die Kryptogamen auf den Wechsel der Jahreszeiten reagieren, so befinden wir uns schon auf viel weniger bekanntem Gebiet.

Über das Verhalten der Moose zur klimatischen Periodizität gibt es eine schöne, die Entwicklung des Sporangiums betreffende Arbeit von ARNELL. Ob aber die vegetativen Organe bei den Moosen sich unperiodisch entwickeln oder möglicherweise periodisch treibende Jahresprossen besitzen, darüber habe ich in der Literatur keine Aufschlüsse finden können. Man ist ja an den Anblick der das ganze Jahr hindurch grünen Moose gewöhnt und mag dadurch wohl zu der Ansicht neigen, dass sie kontinuierlich durch alle Jahreszeiten wachsen. Dass diese naheliegende Auffassung indessen falsch ist, werden wir im folgenden zu begründen suchen: das Wachstum der Moose ist ebenso periodisch wie das unserer Waldbäume.

Dass die Moosrasen nicht zu allen Jahreszeiten die gleiche Farbe besitzen, ist in manchen Fällen nicht schwer festzustellen. Zur Schönheit des Frühlings gehören auch die glänzenden, frischgrünen Polster von *Plagiothecium silvaticum*, die zwischen den Anemonen des Waldbodens hervor-

schimmern. Etwas Ähnliches trifft auch für *Mnium hornum* zu, deren Frühlingstriebe einen scharfen Kontrast zu der welkbraunen Farbe der durchwinterten, älteren Sprosse bilden. Noch augenfälliger ist der Farbenunterschied zwischen Neuem und Altem bei den rotblättrigen *Bryum*-Arten z. B., von welchen *B. alpinum* zur Frühlingszeit eine schillernde Farbenpracht aufweist, die hinter derjenigen der farbigsten Tropenblüten nicht zurückbleibt.

Und betrachten wir die allgemein bekannte *Hylocomium proliferum*, so verraten nicht nur die Farben, sondern auch die regelmässige Verzweigung deutlich, dass die Pflanze wie die Stengel vieler Phanerogamen aus sympodial verketteten Jahrestrieben aufgebaut ist.

Die Jahrestriebe sind auch unschwer nachzuweisen, wenn man z. B. die Unterschiede in Gestalt, Grösse oder Stellung der Blätter, und die Stellung der Früchte und der Rhizoiden ins Auge fasst. Auch zahlreiche sonstige Merkmale lassen sich bei dem Nachweis der Jahrestriebe verwerten; doch lassen sich alle diese Dinge am besten mittels Beispiele veranschaulichen, wie es im folgenden eingehender geschehen wird.

Gegenstand meiner Untersuchungen waren vor allem solche Arten, die überall in der Welt verbreitet sind und so allgemein auftreten, dass sie ohne Schwierigkeiten in lebendem Zustande und zu allen Jahreszeiten zu beobachten sind. Ich werde in den folgenden Beschreibungen ferner darüber Aufschlüsse geben, ob die Pflanzen auf trockenem oder feuchtem Boden wachsen, in welchem Klima sie auftreten, und über sonstige biologische Umstände, die zur Beleuchtung des Verhältnisses der betreffenden Art zu den jeweiligen Aussenbedingungen dienen mögen. Das auf diese Weise herbeigezogene Material an Auf-

schlüssen wird dann schliesslich zur Erhellung des Hauptproblems der vorliegenden Arbeit verwertet:

Ist die Periodizität des Laubwechsels autogen oder durch äussere Faktoren induziert?

2. Nachweis und Biologie des Jahrestriebes.

Philonotis fontana (L).

Fig. 1—10.

Dieser grosse und schöne Hygrophyt ist von der Arktis bis Nordafrika allgemein verbreitet. Auf den Färöern hatte ich täglich ausgiebige Gelegenheit, der Entwicklung seiner Jahrestriebe zu folgen, indem es überall an den Ufern der Bäche und an anderen feuchten Orten grosse, dichte Bestände dieser Pflanze gab. Die jungen Schübe sind leicht wahrzunehmen, da sie eine lebhaftere, hellgelbe Farbe besitzen, die sich kräftig von den älteren, braunen und matten Teilen der Pflanze abhebt.

Die Entwicklung des Sprosses wird durch die Fig. 1—6 vor Augen geführt. Fig. 1 zeigt uns das Aussehen der Sprossspitzen der Pflanze (Winterknospen) während des ganzen Herbstes und der ersten Hälfte des Winters: die Stengelspitze und die jüngsten Blattanlagen sind während der kalten Jahreszeit von grossen langspitzigen Laubblättern verhüllt, die kaum weder der Form noch der Farbe nach so stark von den gewöhnlichen Laubblättern abweichen, dass sie als Knospenschuppen bezeichnet werden könnten.

Das Treiben beginnt schon in der letzten Hälfte des Winters, sonderbarerweise also in der rauhesten Periode des arktischen Klimas, die man als die für die jungen, zarten Triebe ungünstigste aufzufassen geneigt sein möchte. Trotz Sturm, Finsternis und Kälte fängt die Stengel-

spitze indessen an zu wachsen und bildet neue Blätter, und wie die Schneeglöckchen (*Galanthus*) südlicherer Breiten stehen oft nun die treibenden Moospflanzen unter der Schneedecke.

Die ersten Blätter des Frühlingstrieb sind relativ kurz und breit (Fig. 8) und heben sich sowohl was Form als

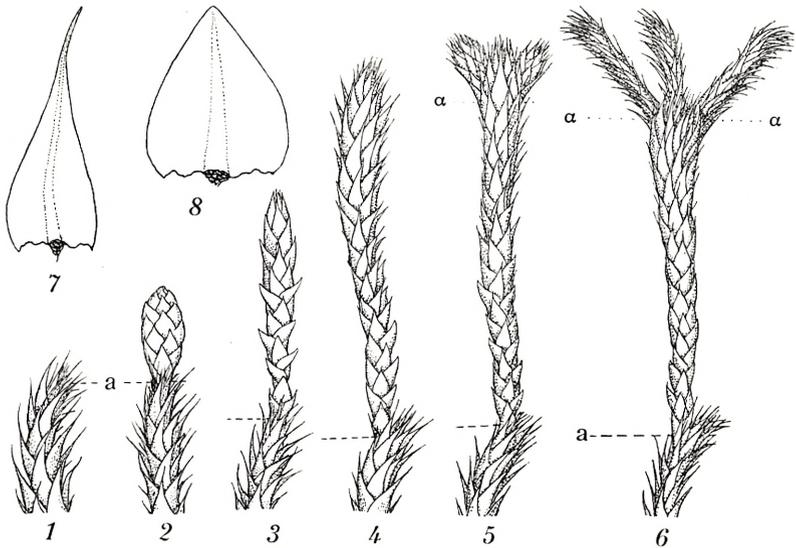


Fig. 1—8. *Philonotis fontana* (Färöer). Entwicklung des Jahrestriebs. Grenze zwischen den Jahrestrieben, kräftig getüpfelte Linie (a). Die fein getüpfelte Linie (α) bezeichnet die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Fig. 1. Winterknospe von der Spitze des Sommertriebs (12. November). Fig. 2. Lauberneuerung (17. Februar). Fig. 3. Junger Frühlingstrieb im April. Fig. 4. Der ausgewachsene Frühlingstrieb (30. Mai). Fig. 5. Der Sommertrieb beginnt sein Wachstum (10. Juni). Fig. 6. Der vollentwickelte Sommertrieb (25. August). Fig. 7. Blatt eines Sommertriebs. Fig. 8. Blatt eines Frühlingstrieb. Fig. 1—6, $\times 4$. Fig. 7—8, $\times 25$. Vgl. im übrigen den Text.

Farbe betrifft sehr augenfällig von den unmittelbar darunter stehenden bräunlichen Blättern (Fig. 7) an den älteren Teilen der Pflanze ab.

Der junge knospenförmige Frühlingstrieb (Fig. 2) setzt

in der Zeit vom Februar bis zum Mai sein Wachstum fort (Fig. 3—4) und gewinnt im allgemeinen eine Länge von mehreren (4—5) Zentimetern. Zugleich ändert die Blattspitze ihre Gestalt und wird lang und schmal (Fig. 4). Der Trieb stellt dann sein Wachstum ein, und an der Spitze einiger Sprosse werden nun die Geschlechtsorgane angelegt, die von Perichaetial-Blättern umgeben werden (Fig. 4 u. 9).

Obwohl nun (April—Mai) die günstigste Jahreszeit eintritt, stockt merkwürdigerweise das Wachstum für die Zeit etwa eines Monats. Diese eigentümliche Ruheperiode werden wir im folgenden als Sommerruhe¹ bezeichnen.

Die Periodizität wird dadurch noch verwickelter und unverständlicher, dass schon im Juni eine neue Periode des Treibens anfängt (Fig. 5), worauf die Pflanze ungefähr drei Monate hindurch (Juni—August) ihr Wachstum fortsetzt und mit einer Winterknospe, wie sie etwa auf Fig. 1 dargestellt ist, abschliesst. Damit ist das Wachstum eines Jahres beendet, und es beginnt die Winterruhe, die bei *Philonotis* ungefähr vom August bis zum Januar dauert.

Den in der letzten der beiden Wachstumsperioden des Jahres entwickelten Teil des Jahrestriebs wollen wir im Gegensatz zum Frühlingstrieb der ersten Wachstumsperiode als Sommertrieb bezeichnen. Fig. 6 zeigt uns, dass die Sommertriebe leicht erkennbar sind; bei *Philonotis* gibt es mehrere, schirmförmig gestellte Sommertriebe, die an der Basis des Perichaetiums entspringen. Bei den sterilen Trieben (Fig. 10) kann die Verzweigung des Jahressprosses sowohl

¹ Wenn nicht ausdrücklich etwas anderes betont wird, bedeutet das Wort »Ruhe« in dieser Arbeit nur, dass das Längenwachstum der Triebe in Ruhe ist, welches nicht ausschliesst, dass z. B. die Kohlensäureassimilation und andere physiologische Prozesse in lebhafter Tätigkeit sein können.

monopodial als sympodial sein. Der Sommertrieb ist immer steril und ist daran zu erkennen, dass er meistens kürzer ist und eine andere Richtung hat als der Frühlingstrieb; auch haben seine Blätter eine andere Gestalt und Grösse.

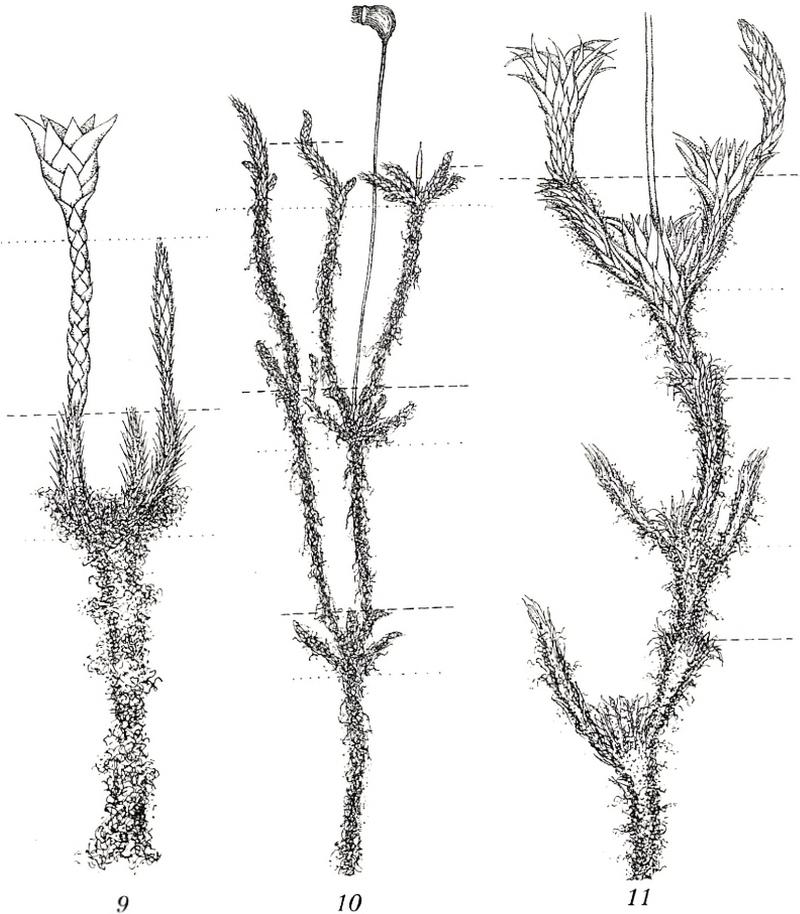


Fig. 9. *Philonotis fontana*. (Färöer); männliche Pflanze, deren einer Frühlingstrieb mit einem Androeceum endigt (30. Mai); $\times 4$. Fig. 10. *Philonotis fontana* (Färöer); weibliche Pflanze zur Zeit der Lauberneuerung (21. März), $\times 2$. Fig. 11. *Aulacomnium palustre* (Färöer) mit fertigem Frühlingstrieb (30. Mai), $\times 3$. Die Grenzen zwischen den Jahrestrieben sind kräftig getüpfelt. Fein getüpfelt sind die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben. Vgl. im übrigen den Text.

Die männliche Pflanze (Fig. 9) weist eine ähnliche Periodizität auf wie die weibliche, und auch hier wird unterhalb des Androeceums ein Kreis von Sommertrieben angelegt, die den Frühlingstrieb abschliessen.

Obwohl die älteren Teile der Pflanzen von Rhizoiden überwachsen werden, lassen sich dennoch die Triebgenerationen tief in den Moosrasen hinein nachweisen (Fig. 10).

Das Archegonium wird im Mai befruchtet, und das Sporogonium beansprucht für seine Entwicklung bis zur Reife etwa ein Jahr.

Fig. 11 zeigt, dass *Aulacomnium palustre* SCHWAEGR. eine ähnliche Periodizität wie *Philonotis* besitzt, es werden aber nur 1—2 Sommertriebe unter jedem Gynoeceum entwickelt. Das Treiben beginnt in Dänemark gegen Ende des Winters (Februar).

Ceratodon purpureus BRID.

Fig. 12—15.

Diese Art ist massenhaft fast in allen Gegenden der Erde von der Arktis bis zum Äquator verbreitet und findet sich auf fast jedem Substrat. Sie gedeiht nicht an feuchten Orten und muss wohl als Xerophyt-Mesophyt bezeichnet werden, indem sie als solcher ihre reichste Entwicklung erlangt.

Ceratodon ist als Objekt für Laubwechselstudien besonders gut geeignet, weil sie eine der gewöhnlichsten Moosarten der Welt ist; ich habe sie deshalb täglich und in mehreren verschiedenen Klimaten beobachten können, und auch liess sich Herbarmaterial aus fernerer Gegenden leicht beschaffen.

Fig. 12 zeigt uns eine Pflanze im Winterstadium. An dem oberen Teile der Pflanze sieht man Sprossspitzen, die den Winterknospen unserer Laubbäume nicht ähnlich sind, indem sie von grünen Laubblättern üblicher Gestalt zu-

gehüllt sind. So waren auch bei allen sonstigen Moosen, die ich habe untersuchen können, die Winterknospen gebaut und geschützt.

Sowohl in Dänemark als auf den Färöern beginnt das Treiben schon im Winter (Januar—Februar), auch bei Pflanzen, die an Orten wachsen, die am kräftigsten der Beeinflussung durch die rauhe Jahreszeit ausgesetzt sind.

Die Winterknospe öffnet sich ungefähr gleichzeitig an allen Trieben desselben Rasens; und auch Pflanzen verschiedener Substrate und verschiedener Örtlichkeiten weichen nur unerheblich von einander ab.

Der treibende Frühlingschub fällt nicht sehr in die Augen; am deutlichsten sticht er durch eine hellere Farbe ab. An den Figuren 13 u. 15 ist zu erkennen, dass der Frühlingstrieb unten kleinere, schuppenförmige Blätter und verhältnismässig lange Internodien aufweisen kann. In niedrigen und offenen Rasen dagegen ist der Frühlingstrieb nur ganz kurz, und seinen Abschluss bildet eine Rosette grosser Blätter (Fig. 14). Schon im April hat der Frühlingstrieb seine Entwicklung beendet; werden Geschlechtsorgane gebildet, so decken diese die Spitze des Stengels.

Wenn das Längenwachstum des Frühlingstriebs im April seinen Abschluss gefunden hat, sind die Geschlechtszellen reif, und die Archegonien werden befruchtet. Anfänglich wächst das Sporogonium jedoch nur langsam und erreicht erst im folgenden Winter eine solche Länge, dass es über das Perichaetium hinausragt (Fig. 12). Im folgenden Frühling wird das Wachstum der Frucht beschleunigt (Fig. 13, 14); und etwa ein Jahr nach der Befruchtung der Eizelle sind die Sporen reif; gleichzeitig sind die Archegonien der kürzlich hervorgedrungenen Frühlingstriebe vollentwickelt und werden befruchtet.

Sonderbarerweise stellen nun sowohl die vegetativen als auch die fertilen Frühlingstriebe ihr Längenwachstum ein, obwohl die Jahreszeit einem fortgesetzten Wachstum äusserst günstig scheinen sollte. Diese interessante Sommer-

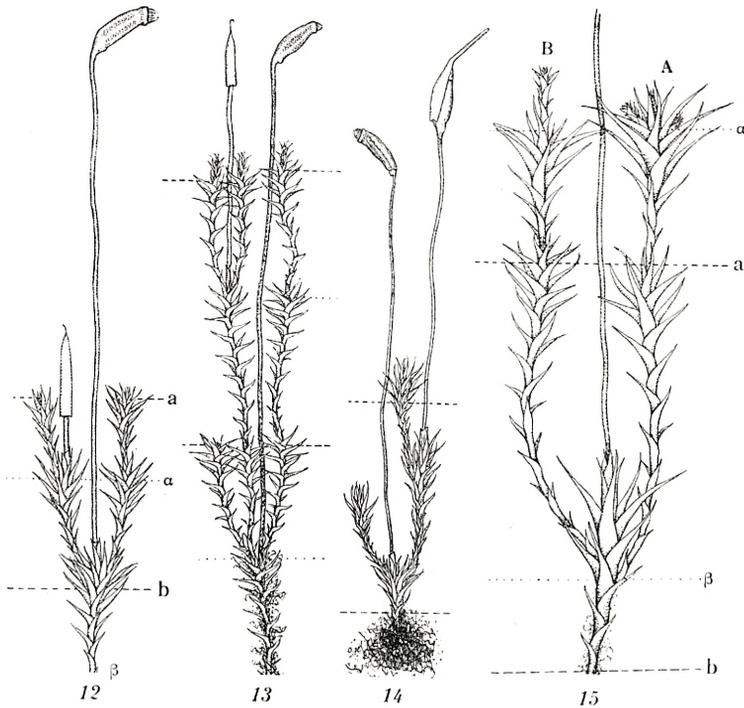


Fig. 12—15. *Ceratodon purpureus*. Fig. 12. Winterstadium (1. Januar, Färöer), $\times 5$. Fig. 13. Lauberneuerung (Dänemark, 17. Februar), $\times 5$. Fig. 14. Der fertig entwickelte Frühlingstrieb (Färöer, 1. Mai), $\times 5$. Fig. 15. Das Sommertreiben hat angefangen (Dänemark, 25. Juli), $\times 12$. Kräftige Tüpfelung (a u. b) bezeichnet die Jahrestriebgrenzen, feinere Tüpfelung (α u. β) die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Der Trieb A schliesst mit einem Gynoeceum ab; B ist ein vegetativer Spross. Vgl. im übrigen den Text.

ruhe dauert ein Vierteljahr und wird nicht unterbrochen, wenn die günstigsten Klimaperioden mit Feuchtigkeit und hohen (oder niedrigen) Temperaturen eintreten.

Die Moosrasen büßen allmählich ihre frischgrüne Farbe ein und sehen bald aus, als wären sie abgestorben.

Der staunende Beobachter braucht indessen seine Spannung nicht bis zum nächsten Frühling zu zügeln, denn die jährliche Vegetationsperiode ist nicht bereits im April beendet. Das *Ceratodon*-Polster hebt nämlich im selben Jahre wieder zu wachsen an, und zwar beginnt diese zweite Wachstumsperiode des Jahres schon mitten im Sommer (im Juli), wo die klimatischen Verhältnisse ja ganz andere sind als zu Beginn der Entwicklung des Frühlingstriebes.

Die zweite Vegetationsperiode des Jahres dauert auch etwa $\frac{1}{4}$ Jahr; und der entwickelte Sommertrieb (a— α auf Fig. 12) gleicht einigermaßen dem Frühlingtrieb, er ist jedoch häufig etwas länger und fast immer vegetativ. Die volle Entwicklung des Sommertriebs beansprucht 2—3 Monate, und das Längenwachstum setzt dann für das laufende Jahr aus (und zwar im September), obwohl die klimatischen Bedingungen zu Beginn des Herbstes immer noch vorteilhaft scheinen und die Rasen von Feuchtigkeit strotzen.

Wenn der Sommertrieb fertiggebildet ist, ist damit der Jahrestrieb voll entwickelt, und die Ruheperiode der kalten Jahreszeit (die Winterruhe) beginnt nun und dauert bis zum Januar an, wo der folgende Jahresschub sein Wachstum anfängt.

Diese höchst interessante, bicyklische Periodizität in der Triebentwicklung hat sich morphologisch so ausgedrückt, dass es — wenn auch oft schwierig — möglich wird, das Alter der verschiedenen Pflanzenteile zu bestimmen. Dies wird durch die Fig. 12—15 des näheren veranschaulicht; hier sind die Grenzen zwischen den verschiedenen Jahrestrieben

durch eine grobe Punktierung gekennzeichnet, während eine feinere Punktierung die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben angibt.

Man beginnt eine Orientierung in einem Moospolster am besten mit einer Untersuchung der fertilen Triebe. Denn eine Frucht (= Sporogonium) steht fast immer an der Spitze eines Frühlingstriebs, unmittelbar darüber sitzt der im Laufe desselben Jahres entwickelte Sommertrieb, zusammen machen diese beiden Abschnitte einen Jahrestrieb, den jährlichen Zuwachs der Pflanze, aus.

Fig. 15 zeigt uns die Spitze einer Pflanze während der Sommerbelaubung. Das Stück $b-a$ ist der Jahresspross des vorigen Jahres; der Frühlingstrieb desselben ($b-\beta$) trägt an seiner Spitze eine Frucht. Unterhalb der Spitze des Frühlingstriebs sitzen zwei laterale Sommertriebe ($\beta-a$), die monopodial im Frühlingstrieb ($a-a$) des laufenden Jahres fortgesetzt werden. Von den zwei gezeichneten Frühlingstrieben ($a-a$) ist einer (B) vegetativ und wird monopodial in einem eben jetzt hervorsprossenden kurzen Sommertrieb fortgesetzt. A trägt dagegen an seiner Spitze ein Gynoeceum, und deshalb kann die Scheitelzelle nicht das Längenwachstum des Schubs monopodial fortsetzen; die verjüngenden Sommertriebe stehen lateral im Perichaetium (bei a).

Wir haben nun — sowohl bei einem Hygrophyten (*Phlo-notis*) als bei einem Xerophyten (*Ceratodon*) — die Sprossentwicklung gründlich untersucht, und das Ergebnis wurde denn dies, dass diese beiden ökologisch so verschiedenen Moose sich bezüglich der Periodizität in der Schubentwicklung gleich verhalten und zwar in so interessanter Weise, dass wir im folgenden noch eine Reihe weiterer, unter sich höchst verschiedener Moose untersuchen werden, um festzustellen, ob die vorgefundenen Verhältnisse möglicherweise

allgemeine Gültigkeit beanspruchen dürfen. Wir wenden uns einem anderen Hygrophyten zu, und zwar dem

Mniobryum albicans (WAHLB.) var. **glaciale** (SCHLEICH.)

Fig. 16.

Auf den Färöern bildet diese stattliche und schöne Art mit *Philonotis* zusammen oft charakteristische Vegetationen an Quellen und an den Ufern der Flösschen direkt im Wasser, das, wenn seine Tiefe 10—20 cm nicht überschreitet, gänzlich mit einer Schicht von diesen beiden ökologisch und habituell einander ähnelnden Arten überzogen sein kann.

In der Regel ist die Pflanze rein vegetativ und besitzt kräftige Jahrestriebe von 1—5 cm Länge. Während alle älteren Sprossgenerationen matt schmutziggelblich sind, ist den jüngsten Trieben eine lebhaft strohgelbe oder blaugrüne Farbe eigen, die sie sehr augenfällig und deshalb zu Untersuchungen des Laubwechsels sehr geeignet macht. Nur selten trägt die Pflanze Geschlechtsorgane und dann meistens Gynoceen, deren Perichaetien indessen nicht besonders auffallen. Die noch selteneren männlichen Pflanzen sind dagegen unschwer an den grossen scheibenförmigen, glänzend rotbraunen Androecien erkennbar; am charakteristischsten für die geschlechtigen Pflanzen ist jedoch die schirmförmige, an *Philonotis* erinnernde Verzweigung.

Auf den Färöern beginnen die Sommertriebe schon im Juni hervorzubrechen; sie stechen durch ihre helle Farbe ab und stehen unmittelbar unterhalb der Geschlechtsorgane. An den sterilen Trieben (B auf Fig. 16) sind die Grenzen (α) zwischen Frühlings- und Sommertrieben schwer nachzuweisen, da die Verzweigung hier monopodial ist. Die Farbe ist hier aber ebenso abstechend wie an den Geschlechts-

trieben, und ferner sind die Sommertriebe daran erkennbar, dass sie meistens ein bisschen zur Seite gebogen sind und eine von den Frühlingstrieben ($a-a$ auf Fig. 16) abweichende Gestalt und Länge besitzen. Aber nur selten gibt es an der Basis des Sommertriebs gestreckte Internodien oder kleinere Blätter, die morphologisch die Sommerruhe zum Ausdruck bringen.

Der Frühlingstrieb ($a-a$) dagegen ist unten (bei a) scharf vom Sommertrieb des vorigen Jahres abgegrenzt, u. a. dadurch, dass diese beiden Triebgenerationen häufig sympodial verkettet sind, indem der Vegetationspunkt des Sommertriebs oft im Laufe des Sommers zu Grunde gegangen ist. Des weiteren sind die ersten Blätter des Frühlingstriebes relativ klein, und dieselben — samt ihren Internodien — können mit einem dichten, rotbraunen Filz von Rhizoiden belegt sein.

Der Stengel des Sommertriebs bricht leicht ab, namentlich wenn die Pflanzen an den Ufern der Flösschen dem Druck von schmelzendem Schnee, treibenden Eisstücken oder wechselnden Strudeln ausgesetzt werden, die von den zahlreichen klimatischen Schwankungen hervorgerufen werden. Besonders im Frühling sieht man deshalb die Flösschen Mengen von abgebrochenen Triebspitzen, die hier die wichtigsten Fortpflanzungsorgane dieser wenig fruchtbaren Art sind, fortschwemmen und ans Land spülen. Aus den Färöern kennt man so nur die einzige, in Fig. 16 gezeichnete Frucht, obwohl die Art eine der gewöhnlichsten Moose an den Flussufern ist.

Die abgebrochenen Triebspitzen sind dadurch für die eben erwähnte Verbreitung auf dem Wasserwege geeignet, dass sie sehr wasserdicht sind, da die Blätter mit einer blaugrünen, die Durchfeuchtung der Oberfläche verhindernden

Substanz überzogen sind. Daher lassen sich die losgerissenen Sommertriebe leicht an der Oberfläche des Wassers fortführen, bis sie ans Land treiben oder nahe dem Ufer sich festsetzen, wo sie neue Moosrasen gründen können.

Wenn am Ende des Sommers die Sommertriebe ganz ausgewachsen sind, setzt die Winterruhe ein, die wohl bis Ende des Winters andauert.

Laut ARNELL öffnen sich in Schweden die Archegonien im Juni; etwa gleichzeitig öffnen sich auch die Früchte (= Sporogonien), deren Entwicklung ein Jahr beansprucht.

Herbarienmaterial zeigt, dass auch in anderen Gegenden der Welt: Montana, Turkestan, den Mittelmeerländern usw. Individuen derselben Art eine in den Hauptzügen ähnliche Entwicklung durchmachen.

Mniobryum carneum (L.).

Fig. 17.

Eine weit verbreitete, in Dänemark namentlich auf feuchtem Lehm Boden auftretende Art, deren Treiben hier gegen Ende des Winters oder zu Beginn des Frühlings (Februar—März) einsetzt; der Frühlingstrieb hebt sich dann durch eine helle, an die der vorigen Art erinnernde Farbe ab. Fig. 17 zeigt uns (durch eine grob getüpfelte Linie gekennzeichnet) eine deutliche Grenze zwischen den Jahrestrieben, indem der Frühlingstrieb an seiner Basis gestreckte Internodien und relativ kleine Blätter besitzt. Die älteren Teile der Pflanze sind häufig mehr oder weniger von dem Lehm, in welchem sie wächst, zugedeckt und von einer schmutzig braunen Farbe; die genannten Farbenunterschiede zeigen uns, dass auch diese Art eine ausgesprochen periodische Sprossentwicklung besitzt.

Anomobryum filiforme (Dicks.)

Fig. 18.

Diese schöne alpine Art wächst in dichten, silberglänzenden Rasen entlang der Flösschen auf den Färöern; sie ist

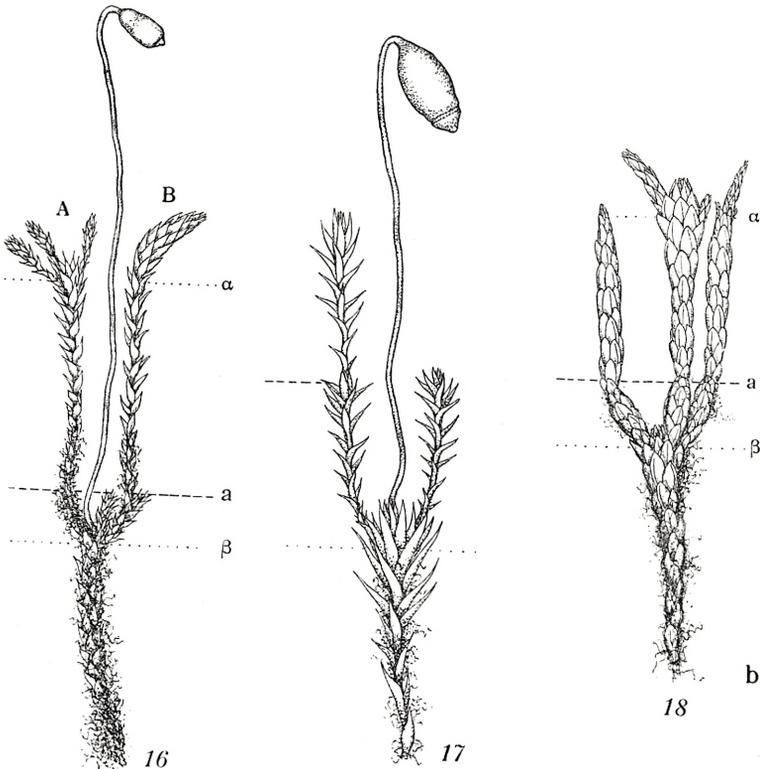


Fig. 16. *Mniobryum albicans* f. *glaciale*. Färöer, 24. Juni, $\times 3$. Anfangendes Sommertrieben. A, weiblicher Trieb. B, vegetativer Trieb.

Fig. 17. *Mniobryum carneum*. Dänemark, 10. April, $\times 8$. Voll entwickelter Frühlingstrieb.

Fig. 18. *Anomobryum filiforme*. Färöer, 5. September, $\times 8$. Weibliche Pflanze mit jungen Sommertrieben. Jahrestriebgrenzen durch kräftige Tüpfelung gekennzeichnet (a), die zwischen Frühlings- und Sommertrieben durch feinere (α u. β).

ebenfalls anderswo weit verbreitet, auch südlich vom Äquator.

Sowohl morphologisch als auch ökologisch erinnert sie

an die ebenbesprochene *Mniobryum albicans*. Auf den Färöern ist sie immer steril und pflanzt sich durch die Sommertriebe fort, deren Achse sehr spröde ist und unter dem Druck von Schnee und fließendem Wasser leicht bricht. Diese leichten, kleinen Triebe können von Wind und Wasser fortgeführt werden, da sie mit Luft gefüllt sind, die unter die gewölbten, gegen den Stengel und gegen einander gepressten Blätter eingesperrt ist.

Solche interessanten, luftangefüllten und daher silberglänzenden Triebe, die der Wind- und Wasserverbreitung angepasst sind, finden sich ferner bei *Plagiobryum* und *Bryum* sp. (*B. argenteum*), *Myurella* und mehreren anderen Moosen.

Die Rasen, die eine Höhe von mehreren Zentimetern erlangen können, sind in ihrem Wachstum entschieden periodisch, so dass ein senkrechter Schnitt deutliche Zuwachszonen blosslegt, die an die Jahresringe der Baumstämme gemahnen.

Die einzelnen Pflanzen (Fig. 18) zeigen einen ähnlichen Triebbau wie *Philonotis*: der Frühlingstrieb (b— β u. a— α) ist relativ lang und findet an weiblichen Trieben durch ein Gynoceum seinen Abschluss. Zu Beginn des Sommers wird ein Kreis von Sommertrieben (β — α) vom Perichaetium aus entwickelt; falls diese nicht abbrechen, können sie im folgenden Winter und Frühling das Wachstum der Pflanze monopodial fortsetzen.

Andreaea petrophila EHRH.

Fig. 19 u. 21.

Dieser arktische und subarktische Xerophyt deckt oft mit ganzen Schichten die nicht allzu trockenen Teile der Felsen zu, oder er wächst auch in kleineren und verein-

zelten Polstern von charakteristischer, tief dunkelbrauner, ins Schwarze spielender Farbe, die die Pflanze leicht kenntlich macht.

Die Verzweigung ist sowohl an fertilen als sterilen Trieben meistens sympodial. An stark wachsenden sterilen Trieben

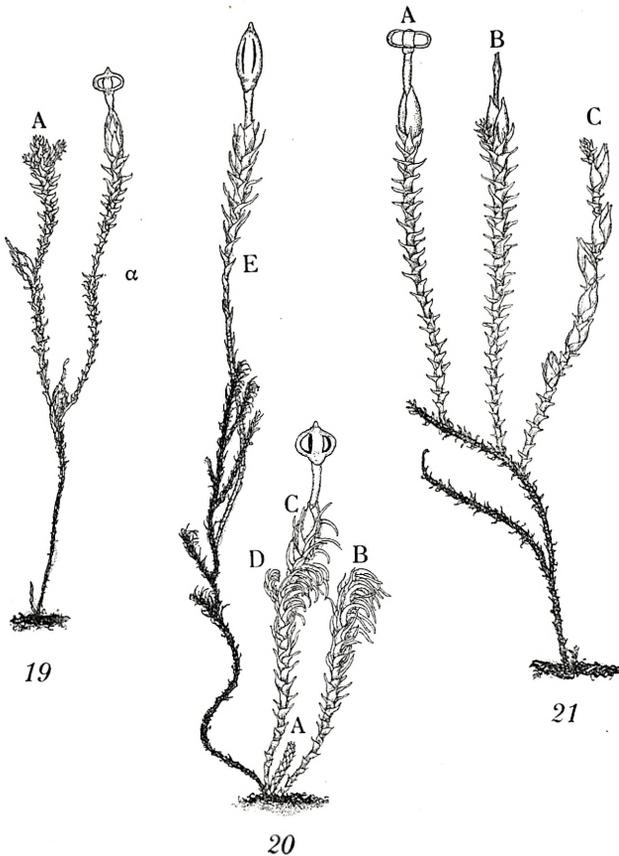


Fig. 19. *Andreaea petrophila*. Weibliche Pflanze. A, ein an der Spitze vegetativer Trieb. α , Grenze zwischen zwei Jahrestrieben. Färöer, 24. März; $\times 9$.

Fig. 20. *Andreaea Rothii*. A, B, C, D, E, Pflanzen verschiedenen Alters, Färöer, 1. Mai; $\times 10$.

Fig. 21. *Andreaea petrophila*. Pflanze mit weiblichen (A, B) und männlichen Trieben (C). Färöer. 15. Mai; $\times 10$. Vgl. den Text.

kann das Wachstum jedoch auch monopodial fortgesetzt werden, und in dem Falle ist es oft unmöglich, — sogar bei Material aus dem nördlichen Grönland —, die Grenzlinien zwischen den Jahrestrieben nachzuweisen. Nur in einzelnen Fällen war eine morphologisch deutliche Grenze zwischen zwei Jahrestrieben festzustellen (bei *a* in Fig. 19); es bestanden dann Unterschiede in Grösse und Richtung der Blätter und in der Länge der Internodien, wie Fig. 19 es veranschaulicht. Die jüngsten Frühlingstriebe sind nicht sehr deutlich wahrzunehmen. Am deutlichsten unterscheiden sie sich durch eine hellere, braune Farbe, die einigermassen von der fast schwarzen Farbe der älteren Teile absticht.

Die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben treten am leichtesten erkennbar bei den fertilen Pflanzen hervor (Fig. 19), da dieselben sympodial verkettet sind. Die Triebe (Fig. 19) haben eine Länge von 1—5 mm; an den Grenzen sind bedeutende Unterschiede in der Grösse der Blätter wahrnehmbar, denn wenn die Frühlingstriebe durch ein Gynoeceum mit grossen, breiten Blättern abgeschlossen werden, so befindet sich unmittelbar darüber die Basis des Sommertriebs mit nur kleinen, schuppenförmigen Blättern (Fig. 19).

Auch der männliche Trieb (Fig. 21 C) wird oft sympodial verjüngt, obwohl die Androeceen lateral stehen.

Schon im letzten Teile des Winters und zu Beginn des Frühlings beginnt auf den Färöern die Entwicklung der Frühlingstriebe; vor Ablauf des Sommers ist sie beendet, und die Triebe tragen reife Geschlechtsorgane.

Im Dezember ist die Kapsel ausgewachsen; gegen Ende des Winters streckt sich das Pseudopodium, so dass im März die Frucht aus dem Perichaetium heraustritt und sich öffnet.

Eine entsprechende periodische Triebentwicklung war auch bei Pflanzen anderer Klimate festzustellen, wovon getrocknetes Material zu meiner Verfügung stand.

Andreaea Rothii WEB. et MOHR.

Fig. 20.

Die gezeichneten Triebe wuchsen am Rande eines Polsters und zeigen, dass dasselbe sich durch Anlegung neuer Triebe (A) an der Basis der älteren seitwärts ausbreitet, und zwar dorthin, wo es Licht und neuen »Boden« gab.

Der Trieb A (Fig. 20) ist in diesem Jahre, B im vorigen Jahre entwickelt; letzterer hat ein Verstärkungsjahr durchgemacht und ist dadurch wahrscheinlich kräftig genug geworden, wie C eine Frucht hervorbringen zu können. Der Frühlingstrieb D verjüngt C, und schliesslich stellt E einen Trieb aus dem vorigen Jahre dar, der einen der älteren Triebe des Polsters verjüngt hat. Die jüngsten Triebe sind bräunlich, fallen aber übrigens nicht ins Auge.

Plagiobryum Zierii (DICKS.) LINDB.

Fig. 22—27.

Diese arktische, circumpolare Art habe ich auf den Färöern, Island und Grönland studiert, wo sie zwischen feuchten Felsen, besonders in der Nähe von Wasserfällen grosse, weiche Polster bildet. Ihre fadenförmigen Triebe sind silberglänzend, weil in und unter den Blättern sich eingesperrte Luft befindet, wie bei *Anomobryum*, an die sie denn auch sowohl habituell als ökologisch erinnert.

Dass die Sprossentwicklung ausgesprochen periodisch ist, kommt deutlich durch die Verschiedenheiten in Gestalt und Grösse der Blätter zum Ausdruck, wie sie aus den Fig. 22—27 erhellen.

Die sterilen Triebe werden oft zwischen den unteren Blättern des Perichaetiums angelegt. Sie sind fadenförmig und tragen unten Schuppenblätter, die schnell absterben und von Rhizoiden überwachsen werden. Die eigentlichen Laubblätter sind stark gewölbt und anliegend.

Der Frühlingstrieb ist etwa kätzchenförmig, 3—5 mm lang und $\frac{1}{2}$ mm dick. Seine Blätter (Fig. 26) sind eiförmig, zugespitzt, 1 mm lang, $\frac{1}{2}$ mm breit und flachrändig. Die Zellen dieser Blätter sind etwa 75μ lang und 18μ breit.

Der Frühlingstrieb kann durch ein Gynoeceum abgeschlossen werden und ist dann nur kurz. Die Blätter des Perichaetiums sind auffallend lang (Fig. 22 und 24), ihre Ränder umgebogen und die Zellen länger (etwa 125μ).

Wenn der Frühlingstrieb sein Längenwachstum einstellt, weil ein Gynoeceum gebildet worden ist, dann wird das Wachstum sympodial fortgesetzt, indem im Perichaetium 1—3 Sommertriebe (Fig. 22) angelegt werden. Ist der Frühlingstrieb dagegen vegetativ (Fig. 22 A), so wird das Wachstum monopodial fortgesetzt, und es bildet sich ein dünner Sommertrieb, dessen Achse leicht zerbricht, und der Trieb kann dann als vegetatives Fortpflanzungsorgan dienen. Wie in Fig. 25 dargestellt sind die Blätter des Sommertriebs verhältnismässig kurz ($\frac{1}{2}$ mm) und breit ($\frac{2}{5}$ mm); ihre Ränder sind flach, die Rippen sowie die Zellen der Lamina kurz (40μ).

An der Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieben stehen einige kurze und breite Blätter (Fig. 27), die Knospenschuppen ähnlich sind; sie haben flache Ränder, kurze Nerven und kurze Zellen (ca. 40μ).

Das Treiben nimmt zu Beginn des Frühlings oder schon im Winter seinen Anfang. Im März haben die Frühlingstriebe an Pflanzen aus Ostgrönland (70° n. Br.) eine ansehn-

liche Länge erreicht. Dieselbe Örtlichkeit wies schon im Mai ausgewachsene Frühlingstriebe auf. Wahrscheinlich ist die Pflanze imstande, mit dem Wachstum so frühzeitig einzusetzen, dass die Sonne eine ganz kurze Zeitspanne täglich die Oberfläche der Rasen auftauen kann.

Auch Pflanzen von den Färöern besaßen schon im Mai

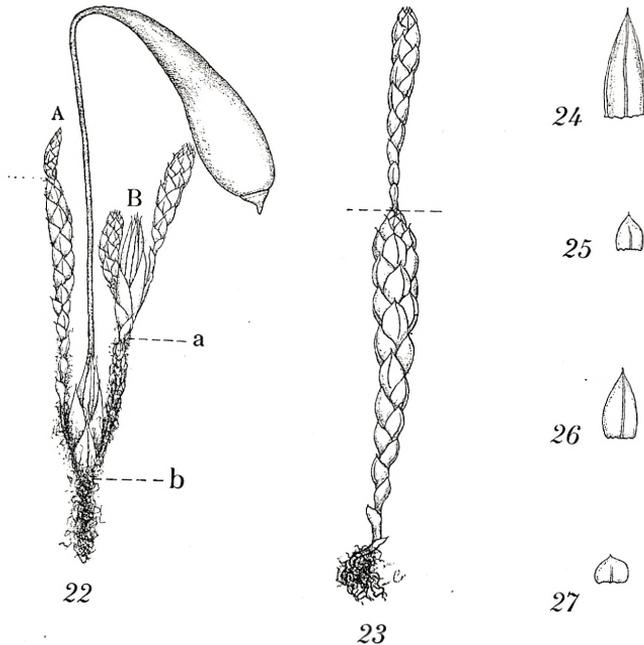


Fig. 22—27. *Plagiobryum Zierii*. Fig. 22; weibliche Pflanze. A, steriler Trieb mit abfallendem Sommertrieb an der Spitze, B, fertiler Trieb; a, b Jahrestriebgrenzen. Färöer, 25. Oktober, $\times 10$. Fig. 23. Stengel mit deutlicher Jahrestriebgrenze; Grönland (70° n. Br.); Mai, $\times 15$. Fig. 24. Blatt von Perichaetium, $\times 30$. Fig. 25. Blatt eines Sommertriebs, $\times 30$. Fig. 26. Blatt eines Frühlingstriebes, $\times 30$. Fig. 27. Knospenschuppe, $\times 30$. Vgl. im übrigen den Text.

vollentwickelte Frühlingstriebe. Diese hoben sich wegen ihrer schönen, weisslich-grünen Farbe deutlich vom Hintergrund der weinroten vorjährigen Triebe ab.

Die Sommertriebe gelangen schon um die Mitte des Sommers zur Entwicklung und lassen sich besonders deutlich an den nichtbefruchteten Gynoeceen nachweisen. Ich fand sie auch an Pflanzen aus anderen Klimaten (Nord-Amerika, den Mittelmeerländern) vor. Die Grenzen zwischen den verschiedenen Trieben waren an sämtlichen Pflanzen, die den morphologischen Ausdruck der Periodizität betreffend äusserst gleichgeartet waren, leicht zu erkennen: die Sprossentwicklung war stets ausgesprochen bicyklisch.

Im Herbst wird die Frucht reif, und ihre ganze Entwicklung beansprucht also etwa $1\frac{1}{4}$ Jahr. Die Art entwickelt jedoch nur selten Früchte, sondern vermehrt sich mittels abfallender Sommertriebe, die vom Winde oder dem strömenden Wasser fortgeführt werden.

Bartramia ityphylla BRID.

Fig. 28.

Diese Art gedeiht auf mittelfeuchtem Boden und findet auf der nördlichen Halbkugel weite Verbreitung. In Dänemark und auf den Färöern hatte ich Gelegenheit, lebende Exemplare zu studieren.

Die Sprossentwicklung ist deutlich periodisch; aber einer unmittelbaren Betrachtung mögen die Grenzen der einzelnen Triebe schwierig wahrnehmbar sein, weil die Internodien sehr kurz sind. Am besten sieht man sie an den fertilen Trieben.

Die Frühlingstriebe haben gestreckte Internodien und kleine, kurzellige Blättchen mit ganz kurzer Lamina und einem grossen, scheidenförmigen Basalteil. An der Spitze des Frühlingstriebes sind die Internodien dagegen so kurz, dass die grossen Blätter rosettenförmig zusammen stehen. Im Frühling lässt sich die Periodizität besonders leicht fest-

stellen; da ist der sonst bräunliche Rasen von einer hellen, blaugrünen Schicht hervorbrechender Frühlingstriebe überzogen.

Wie gewöhnlich bei den acrocarpen Moosen findet das Wachstum des Frühlingstrieb durch die Bildung von Geschlechtsorganen seinen Abschluss. Wird das Wachstum nach der Sommerruhe wieder aufgenommen, so geschieht dies in der Weise, dass 1—3 Sommertriebe aus dem Perichaetium hervorbrechen. Die beiden Abschnitte des Jahres- trieb sind etwa gleich gross und haben zusammen eine Länge von 2—7 mm.

Fig. 28 zeigt uns eine Pflanze von den Färöern im Winterstadium (Dezember). Der vorjährige Frühlingstrieb trägt an seiner Spitze die Frucht (A); und ganz unten an der Pflanze sieht man die Reste der Seta (D) des vorigen Jahres. Der vorjährige Sommertrieb trägt ausnahmsweise auch eine Frucht (B). Das Stück von der Basis von D bis zu der Basis von A gibt also das Wachstum der Pflanze im Laufe eines Jahres an. C und C₁ sind zwei junge, den diesjährigen Frühlingstrieb abschliessende Früchte.

Auf den Färöern sind schon Februar—März die Frühlingstriebe zu erkennen. Wenn sowohl der Frühlings- als der Sommertrieb eine Frucht entwickelt (Fig. 28), so ist die eine derselben etwa um $\frac{1}{3}$ Jahr älter als die andere. Merkwürdigerweise reifen diese beiden Früchte jedoch gleichzeitig (und zwar im Juni); die ältere zeichnet sich nur durch die grössere Länge der Seta vor der jüngeren aus.

Bezüglich der Periodizität waren prinzipielle Abweichungen bei Pflanzen aus Nordgrönland, Island, den Färöern und Nordamerika nicht festzustellen.

Distichium montanum (LAM.) HAG.

Fig. 29.

Dieser charakteristische Mesophyt wächst auf kalkhaltigem Boden in Gebirgsgegenden aller Breiten vom nördlichsten Grönland bis zu den Tropen. Die Blätter stehen in zwei senkrechten Reihen, und diese einfache Blattstellung macht die Pflanze zum Studium der ausgeprägt periodischen Sprossentwicklung besonders geeignet.

An fertilen Pflanzen befindet sich der Sommertrieb in der Regel nicht ganz zu oberst im Perichaetium, sondern entspringt aus den älteren Teilen der Pflanze im Innern des Rasens. Diejenigen Triebspitzen, die eine Frucht getragen haben, sterben oft ab; oder aber es vergeht eine Spanne Zeit, bis sie sich verjüngen.

Die ersten (untersten) Blätter an den Sprossen sind oft winzig klein, indem die Lamina entweder gar nicht entwickelt wird oder ganz kurz bleibt. Derartige schuppenförmige Blätter (bei α in Fig. 29) bestehen nur aus einem scheidenförmigen Häutchen, das dem Schutze des Vegetationspunktes des Triebes dienen kann.

Die sterilen Sprosse werden normalerweise monopodial verjüngt, indem die Scheitelzelle nach Beendigung der Ruheperiode ihr Wachstum wieder aufnimmt; es können aber ausserdem an den vegetativen Trieben neue Seitensprosse entstehen.

Selbst wenn die Verzweigung monopodial ist, erhält eine Ruheperiode teils durch die Länge der Internodien, teils durch Grösse und Gestalt der Blätter ihren morphologischen Ausdruck. Der Stärkegrad dieser morphologischen Reaktionen ist aber bei den einzelnen Trieben des Rasens individuell verschieden; einige weisen deutliche Jahrestriebgrenzen auf, während diese bei anderen Sprossen kaum

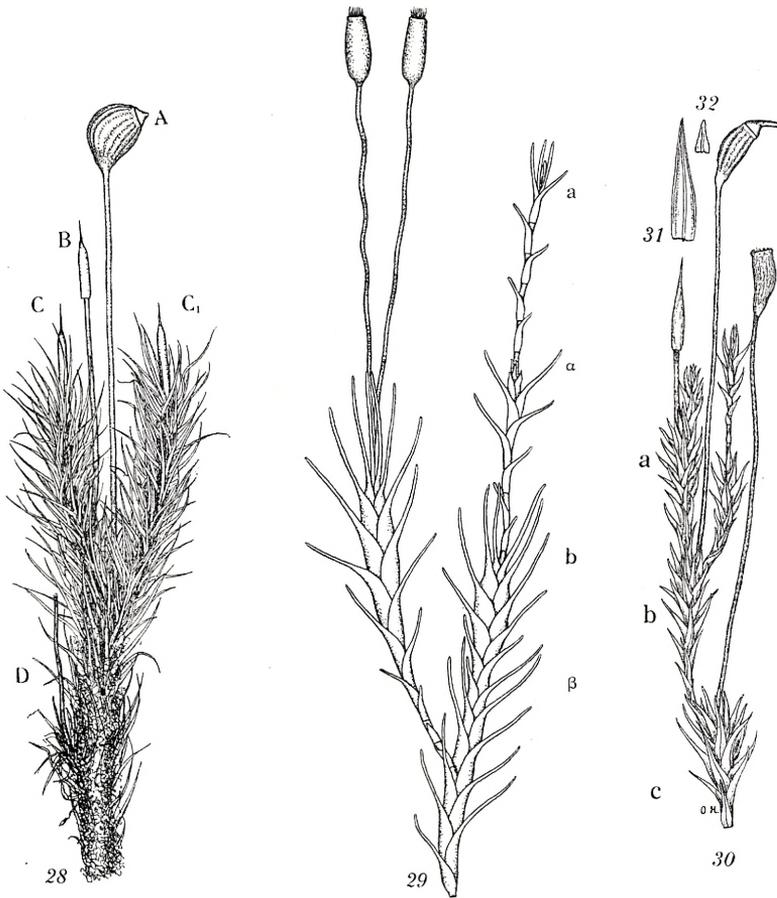


Fig. 28. *Bartramia ityphylla*. A, die in diesem Jahre gereifte Frucht, an der Spitze des vorjährigen Frühlingstriebes stehend; darunter die Frucht, D, vom vorigen Jahre. B schliesst den vorjährigen Sommertrieb ab, C u. C₁ schliessen die diesjährigen Frühlingstriebe ab. Färöer, 11. Dez., $\times 5$.

Fig. 29. *Distichium montanum*. a—b, jüngster Jahrestrieb. Der Frühlingstrieb, b— α , schliesst mit einem kleinen knospenförmigen Androecium ab. α — α , diesjähriger Sommertrieb, β , Grenze zwischen Frühling- und Sommertrieb des vorigen Jahres. Nordisland (66° n. Br.). 23. September. $\times 8$.

Fig. 30—32. *Cynodontium tenellum*. Fig. 30. a, b, c, Jahrestriebgrenzen; $\times 7$. Fig. 31. Laubblatt, $\times 20$. Fig. 32. Schuppenförmiges Blatt von der Jahrestriebgrenze, $\times 20$. Grönland (70° n. Br.). August. Vgl. den Text.

erkennbar sind. Die helle Farbe, die einen Kontrast zu den älteren, braunen Trieben bildet, ist das beste Merkmal der jüngsten Triebgeneration.

Fig. 29 stellt eine Pflanze dar, deren Jahrestrieb (a—b) eben seine Entwicklung beendet hat. Unterhalb von b sieht man die Spitze des vorjährigen Jahrestribs. Bei *a* und *β* befinden sich die Grenzen zwischen Sommer- und Frühlingstrieben.

An dem zu meiner Verfügung stehenden Material habe ich den Zeitpunkt des Laubwechsels nicht feststellen können. An allen Pflanzen aus Turkestan, Abyssinien, Grönland, Island, den Färöern, Dänemark usw., die ich untersuchte, gab es deutliche Jahrestriebgrenzen.

***Cynodontium tenellum* (Br. eur.) LIMPR.**

Fig. 30.

Diesen kleinen Xerophyt-Mesophyten habe ich in Nordost-Grönland beobachten können, wo er in Felsenspalten wächst; er kommt aber auch in Zentraleuropa, im Kaukasus und in Nordamerika vor.

Dass die Triebentwicklung entschieden periodisch ist, wird durch die Farbenunterschiede verdeutlicht, indem die jüngsten Triebe ein lebhaftes Grün aufweisen und sich dadurch stark von den älteren, braunen Schichten des Polsters abheben. Die Jahrestriebe sind meistens so kurz, dass die Blätter rosettenartig angeordnet sind; die Grenzen zwischen den Jahrestrieben werden erst bei Präparierung sichtbar.

An den fertilen Pflanzen entspringen die Sommertriebe der Basis des Perichaetiums, zunächst als einige schuppenförmige Blättchen (Fig. 30). Auch bei den vegetativen Trieben bestehen an den Jahrestriebgrenzen deutliche Grös-

senunterschiede zwischen den Blättern der verschiedenen Wachstumsperioden. Am leichtesten stellt man dies in dichten Polstern fest, wo die Triebe sich nach dem Lichte haben strecken müssen und deshalb an ihrer Basis lange Internodien entwickelt haben (bei a auf Fig. 30).

Fig. 31 zeigt uns ein normales Laubblatt, Fig. 32 zum Vergleiche eine Knospenschuppe von abweichender Gestalt und Grösse; ihre Spitze ist abgestumpft, der Nerv kurz und die Ränder sind nicht — wie bei den Laubblättern — umgebogen. Was die Grösse der Zellen betrifft, gibt es zwischen den erwähnten Blättern jedoch keine nennenswerten Unterschiede.

Die Entwicklung der Frucht beansprucht etwa $1\frac{1}{4}$ Jahr, und ein und dieselbe Pflanze kann, wie Fig. 30 es veranschaulicht, Früchte drei verschiedener Jahre zugleich aufweisen.

Conostomum boreale Sw.

Fig. 33—37.

Dieser arktische, circumpolare Mesophyt ist unmittelbar daran zu erkennen, dass seine blaugrünen Blätter in fünf senkrechten Reihen angeordnet sind.

In Grönland (bei 70° n. Br.) ist er auf kiesigem Boden häufig vorkommend, wo er im Gegensatz zu der Mehrzahl der sonstigen Erdmoose in fast halbkugelförmigen Polstern wie *Leucobryum glaucum* wächst, eine Art des Wachstums, die ja sonst am häufigsten bei Steinmoosen vorkommt.

Die regelmässige Blattstellung macht diese Art für das Studium der Triebentwicklung besonders gut geeignet. Auch Farbenunterschiede bekunden, dass das Wachstum deutlich periodisch ist; denn alle diesjährigen Triebe weisen eine lebhaftere, blaugrüne Farbe auf, während die vorjährigen graulich sind; die darunter befindliche Zone im Polster ist

von rotbraunen Rhizoiden durchwebt, und schliesslich zeigt der farbenschillernde Längsschnitt durch das Polster, dass die ältesten Jahrestriebe desselben von dunkelkastanienbrauner Färbung sind.

In Grönland ist die Durchschnittslänge der Jahrestriebe nur 1—2 mm; aber dennoch können die Polster eine Höhe von mehreren cm erlangen, da die Stengel erst nach vielen Jahren verfaulen.

An südlicher gelegenen Vegetationsorten, z. B. in den mitteleuropäischen Bergen, ist er in der Regel steril und entwickelt nur vegetative Triebe, die Jahr für Jahr ihr Wachstum monopodial fortsetzen. Einen derartigen Trieb veranschaulicht uns Fig. 33 B; wie man sieht, lassen sich die Grenzen zwischen den in verschiedenen Vegetationsperioden entwickelten Trieben an Unterschieden in der Gestalt der Blätter und in der Länge der Internodien feststellen. a u. b sind Jahrestriebgrenzen, α u. β Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben. Fig. 34 zeigt uns die Form eines normalen Laubblattes; vergleichshalber stellt Fig. 35 eins der kürzeren Blätter (Knospenschuppen) von der Basis eines Triebes dar. Fig. 37 veranschaulicht ein Blatt des Perichaetiums, und Fig. 36 ein Blatt aus einem Androecium. Es besteht ferner ein Unterschied in der Grösse der respektiven Blattzellen, indem die der Knospenschuppen verhältnismässig klein sind, wogegen die Zellen in den die Geschlechtsorgane umgebenden Blättern länger als die der Laubblätter sind.

In der Arktis werden nicht selten an der Spitze des Frühlingstriebs Geschlechtsorgane entwickelt; bisweilen waren aber auch die Sommertriebe fertil (bei A in Fig. 33). Die Verfasser der gebräuchlichen floristischen Handbücher sind sich darin einig, dass die Pflanze diözisch ist. Aber die Mehrzahl der

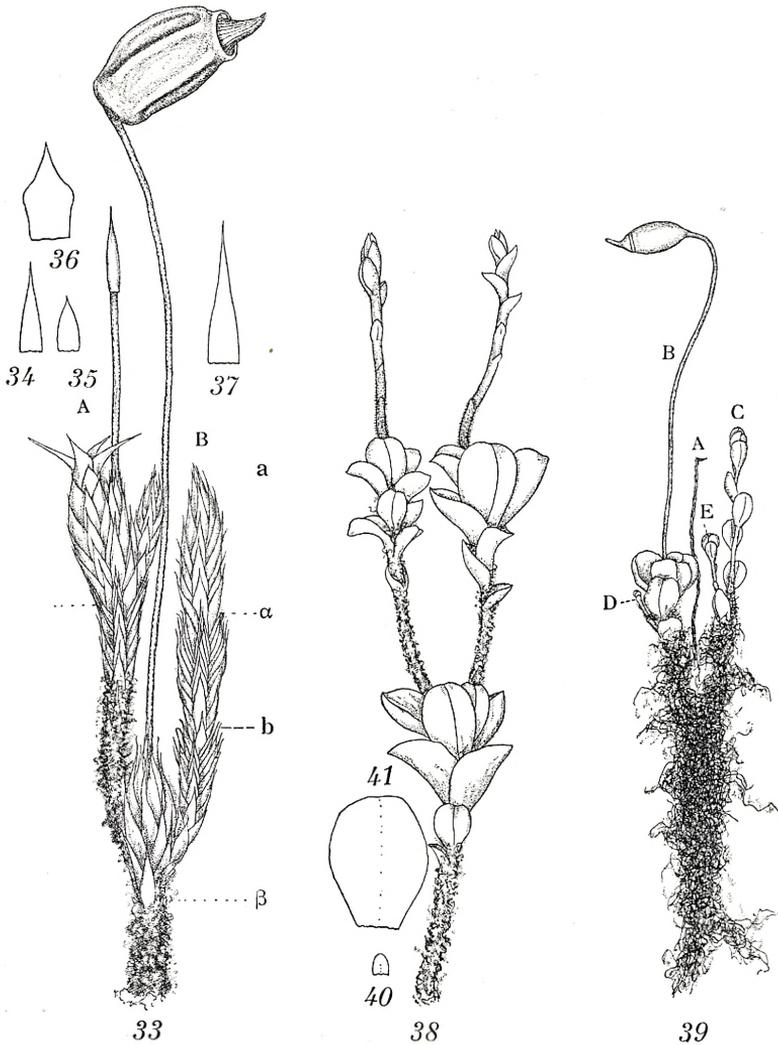


Fig. 33—37. *Conostomum boreale*. Fig. 33. Eine ganze Pflanze; a u. b, Jahrestriebgrenzen. α , β , Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb. A, Androecium. B, vegetativer Trieb. $\times 7$. Fig. 34. Laubblatt. Fig. 35. Knospenschuppe. Fig. 36. Blatt vom Androecium. Fig. 37. Blatt vom Perichaetium. $\times 20$. Nord-Island (66° n. Br.). 23. September.

Fig. 38—41. *Mnium punctatum*. Fig. 38. Geschlechtliche Pflanze (aus dichtem Polster) mit deutlichen Jahrestrieben; Belaubung. Grönland (61°), 21. Juni, $\times 2$. Fig. 39. Die Frucht B schliesst den vorjährigen Frühlingstrieb ab, der durch den Neutrieb D verjüngt wird. C, steriler Trieb, von der Basis aus durch E verjüngt. A. Reste der Frucht aus dem wiederum vorhergehenden Jahre. Färöer, 2. Mai, $\times 1\frac{1}{2}$. Vgl. im übrigen den Text.

von mir in der Natur (Island, Grönland) untersuchten Pflanzen waren autözisch, wie Fig. 33 es zeigt, wo neben der jungen Seta ein Sommertrieb steht, der mit einem Androecium abschliesst. Die männlichen Triebe sind jedoch oft lang, und ihre Basis ist mit Rhizoiden bedeckt; ihre Verbindung mit den weiblichen Pflanzen mag daher schwer ersichtlich sein.

Schon im Juni sind die Geschlechtsorgane reif, und das Wachstum des Frühlingstriebes ist demnach beendet; mitten im Sommer findet man die ersten jungen Sommertriebe verdeckt zwischen den Blättern des Perichaetiums vor.

In der Arktis fand ich oft zahlreiche abgebrochene Triebe auf den Polstern liegen. Das waren die Sommertriebe, deren Stengel so zerbrechlich sind, dass sie bei ganz geringfügigem Druck abbrechen und als vegetative Fortpflanzungsorgane dienen können, in entsprechender Weise wie oben bei *Plagiobryum*, *Mniobryum*, *Anomobryum* u. a. beschrieben. Der blaugrüne Überzug der Blätter ist unbenetzbar, was bei Verbreitung auf dem Wasserwege von Nutzen sein kann.

Bei den Frühlingstrieben findet die Befruchtung zu Beginn des Sommers statt; die meisten Früchte reifen in Grönland im Anfang des Herbstes. Die ganze Entwicklung des Sporogoniums beansprucht also etwa $1\frac{1}{4}$ Jahr. Aber ferner gelangen auch oft bei den Sommertrieben Früchte zur Entwicklung; diese reifen jedoch zu anderen Jahreszeiten (z. B. im Frühling) und oft nicht alle zu gleicher Zeit; in einigen Polstern kann man deshalb Früchte verschiedener Entwicklungsstadien nebeneinander finden.

Des Vergleichs wegen untersuchte ich die nahestehende Art *Conostomum australe* Sw., die auf der südlichen Halbkugel (im westlichen New-Zealand) eingesammelt wurde. Auch diese Art wies deutliche Jahrestriebgrenzen auf, die

in die Augen fallen, weil die unmittelbar unter der Grenze stehenden Blätter lange, weisse Haarspitzen tragen. Am 12. Februar besaßen die Pflanzen vollentwickelte Frühlingstriebe mit Gynoeceen an den Spitzen. Die Art befand sich zu dem Zeitpunkt im selben Stadium der Jahresperiode, in dem sich ihre Verwandte in Grönland (*C. boreale*) ein halbes Jahr später befindet.

Mnium punctatum (L.).

Fig. 38—41.

Dieser leicht erkennbare Hygrophyt tritt auf dem grössten Teil der nördlichen Halbkugel von der Arktis bis zu den Mittelmeerländern auf. Ich habe ihn oft in der Natur sowohl in Dänemark als auf den Färöern untersucht, wo er an Bächen und auch in stagnierenden Gewässern üppige Polster bildet.

Das Treiben beginnt Januar—Februar und ist sehr auffällig, da die jungen Frühlingstriebe (Fig. 38) zart hellgrün sind und gestreckte Internodien mit winzigen, schuppenförmigen Blättchen (Fig. 40) an der Basis besitzen. Diese Triebe kommen zwischen grossen, dunkel-olivengrünen Blättern vom vorigen Jahre zum Vorschein, welches deutlich zeigt, dass die Triebentwicklung periodisch ist.

Wenn die Polster dicht sind, brechen die Frühlingstriebe aus den Spitzen der vorjährigen Triebe hervor (Fig. 38), wogegen in offenen Polstern (E auf Fig. 39) die neuen Triebe an der Basis der älteren entstehen.

Die Grenzen zwischen den Jahrestrieben sind so leicht feststellbar, dass ein senkrechter Schnitt durch hohe Polster eine deutliche Einteilung in Zonen blosslegt, die — wie die Jahresringe eines Baumes — den Zuwachs der verschiedenen Vegetationsperioden angeben. Diese Zuwachszonen werden

dadurch hervorgerufen, dass der untere, blattarme Teil des Stengels mit einem dichten Filz von Rhizoiden ganz bedeckt ist (Fig. 38). Auf eine derartige Schicht folgt dann eine Zone von Triebspitzen mit Rosetten von grossen Blättern, die blassrötlich sind und zwischen den Rhizoiden hervorragen, die schon ein paar Monate nach beendigtem Wachstum der Stengel gebildet werden.

Die Knospenschuppen (Fig. 40) sind etwa $\frac{2}{3}$ mm lang, $\frac{1}{3}$ mm breit, besitzen einen kurzen Nerv, Ränder ohne Saum und relativ kleine Zellen ($20 \mu \times 60 \mu$). Die eigentlichen Laubblätter sind dagegen 4 mm lang, 3 mm breit, haben einen langen Nerv, dicke braune Randsäume und grosse ($50 \mu \times 85 \mu$) Zellen in der Lamina. Bei den geschlechtlichen Trieben (Fig. 38) besteht ferner ein solcher Unterschied in der Länge der Internodien, dass die Knospenschuppen an der Basis der Triebe relativ weit von einander abstehen, während die Blätter des Perichaetiums wie bei *Rhodobryum* in einer Rosette an der Triebspitze gesammelt sind.

Es werden nur wenige und kleine Sommertriebe entwickelt (meistens aus sterilen Trieben), und dieselben spielen bei dieser Art kaum eine bedeutende Rolle.

Im April ist der Frühlingstrieb fertig, und die Geschlechtsorgane sind reif. Zugleich reifen die Früchte heran, deren Entwicklung also etwa 1 Jahr in Anspruch nimmt.

Die Jahrestriebgrenzen waren auch bei Individuen aus Mitteleuropa und Nordamerika deutlich erkennbar.

***Eucalyx obovatus* (NEES) BRIEDL.**

Fig. 42—45.

Dieses alpine Lebermoos ist von Grönland bis zu den Pyrenäen anzutreffen. Das von mir untersuchte lebende

Material stammt von den Färöern, wo dieser Hygrophyt oft in 3—4 cm hohen Rasen auf feuchten Felsen in der Nähe von Gewässern sich vorfindet.

Die Art gehört zu den nicht sehr zahlreichen *Hepaticae*, bei denen das Treiben leicht zu beobachten ist. Die jungen Frühlingstriebe (Fig. 44) sind nämlich von lebhafter, hellgelber Farbe, welches sie von dem Hintergrunde der mattbraun-grünen älteren Triebe deutlich abhebt.

Die Blätter sind in zwei Reihen geordnet, und wegen dieser einfachen Blattstellung lassen sich Unterschiede in Gestalt und Stellung der Blätter und in der Verzweigung leicht wahrnehmen; daraus erhellt, dass die Triebentwicklung eine ausgesprochen periodische ist.

Wie bei den akrokarpn Laubmoosen werden die vegetativen Triebe monopodial verjüngt (Fig. 44 A, 45) und die fertilen sympodial (Fig. 44 B). Fig. 45 zeigt uns eine Jahrestriebgrenze (bei a); unterhalb dieser Grenze sieht man ein Stück des vorjährigen Jahrestriebs, dessen Blätter sowohl nach oben als nach unten zu am Triebe an Grösse abnehmen. Oberhalb von a sieht man den in diesem Jahre entwickelten Trieb; er besitzt unten gestreckte Internodien und kleine kurze Blättchen (Fig. 43), die auch in Gestalt von den gewöhnlichen Laubblättern (Fig. 42) abweichen. Dagegen ist die Grösse der Zellen bei allen Blättern ungefähr die gleiche.

Den zahlenmässigen Ausdruck für Schwankungen der genannten Grössenunterschiede um eine Jahrestriebgrenze herum (in μ gemessen) zeigt uns die folgende Tabelle:

Nummer des Blattes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Länge „ „	1200	1050	960	750	600	390	660	960	1260
Breite „ „	1110	1020	900	720	540	510	900	1170	1470
Länge „ Internodiums	1200	1050	1020	810	600	600	450	660	570

Die Nummern 1—9 bezeichnen 9 auf einander folgende Blätter einer ähnlichen Pflanze wie auf Fig. 45 dargestellt. Von diesen ist Nr. 1 das unterste, Nr. 9 das oberste. 1—5

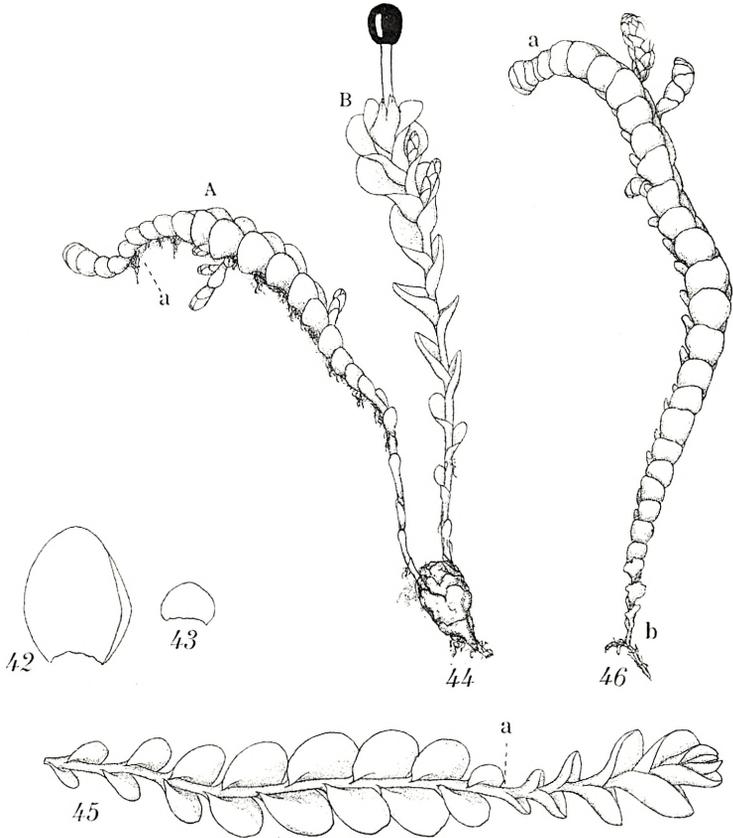


Fig. 42—45. *Eucalyx obovatus*. Fig. 42, normales Laubblatt; $\times 15$. Fig. 43, »Knospenschuppe« von der Jahrestriebgrenze (a); $\times 15$. Fig. 44. A, vegetativer Trieb mit jungen Frühlingstrieben von der Spitze und den Seiten. B, fertiler, treibender Spross. Unter a vorjährige Jahrestriebe. Färöer; 16. März; $\times 5$. Fig. 45, steriler Trieb mit deutlicher Jahrestriebgrenze. Färöer; 5. Juni; $\times 7$.

Fig. 46. *Pleurozia purpurea*. Treiben. Der Jahrestrieb, a—b, wird sowohl von der Spitze als von den Seiten verjüngt. Färöer; 30. Mai; $\times 3$. Vgl. im übrigen den Text.

stehen an der Spitze des vorjährigen Jahrestriebs, 6—9 an der Basis des diesjährigen. Die Jahrestriebgrenze befindet sich zwischen 5 und 6. Aus den Zahlen ergibt sich, dass Länge und Breite der Blätter um die Grenze zwischen den Jahrestrieben ihre Minima aufweisen.

Fig. 44A zeigt uns die Seitenansicht eines entsprechenden sterilen Triebs; bei a wird das Wachstum monopodial fortgesetzt; aber unterhalb dieser Grenze stehen ausserdem mehrere junge Seitentriebe am vorjährigen Jahrestrieb (A). B ist ein fertiler, vorjähriger Jahrestrieb. In der Achsel der unterhalb der Frucht stehenden Blätter haben Antheridien gegessen; ferner sieht man hier aber noch zwei junge Frühlingstriebe. Die Jahrestriebe sind $\frac{1}{2}$ —2 cm lang. Das Treiben setzt auf den Färöern am Ende des Winters ein. Die Entwicklung der Frucht dauert etwa $\frac{3}{4}$ Jahr.

Pleurozia purpurea (LIGHTF.) LINDBERG.

Fig. 46.

Die Figur zeigt, dass dieser nordisch-atlantische Hygrophyt, den ich auf den Färöern häufig vorfand, was die Periodizität betrifft, sich in den Hauptzügen wie *Eucalyx* verhält: a—b ist der vorjährige Jahrestrieb, der sympodial mit dem Trieb des vorigen Jahres verkettet ist. a—b wird teils monopodial von seiner Spitze (a) aus, teils durch Seitentriebe verjüngt. Das Treiben beginnt schon im Frühjahr.

Grimmia.

Fig. 47—49.

Diese Gattung mag als Vertreterin eines besonderen, ökologischen Typus von Xerophyten gelten, die auf Steinen, an Baumrinden und Holz dichte, stark gewölbte Polster bilden. Die Verdunstung wird dadurch gemindert, dass die

Stengel dicht an einander gedrängt sind und sich nur ganz wenig in die austrocknende Luft hinausstrecken. Sowohl Internodien als Jahrestriebe sind ganz kurz; und die Blätter sitzen so nahe an einander, dass sie sowohl einander als auch die Stengel verhüllen; diese sind daher ohne Präparierung nicht zu sehen. Aus diesen Gründen eignet sich dieser ökologisch so interessante Typus nicht zu Studien über den Laubwechsel. Dass die Triebentwicklung indessen entschieden periodisch ist, zeigen die hellen Farben der neuen Triebe, die im Frühling die dunklen Polster decken. Auch zeigen die Früchte, wo die Frühlingstriebe enden.

Von Vertretern dieses Typs untersuchten wir schon im obigen *Andreea*; ferner gehören aber hierher viele gewöhnliche Moose, von denen die wichtigsten zu *Grimmiaceae* und *Orthotrichaceae* gehören. Die nebenstehenden Figuren 47—51 bieten uns eine Auswahl aus den zu diesem ökologischen Typus gehörigen Gattungen. Von diesen zeigen besonders Fig. 49—50, wie scheinbar unperiodisch sich die Pflanzen entwickeln.

Eine eingehendere Untersuchung ergibt indessen, dass sich auch bei diesen Xerophyten die Triebe in bestimmten Wachstumsperioden wie z. B. bei *Ceratodon* entwickeln. Als Gegenstand einer näheren diesbezüglichen Untersuchung wählen wir die auf Fig. 47 dargestellte *Grimmia funalis* (SCHWAEGR.) SCHIMP., ein arktisch-alpines Felsenmoos, das ich auf den Färöern in der Natur untersuchte.

Wegen einer höchst eigentümlichen Blattstellung eignet sich diese Art besonders gut für Studien über die Triebentwicklung; wenn die Pflanze trocken ist, legen sich nämlich die Blätter in solcher Weise über einander, dass die Triebe kleinen Tauen ähnlich sehen (Fig. 47). Sie decken einander in bestimmten, steil aufsteigenden Spirallinien, die an einigen

Trieben rechtsgängig, an anderen linksgängig sind. Gewöhnlich hat eine Pflanze nur eine Gewinderichtung. Nicht selten sind aber verschiedene Richtungen an ein und demselben Spross festzustellen; und zwar findet der Wechsel von der Rechtsrichtung zur Linksrichtung nach einer Ruheperiode statt und tritt also bei Jahrestriebgrenzen in die Erscheinung. Hier sind ausserdem die Triebe etwas dünner, weil an den Grenzlinien die Blätter relativ klein sind; des weiteren haben die Knospenschuppen an der Spitze kürzere Haare als die normalen Laubblätter (Fig. 47).

Die Frühlingstriebe erscheinen schon am Ende des Winters. Die Pflanze ist fast immer steril.

Grimmia (Schistidium) maritima TURN.

Fig. 48.

Eine atlantische Art, die von Norwegen bis Frankreich anzutreffen ist. Sie wächst in dichten Schichten auf Küstenfelsen, wo die Salzwassergischt sie erreichen kann.

Dass die Triebentwicklung periodisch ist, erweisen in deutlicher Weise die jungen Triebe, die aus den tieferen Schichten des Polsters hervorbrechen. Die Jahrestriebe beginnen mit kleinen, schuppenförmigen Blättern. Die Frühlingstriebe finden mit relativ grösseren, dicht gedrängten Blättern (Perichae-

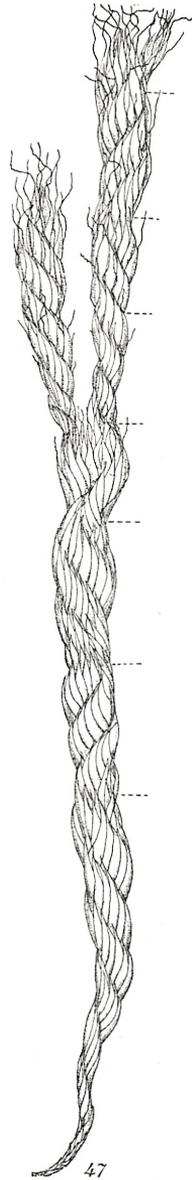


Fig. 47. *Grimmia funalis* (trocken). Die Blätter stehen in Spirallinien, deren Umlaufsrichtung an den Jahrestrieben eine verschiedene ist. Grenzen zwischen den Trieben sind durch getüpfelte Linien angegeben. Färöer; 13. April; $\times 15$.

tium), zwischen die die Sommertriebe hervorspriessen, ihren Abschluss. Der ganze Jahrestrieb hat eine Länge von 2—10 mm, obwohl der Sommertrieb oft nur ganz kurz ist (1—2 mm).

Das Treiben fängt auf den Färöern am Ende des Winters an; und im März heben sich die jungen, hellgelb-grünen Frühlingstriebe recht deutlich von der Oberfläche der dunkelbraunen Polster ab. Im Mai sind die Polster mit einer hellen Schicht von Frühlingstrieben bedeckt, die nun vollentwickelt sind. Zu gleicher Zeit sind auch Geschlechtsorgane und Früchte reif, deren Entwicklung also 1 Jahr beansprucht.

***Ulota phyllantha* BRID.**

Fig. 51.

Diese Art erinnert sowohl ökologisch als geographisch an *Grimmia maritima*. Mein Material sammelte ich in Dänemark und auf den Färöern, wo es auf Küstenfelsen massenhaft zu finden ist.

Das Treiben setzt am Ende des Winters ein; der junge Frühlingstrib ist daran zu erkennen, dass seine Blätter an den Spitzen dunkle, kugelförmige Klumpen von Brutkörpern tragen, die an den älteren Blättern fehlen.

Fig. 51 stellt eine Pflanze dar, die eine wagerechte Stellung eingenommen hat und die an jeder Jahrestriebgrenze einen jungen, lateralen Frühlingstrib entwickelt hat.

***Pohlia (Webera) nutans* (SCHREB.) LINDB.**

Fig. 52.

Die heissesten Teile der Erde ausgenommen, findet man diesen Mesophyt-Hygrophyten fast überall vor. Von der Arktis bis Dänemark gehört er zu den gewöhnlichsten Moosen und bildet oft Massenvegetationen.

Er ist stark polymorph; und auch in ökologischer Beziehung gibt es viele verschiedene Typen, von denen einige an trockenen Stellen wachsen, während andere Hygrophyten sind.

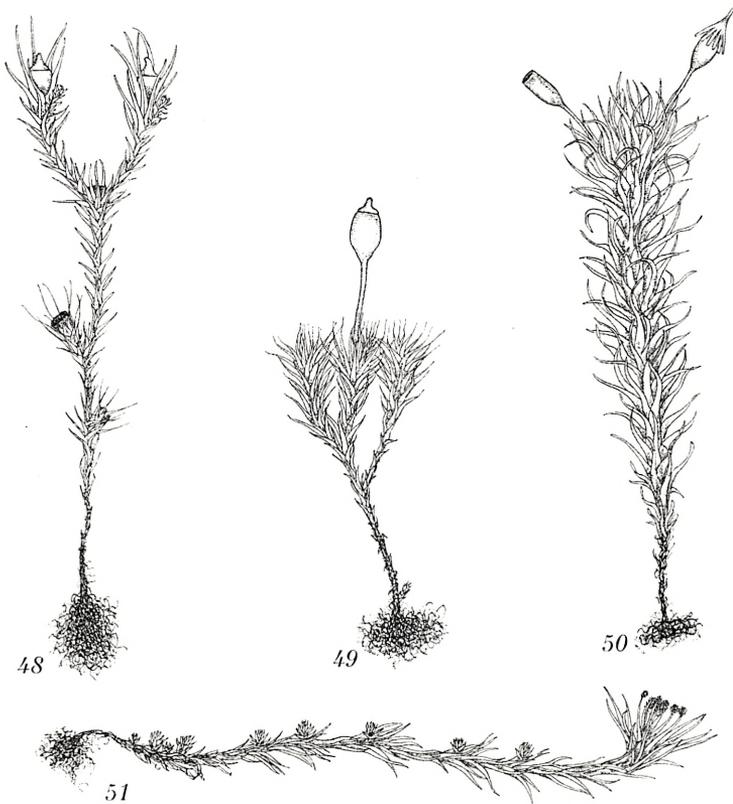


Fig. 48. *Grimmia maritima*. Ganze Pflanze. Die Früchte stehen an der Spitze des Frühlingstrieb. Färöer; 20. März; $\times 4$.

Fig. 49. *Grimmia commutata* Hüb. Treibende Pflanze. Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar ersichtlich. Färöer; 8. April; $\times 6$.

Fig. 50. *Ptychomitrium polyphyllum* (Dicks.). Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar zu sehen. Färöer; 24. März; $\times 4$.

Fig. 51. *Ulota phyllantha*. Wagerecht liegender Trieb, der an den Jahrestriebgrenzen neue Triebe gebildet hat. Färöer; 24. März; $\times 4$. Vgl. im übrigen den Text.

In Grönland ist er oft torfbildend und wächst dann in grossen, dichten Polstern, die fortwährend durch Triebe verjüngt werden, die dann neue Schichten bilden.

In Dänemark ist die Pflanze oft nur niedrig; die Triebe stehen nicht so dicht an einander und leben meistens nur 1—2 Jahre, indem sie absterben, wenn sie ihre Früchte getragen haben. Es brechen aber aus den unterirdischen Teilen der Pflanzen fortwährend neue Triebe hervor (A auf Fig. 52). Diese neuen Triebe vegetieren einige Wachstumsperioden hindurch (C), bis sie kräftig genug geworden sind, Früchte (B) zu entwickeln. Die vegetativen Triebe (C) werden monopodial verjüngt, und es besteht dann eine deutliche Grenze (Mitte von C, Fig. 52) zwischen Frühlings- und Sommertrieb.

Das Treiben beginnt in Dänemark schon im Dezember — oder einen Monat früher, indem die neuen Triebe zu Anfang des Winters schon eine recht ansehnliche Länge haben können (Fig. 52). $\frac{1}{4}$ Jahr später sind die Frühlingstriebe ausgewachsen und haben Geschlechtsorgane gebildet, und zwar schon im Anfang des Frühlings. Mit der Befruchtung (April) zugleich beginnt die Sommerruhe, und am Ende des Frühlings reifen die Früchte.

***Pohlia cruda* (L.) LINDB.**

Fig. 53.

Dieser Mesophyt ist ebenso verbreitet, aber nicht so zahlreich wie *P. nutans*. Bezüglich der Verjüngung gleichen diese beiden Arten einander sehr. *P. cruda* untersuchte ich sowohl auf den Färöern als in Dänemark; er wächst in lockeren Polstern; die einzelnen Individuen leben nur wenige Jahre, indem sie absterben, nachdem sie Früchte getragen haben. Die Verjüngung geschieht dadurch, dass neue Triebe (A auf Fig. 53) aus den unterirdischen Stengelteilen oder von der

Basis der überirdischen Triebe hervorspriessen. C (auf Fig. 53) zeigt uns einen vorjährigen, noch im vegetativen

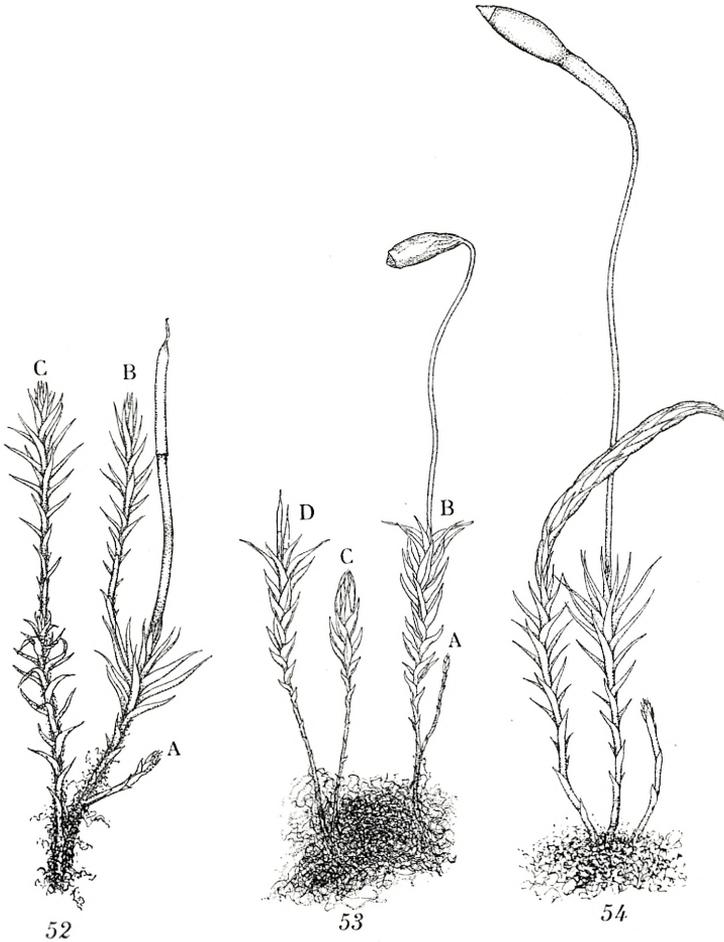


Fig. 52. *Pohlia nutans*. Treiben. A, diesjähriger Frühlingstrieb. B, fertiler vorjähriger Frühlingstrieb mit einem Sommertrieb. C, vegetativer vorjähriger Jahrestrieb mit deutlicher Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Dänemark; 25. Dezember; $\times 6$. Vergl. Text.

Fig. 53. *Pohlia cruda*. A, diesjähriger Frühlingstrieb. C, vorjähriger vegetativer Trieb. D, vorjähriger fertiler Trieb. B, abgestorbener Trieb aus dem abermals vorhergehenden Jahre. Färöer; 20. April; $\times 3$. Vergl. Text.

Fig. 54. *Pohlia elongata*. An dem linksstehenden Trieb ist der Sommertrieb als vegetatives Vermehrungsorgan entwickelt. Färöer; 24. Oktober; $\times 4$. Vergl. den Text.

Stadium befindlichen Trieb. Der Trieb D schliesst mit einem Gynoeceum, in welchem zwei Archegonien im vorigen Jahre befruchtet wurden, ab. Die von diesen entwickelten Früchte reifen $1\frac{1}{4}$ Jahr später, darauf stirbt der Trieb ab, wie B; aber die fertilen Triebe können an der Basis verjüngt werden. Die Frühlingstriebe erscheinen am Schluss des Winters.

***Pohlia elongata* (HEDW.)**

Fig. 54.

Dieser Mesophyt hat eine ähnliche Ausbreitung wie die beiden obigen *Pohlia*-Arten, auch ist die Triebentwicklung ungefähr dieselbe. Für diese Art eigentümlich sind jedoch die Sommertriebe (Fig. 54); diese können fadenförmig, seitwärts gebogen und mit einer etwas nach unten gebogenen Spitze versehen sein. Sie brechen bei schwachem Druck (z. B. von Schnee) leicht ab und können dann vom Wasser oder vom Wind fortgeführt werden, da die etwas hohlen Blätter dieser interessanten Fortpflanzungsorgane dem Stengel dicht angepresst sind, weshalb sich unter den Blättern eingeschlossene Luft befindet, welches wiederum bewirkt, dass die Triebe relativ leicht sind und auf dem Wasser treiben können.

Die Sommertriebe können jedoch auch in gewöhnlicher Weise entwickelt sein und im folgenden Jahre ihr Wachstum fortsetzen und an der Spitze ein Gynoeceum bilden.

Polytrichaceae.

Fig. 55—59, 75, 76, 78, 83.

Die meisten der zu dieser Familie gehörigen Pflanzen sind wegen ihrer Grösse gute Untersuchungsobjekte. Dies gilt namentlich für die männlichen Pflanzen, deren lebhaft gefärbte, schalenförmige Androeceen den Frühlingstrieb abschliessen. Diese werden nach beendigter Sommerruhe von

dem Sommertrieb durchbohrt; derselbe durchbricht die Mitte des Bodens des Androeciums und setzt das Wachstum monopodial fort (Fig. 83). So kann es durch mehrere Vegetationsperioden weitergehen, bis die Pflanze vor Alter stirbt. Fig. 59 zeigt uns eine etwa 10 Jahre alte männliche Pflanze

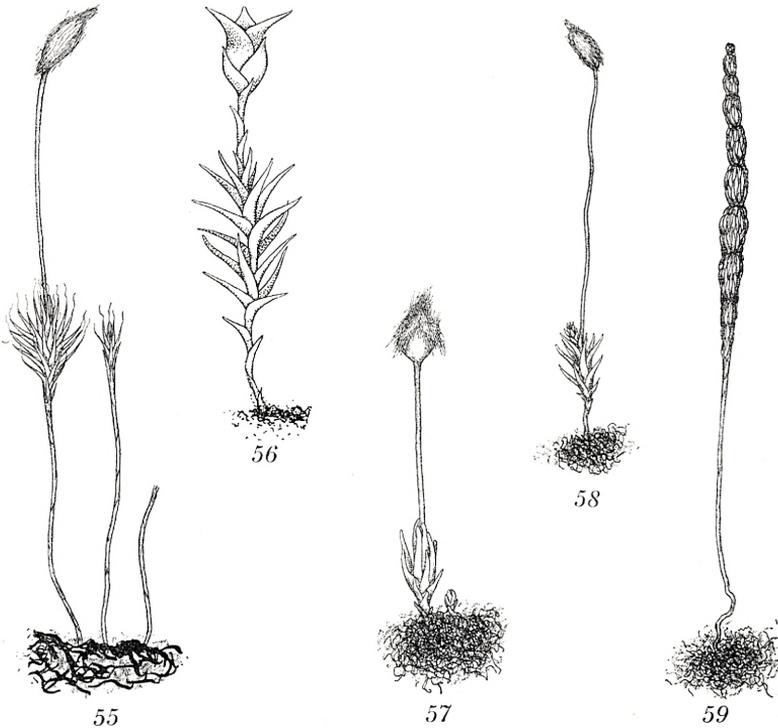


Fig. 55. *Polytrichum piliferum* SCHREB. 3 junge Triebe verschiedenen Alters. Färöer; 30. März; $\times 2$. Vergl. Text.

Fig. 56. *Catharinaea angustata* BRID. Zweijährige männliche Pflanze, deren Jahrestrieb mit der Entwicklung eines Androeciums abschliesst. Dänemark; 30. April; $\times 4$.

Fig. 57. *Pogonatum polytrichoides* (L.). Vorjährige fertile Pflanze; rechts eine junge diesjährige Pflanze, Färöer; 23. März; $\times 4$.

Fig. 58. *Pogonatum nanum* (WEIS.). Vorjährige Pflanze mit einem Sommertrieb. Färöer; 5. April; $\times 1\frac{1}{2}$.

Fig. 59. *Polytrichum piliferum*. 10 Jahre alte männliche Pflanze (trocken) mit stockwerkähnlichen Androecien (und Jahrestrieben). Färöer; 11. April; $\times 2$.

(in trockenem Zustande), deren Androeceen Stockwerke mit dazwischen befindlichen Jahrestriebgrenzen bilden.

Bei den grösseren Formen (*Polytrichum*) durchlaufen sowohl die männlichen als die weiblichen Pflanzen mehrere Verstärkungsjahre, bevor sie kräftig genug sind, Geschlechtsorgane zu bilden (Fig. 56, 76, 78). In besonderem Masse gilt dies für *Polytrichum*; bei dieser Gattung kann man unten an der vegetativen Basis sowohl der weiblichen als der männlichen Triebe meistens Jahrestriebgrenzen vorfinden.

Die kleineren Formen (*Pogonatum*) bilden ihre Geschlechtsorgane meistens schon im ersten Jahre, im folgenden Jahre reifen dann die Früchte. Nur selten aber werden aus dem Gynoeceum der fertilen Pflanzen Sommertriebe entwickelt (Fig. 58); dies ist jedoch bei *Pogonatum urnigerum*, einer der wenigen normal verzweigten Arten, gewöhnlich der Fall.

Für die grosse Mehrzahl der Mitglieder dieser Familie gilt, dass sie nicht verzweigt sind und nur einmal Früchte tragen. Die fertilen Triebe werden nicht verjüngt, sondern sterben ab, wenn sie ihre Frucht getragen haben (wie *Agave*).

Die abgestorbenen Triebe werden durch neue Pflanzen ersetzt, die entweder auf dem Protonema (*Pogonatum*, Fig. 57) oder auf den Rhizomen (*Polytrichum*, Fig. 55 und *Catharinea*, Fig. 76) entstehen.

Pogonatum besitzt ein stark entwickeltes, überirdisches Protonema, das als ein grüner, filziger Überzug sich seitwärts kräftig ausdehnt. Etwas Ähnliches trifft für das reiche Netz von unterirdischen Triebteilen zu, das für sowohl *Polytrichum* als *Catharinea* so charakteristisch ist und wodurch vom Rande des Polsters aus neuer Boden gewonnen wird.

Zu jeder Jahreszeit können neue Triebe aus dem Erd-

boden hervorbrechen, und deshalb kann man in einem lebenskräftigen Polster Triebe aller möglichen Entwicklungsstufen antreffen. Dieser Umstand verhindert aber sonderbarerweise nicht die Tatsache, dass alle Triebe gleichzeitig mit dem Frühlingstreiben einsetzen, und zwar mitten im Winter oder zu Beginn des Frühlings. Der junge Frühlingstrieb verjüngt die Pflanze monopodial und mag sich entweder zu einem vegetativen, mit Laubblättern versehenen Stengel entwickeln, oder aber er bildet, wenn ein Gynoeceum angelegt wird, den Abschluss des Wachstums des ganzen Triebs.

Hypnaceae.

Fig. 60—64, 74.

Im obigen betrachteten wir nur acrocarpe Moose, weil diese wegen ihrer relativ einfachen Verzweigung gute Untersuchungsobjekte sind. Die pleurocarpen Arten sind weit schwieriger zu untersuchen, da ihre Verzweigung relativ kompliziert ist, und auch weil ihre Früchte lateral gestellt sind und daher nicht wie bei den acrocarpen Arten die Grenzlinie zwischen Frühlings- und Sommertrieben angeben können. Uns fehlen deshalb einige der Merkmale, die sich im vorhergehenden als die wichtigsten zur Bestimmung der Triebgrenzen erwiesen. Es erübrigt jedoch, Gestalt, Grösse und Stellung der Blätter und die Verzweigung zu untersuchen; aber namentlich sind Unterschiede in der Farbe der Blätter von Bedeutung. Denn — besonders in dichten Polstern — sind die Blätter älterer Triebe abgestorben und braun, die Stengel eventuell mit Rhizoiden bedeckt usw. In der Praxis versagen jedoch meistens eins oder mehrere dieser Merkmale. Und in einigen Fällen lassen sich die Grenzen zwischen den Jahrestrieben nicht unmittelbar erkennen, z. B. bei den unregelmässig verzweigten *Hypna-*

ceae. Zu den schwierigsten Objekten gehören die Gattungen: *Hylocomium*, *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Amblystegium* u. a.

Vorläufig werden wir uns damit begnügen, die Jahrestriebgrenzen bei einigen wenigen Arten nachzuweisen und treffen unsre Wahl unter denjenigen, die eine einfache oder regelmässige Verzweigung besitzen, wo Änderungen leicht festzustellen sind.

Fig. 61 zeigt uns eine Sprossspitze von *Drepanocladus revolvens* (Sw.) WARNST., die in Wasser dichte Vegetationen bildet. Auf Grund von Abweichungen in der Grösse der Blätter sind die Jahrestriebgrenzen hier leicht feststellbar; und ferner krümmen sich — in diesem speziellen Falle — die Blätter des jüngsten (a—b) und die des zweitjüngsten, dunklen Triebes (b—c) in entgegengesetzter Richtung. Unterhalb von c sieht man ein Stückchen des folgenden älteren Triebes, dessen Blätter zum Teil verfault sind.

Fig. 60 stellt ein *Ptilium crista-castrensis* DE NOT. dar, wo wegen regelmässiger Verzweigung die Triebentwicklung ebenfalls leicht zu verfolgen ist. Wir sehen 3 Jahrestriebgrenzen: a, b und c. In der Natur lässt sich das Treiben leicht wahrnehmen, weil der neue Trieb eine schöne, gelbgrüne Farbe besitzt; diese setzt plötzlich bei der Jahrestriebgrenze ein, worunter man den bräunlichen, vorjährigen Trieb mit seinen dünnen, ausgewachsenen Zweigspitzen sieht, die ganz anders aussehen als die noch im Wachsen begriffenen Zweige des neuen Triebes, deren Spitzen dick sind und grosse, gekrümmte Blätter tragen.

Die noch älteren Jahrestriebe sind daran zu erkennen, dass die Seitenzweige im Absterben begriffen sind.

Bei *Stereodon cupressiformis* (L.) ist die Verzweigung weniger regelmässig, und hier sind deshalb die Jahrestrieb-

grenzen (a auf Fig. 62) weit schwieriger festzustellen. Aber die mehr als ein Jahr alten Zweige haben eine dunklere Farbe und liegen dem Substrat fester an, weil sie dem Druck des Schnees ausgesetzt gewesen sind. Die jüngsten

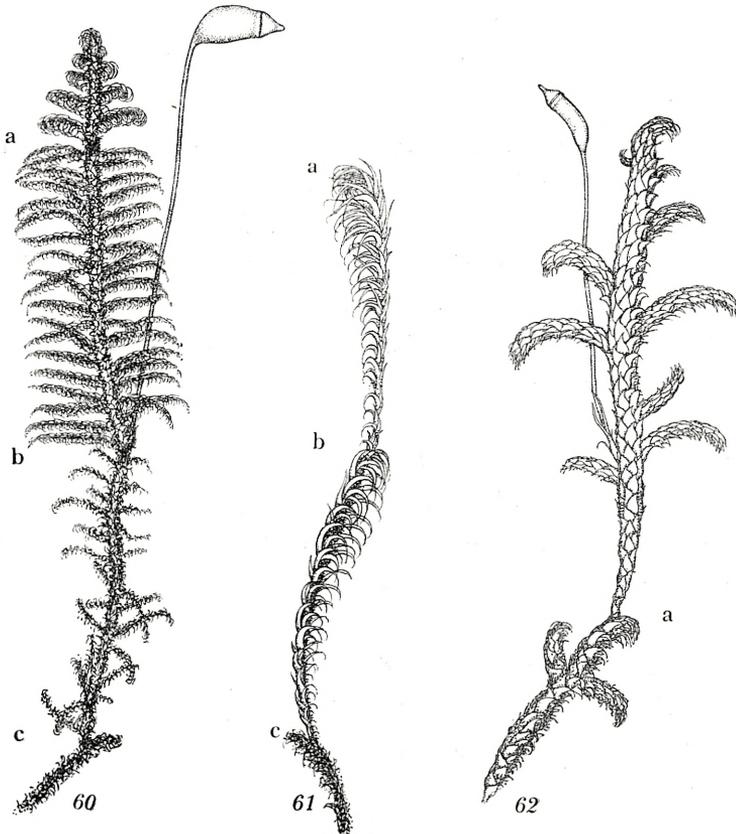


Fig. 60. *Ptilium crista castrensis*. Treibende Pflanze mit 3 Jahrestriebgrenzen: a, b, c. Dänemark; Juli; $\times 2$.

Fig. 61. *Drepanocladus revolvens* (Sw.). Spitze einer Pflanze (in der Winterruheperiode) mit 3 Jahrestriebgrenzen: a, b, c. Färöer; 21. Oktober; $\times 5$.

Fig. 62. *Stereodon cupressiformis*. Pflanze (in der Winterruhe) mit voll entwickeltem Jahrestrieb. a, Jahrestriebgrenze. Dänemark; 18. November; $\times 3$. S. Text.

Triebe erstrecken sich dagegen schräg nach oben und weisen eine frischgrüne Farbe auf.

Es ist die gewöhnlichste Moosart in Dänemark, und sie ist ausserdem über den grössten Teil der Erde verbreitet.

Unter allen Moosarten Dänemarks gibt es kaum eine, wo das Treiben leichter zu beobachten wäre als bei *Hylocomium proliferum* LINDB. Die Verzweigung ist indessen so oft beschrieben, dass eine Wiederholung überflüssig ist. Statt dessen zeigen uns die Figuren 63—64 zwei andere Moose mit einer Verzweigung, die in den Hauptzügen die nämliche ist wie bei *Hylocomium proliferum*: der Jahrestrieb ist gekrümmt und so gestellt, dass seine untere Hälfte (Frühlingstrieb) senkrecht, während seine Spitze (Sommertrieb) ungefähr wagerecht ist. Im Gegensatz zu den meisten anderen *Hypnaceae* ist die Verzweigung hier sympodial; und der verjüngende Trieb steht an der Oberseite des im Alter vorhergehenden Triebs, ungefähr an der Stelle, wo sich die Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb befindet. Dies alles veranschaulichen die Fig. 63—64, wo die einzelnen Jahrestriebe durch grosse Buchstaben bezeichnet sind.

Bei *Pterigynandrum filiforme* var. *decipiens* (WEB. et MOHR) ist die Spitze des Sommertriebs fadenförmig (Fig. 64), sie bricht leicht ab und kann als vegetatives Vermehrungsorgan dienen.

Wie oben schon erwähnt, kann man bei vielen gewöhnlichen Hypnaceen die Jahrestriebgrenzen nicht unmittelbar wahrnehmen. Bei einigen dieser Moose versuchte ich eine direkte Messung der stark wachsenden langen Triebe, die über die ebene Fläche eines Baumstumpfes hinkrochen. Aus verschiedenen Gründen waren die gefundenen Werte nicht hinreichend sicher. Denn erstens ist es schwierig, genau fest-

zustellen, wo die Spitze des Stengels anfängt, da er mit zahlreichen, feinen Blättern bedeckt ist, deren äusserste Spitzen mit dem blossen Auge nicht zu sehen sind. Ferner handelt es sich nur um ganz kleine Zahlenwerte, indem die Langtriebe der untersuchten Arten von *Brachythecium*, *Eurhynchium*, *Stereodon* und *Homalothecium* meistens nur 1—3 mm im Monat wachsen.

Ich teile daher die gefundenen, ziemlich ungenauen

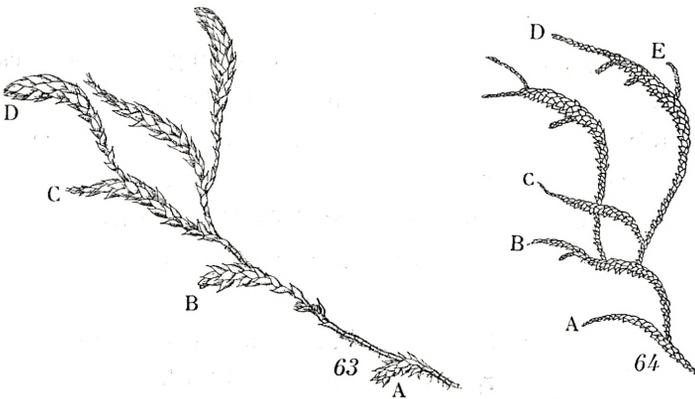


Fig. 63. *Plagiothecium Roeseanum* Br. eur. A, B, C, D sind 4 auf einander folgende Jahrestriebe. Färöer; 6. Mai; $\times 2$.

Fig. 64. *Pterygynandrum filiforme* var. *decepiens* WEB. et MOHR. A—E 5 auf einander folgende Jahrestriebe. Sympodiale Verkettung. Färöer; 18. März; $\times 3$. Vgl. Text.

Werte nicht mit, sondern begnüge mich damit, anzuführen, dass die Messungen ein Jahr hindurch einmal monatlich an 20 verschiedenen Langtrieben vorgenommen wurden. Trotz der Unsicherheit der festgestellten Zahlen stellte es sich dennoch heraus, dass das Wachstum im Winter (Januar—Februar) beschleunigt ist. Im Frühling wird es fortgesetzt, bis die umgebenden Phanerogamen einen erheblichen Teil des Lichtes rauben. Etwa Anfang Juli setzt die

Sommerruhe ein, und die meisten Triebe wachsen nicht oder nur wenig in die Länge, bis die Bäume entlaubt sind und die schattenspendenden Kräuter an Bedeutung einbüßen.

Im Herbst war wieder ein Zuwachs zu verzeichnen. Jedoch bedürfen diese Studien über die Hypnaceen in hohem Masse einer Vertiefung.

*Bryum*¹.

Fig. 65—72.

Nicht nur in systematischer Beziehung gehört diese grosse Gattung zu den merkwürdigsten der Laubmoose. Auch mit Hinblick auf die Periodizität waren die Verhältnisse bei *Bryum* verwickelter als bei anderen Moosen; denn der Laubwechsel ist in auffallendem Masse von klimatischen Schwankungen der Jahreszeiten unabhängig.

Diese interessante Periodizität habe ich 15 Jahre hindurch bei all den *Bryum*-Arten untersucht, die ich in Dänemark, auf Island und den Färöern in der Natur habe finden können. Im ganzen handelt es sich um ca. 35 Arten, die alle ungefähr dieselbe unregelmässige Periodizität aufwiesen; und die wenigen ausgewählten Exemplare, die auf nebenstehenden Figuren wiedergegeben werden, können als allgemeingültige Vertreter der ganzen Gattung aufgefasst werden.

Alle Arten weisen sowohl an den sterilen als an den fertilen Trieben deutliche Jahrestriebgrenzen auf. Die neuen Triebe sind oft wegen einer lebhaften Färbung (hellgrün,

¹ Die schwierigen Artsbestimmungen sind in den meisten Fällen von Herrn Apotheker C. JENSEN revidiert worden, dem ich an dieser Stelle für wertvolle Hilfe meinen herzlichsten Dank bringe.

gelb, rot u. a.) leicht zu erkennen. Im Laufe des Sommers verschwinden indessen diese hellen Farben, und die zart weinroten Triebe z. B., die die Lauberneuerung mehrerer Arten so augenfällig machen, werden allmählich dunkelgrün oder braun und können dann im folgenden Frühling den

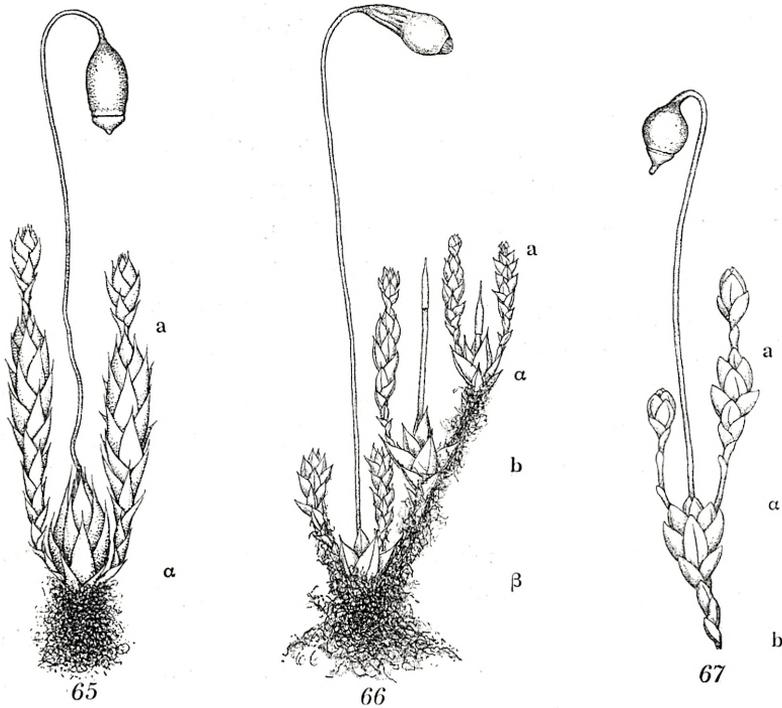


Fig. 65—67. *Bryum* im Treiben. a—α, vorjähriger Sommertrieb; das Stück oberhalb von a ist der junge diesjährige Frühlingstrieb. Fig. 65. *Bryum bicolor* DICKS. Dänemark; 22. März; $\times 12$. Fig. 66. *B. versisporum* BOM. Färöer; 8. April; $\times 5$. Fig. 67. *B. Marratii* WILS. Dänemark; 25. Juli; $\times 5$. Vgl. Text.

dunklen Hintergrund für die neue Farbenpracht bilden.

Am sichersten lassen sich die interessanten Laubwechselphänomene verfolgen, wenn man sich ganz bestimmte Polster aussucht und diese ein ganzes Jahr hindurch so oft

wie möglich inspiziert. So untersuchte ich z. B. *B. pendulum*, *B. inclinatum*, *B. salinum* (Fig. 71) u. a. m. und auf den Färöern besonders *B. versisporum* (Fig. 66, 68), deren fleischfarbige Neutriebe und reichliche Fruchtansetzung sie für Untersuchungen besonders gut geeignet machten.

Die meisten Sprosse beginnen die Lauberneuerung (Fig. 65—66) am Schluss des Winters oder mit dem beginnenden Frühjahr. Der junge Frühlingstrieb (Fig. 67) besitzt unten kleine, schuppenförmige Blätter und relativ lange Internodien. Wenn der später entwickelte Sommertrieb vegetativ ist (und dies ist meistens der Fall), so setzt der Frühlingstrieb diesen monopodial fort (Fig. 65—67).

Etwa im Laufe eines Vierteljahres ist der Frühlingstrieb ausgewachsen (Fig. 67); sein Längenwachstum ist dann eingestellt, und an einigen Trieben wird die Stengelspitze mit Geschlechtsorganen bedeckt, die von einer Rosette von grossen, breiten Blättern umgeben sind (Perichaetium). In der Regel sind die fertilen Triebe so kurz, dass sie kleinen Zwiebeln ähnlich sehen.

Naht der Frühling seinem Ende, so sind die Geschlechtsorgane reif, und etwa einen Monat später (Juni—Juli) reift die am vorjährigen Frühlingstriebe entwickelte Frucht. Die Entwicklung der Frucht beansprucht also (bei der Mehrzahl der Arten) reichlich ein Jahr.

Wenn im April—Mai der Frühlingstrieb fertig entwickelt ist, tritt die Sommerruhe ein, die gewöhnlich 1—2 Monate dauert. Aber im Laufe des Sommers fangen viele Triebe wieder an zu wachsen (Fig. 68—69), und es kann dann ein in der Regel recht langer, vegetativer Sommertrieb entwickelt werden, der an floralen Frühlingstrieben vom Perichaetium kommt oder an vegetativen Trieben das Wachstum monopodial fortsetzt.

Der Sommertrieb braucht 2—3 Monate für seine Entwicklung, dann kann die Winterruhe eintreten.

Aber diese allgemeinen Bemerkungen über *Bryum* beschreiben nur in groben Hauptzügen den Laubwechsel und



Fig. 68—70. *Bryum*. Fig. 68. *B. versisporum* Bom. im Sommertrieben begriffen; am Sprosse links sieht man junge Sommertriebe. α—a, dies-jähriger Frühlingstrieb. a—β, vorjähriger Sommertrieb. Färöer; 2. Juli; × 6. Fig. 69. *B. alpinum* Huds. im Sommertrieben begriffen. Färöer; 17. August; × 5.

Fig. 70. *B. argenteum* L. mit entwickelten Sommertrieben oben an der Pflanze. Dänemark; 12. Dezember; × 8. Vgl. Text.

wollen nur ausdrücken, dass die Entwicklung des Jahrestriebs bei den meisten Pflanzen eines Polsters in der Regel einen derartigen Verlauf hat.

Die aufgestellten Regeln erleiden jedoch so viele Ausnahmen, dass eine Untersuchung eines grösseren Polsters einer unserer gewöhnlichen Arten (z. B. *B. inclinatum* oder *B. pendulum*) einen verwirrenden Eindruck macht.

Die einzige Jahreszeit, wo das *Bryum*-Polster eine erwartungsgemässe Entwicklung durchmacht, ist der Frühling; da findet eine generelle Lauberneuerung statt, indem fast überall (an allen Sprossen) ein Frühlingstrieb auftritt. Aber selbst dann gibt es immer einige Triebe, die der Periodizität der anderen nicht Folge leisten.

Die Zeitpunkte für Beginn, Aufhören und Dauer der Sommerruhe sind gleichfalls sehr individuell. Einige Triebe setzen ihr Wachstum gleich nach Fertigentwicklung des Frühlingstriebes fort, so dass es nach den Triebgrenzen zu urteilen keine Sommerruhe gibt. Andere Triebe haben eine lange Ruheperiode, die z. B. $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ oder ein ganzes Jahr dauern kann. Und wenn das Wachstum dann endlich wieder einsetzt, entwickelt sich ein dünner Trieb mit gestreckten Internodien, der die Blätter zur Oberfläche des Polsters ins Licht emporhebt (Fig. 69 A).

Die Dauer der Wachstumsperiode ist ziemlich konstant (2—3 Monate), bis die neugebildeten Triebe eine für die betreffende Art charakteristische, geringe Länge erreicht haben. Die Ruheperioden dagegen weisen bei *Bryum* nicht nur was Länge, sondern auch was Zahl und Zeitpunkte betrifft, grosse Unterschiede auf.

Wie im vorhergehenden schon des öfteren erwähnt, besitzen die meisten der untersuchten Moose eine ziemlich regelmässige bizyklische Jahresperiodizität. Das ist aber bei

Bryum nicht immer der Fall; denn einige Pflanzen eines Polsters entwickeln jährlich nur einen Trieb (und zwar meistens im Frühling); andere bilden jährlich zwei Triebe. Es finden sich aber nicht selten Individuen, deren Jahrestriebe im Laufe von 3 oder sogar 4 verschiedenen Wachstumsperioden entwickelt sind.

Die verwickelteste Periodizität fand ich z. B. bei *B. salinum* (Fig. 71); jedoch auch bei *B. inclinatum* und *B. pendulum* haben die verschiedenen Triebe eines Polsters eine unter sich stark abweichende Periodizität, so dass man zu jeder Jahreszeit treibende Sprosse finden kann, während gleichzeitig andere Triebe desselben Polsters ruhen und andere wiederum reife Geschlechtsorgane oder junge Früchte verschiedener Entwicklungsstufen tragen.

Z. B. bei *B. inclinatum*, *B. pendulum* und vielen anderen Arten bewirkt das anbrechende Frühjahr, dass an der Spitze der Seta bald eine Kapsel gebildet wird. Wenn auch das Alter der Seta bei den verschiedenen Individuen verschieden ist (Fig. 66), reifen doch (Fig. 70, 72) meistens alle im nämlichen Jahre angelegten Früchte zu gleicher Zeit (in Dänemark: Juni—Juli).

Diesem Umstande muss bei der Altersbestimmung der verschiedenen Jahrestriebe grosse Bedeutung beigemessen werden. Denn wenn an einem Spross im Laufe eines Jahres vielleicht auch 1—4 fertile Triebe entwickelt sind, so weiss man doch, dass sie demselben Jahrestrieb angehören, wenn sich ihre Kapseln auf derselben Entwicklungsstufe befinden.

Das Alter der verschiedenen Jahrestriebe eines Polsters z. B. von *B. inclinatum*, den man zur Sommerzeit untersucht, kann dann folgendermassen bestimmt werden: die vorjährigen Jahrestriebe tragen reife Kapseln, während an

dem im Alter unmittelbar vorausgehenden faulende Früchte sitzen. An den fertilen, diesjährigen Trieben findet man ganz junge Früchte, deren Seta verschiedenes Alter hat, je nach dem Alter des die betreffende Frucht tragenden Triebs.

Bei einer kleineren Anzahl von *Bryum*-Arten verläuft indessen die Entwicklung der Frucht in abweichender Weise. Am besten konnte ich dies bei dem auf Fig. 71 gezeigten *B. salinum* HAG. verfolgen. Vier Jahre hindurch habe ich in zahlreichen lebenden Vegetationen auf einer Strandwiese in Dänemark die Triebentwicklung bei dieser Art beobachten und zu wiederholten Malen folgendes feststellen können:

Die meisten Individuen von *B. salinum* erfahren im Frühling eine ungefähr gleichzeitige Lauberneuerung. Die Frühlingstriebe (unmittelbar unter β auf Fig. 71) sind fertil, und ihre Früchte reifen zu ungefähr derselben Zeit im folgenden Sommer (Juli).

Nach kürzerer oder längerer Sommerruhe beginnt die Entwicklung von Sommertrieben (β —b). Auch diese entwickeln oft Früchte; sie reifen jedoch (im Gegensatz zu *B. inclinatum*, *B. retusum* (Fig. 72) und *B. pendulum*) nicht gleichzeitig mit den Früchten des Frühlingstriebes im folgenden Sommer, sondern erst im nächsten Herbst (September—Oktober).

Fig. 71 zeigt uns eine Pflanze von *B. salinum*, die im September eingesammelt wurde: der vorjährige Frühlingstrieb (unter β) trägt eine relativ grosse, hängende Frucht, die schon im Juli reif war; dann fiel der Deckel ab, und die Sporen wurden ausgestreut.

Der vorjährige Sommertrieb (β —b) trägt ebenfalls eine Frucht; diese hat aber den Deckel noch nicht abgeworfen, weil sie erst in einigen Wochen reif sein wird. Diese Herbst-

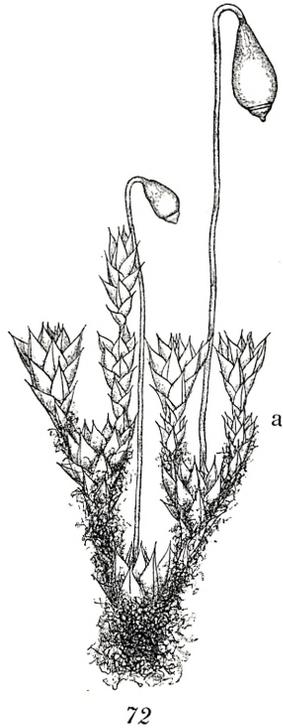
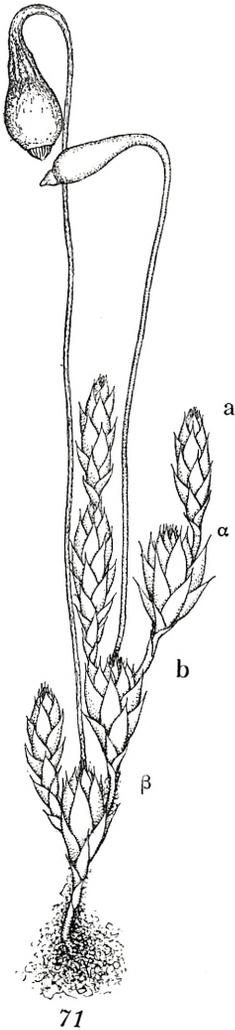


Fig. 71—72. *Bryum*. Fig. 71, *B. salinum* HAG. mit entwickelten diesjährigen Sommertrieben (a— α), einer reifen Frucht am vorjährigen Frühlingstrieb (unter β) und einer noch nicht reifen Frucht am vorjährigen Sommertrieb (β —b). α —b diesjähriger Frühlingstrieb. Dänemark; 13. September; $\times 8$.

Fig. 72. *B. retusum* HAG. in der Sommerruhe befindlich. Oberhalb der Jahrestriebgrenze, a, sieht man diesjährige Frühlingstriebe; einer derselben hat schon einen Sommertrieb gebildet. Die beiden Früchte werden von Trieben verschiedenen Alters hervorgebracht, reifen jedoch zu gleicher Zeit. Färöer; 3. Juli; $\times 5$.

frucht (Fig. 71) ist, wie man sieht, was Grösse, Gestalt und Stellung betrifft, von der Frucht des Frühlingstriebes so verschieden, dass man die Pflanze als eine selbständige Art auffassen könnte, wenn die anderen Früchte nicht daneben sässen. Bezüglich des Peristoms oder der Grösse der Sporen bestand jedoch kein Unterschied.

In einigen Polstern sind diese interessanten Herbstfrüchte in erheblicher Zahl vorhanden, während andere nur wenige oder gar keine aufweisen. Gewöhnlich werden jedoch im Herbst weniger Früchte entwickelt als im Sommer.

Auch von diesen Hauptzügen in der Fruchtentwicklung gibt es viele Ausnahmen, die dadurch bedingt sind, dass man zu jeder Jahreszeit treibende Pflanzen finden kann. Und einige der jungen Triebe entwickeln Früchte; da diese aber bei *B. salinum* z. B. (im Gegensatz zu den meisten anderen Arten) alle fast dieselbe Zeitspanne für die Entwicklung erfordern, ist die Folge die, dass man (besonders im Herbst) immer reife Früchte und in einem bestimmten Zeitpunkt Früchte fast aller Entwicklungsstadien antreffen kann.

Solch ein Polster mag dann sehr bunt und verwirrend aussehen; und die Schwierigkeiten werden noch grösser, wenn man die einzelnen Pflanzen untersucht, um das Alter der einzelnen Triebe zu bestimmen. Es wird sich sogar in einigen Fällen als unmöglich erweisen, die Entscheidung zu treffen, welchen Jahrestrieben die betreffenden Rosetten angehören; denn die Triebentwicklung wird das ganze Jahr hindurch ununterbrochen fortgesetzt und die Reifezeit der Früchte weicht dementsprechend von einander ab.

Betrachtet man das Polster als Ganzes, so gibt es keine Winterruhe; dagegen ist die Entwicklung der einzelnen Pflanzen entschieden periodisch, auf so sonderbare Weise

aber, dass die verschiedenen Triebe sich nicht gleichzeitig auf derselben Entwicklungsstufe befinden. Denn einige Individuen »fassen« eine gegebene Jahreszeit als »Frühling« auf (d. h. sie treiben); zu gleicher Zeit finden sich an anderen Sprossen reife Geschlechtsorgane oder junge wachsende Triebe (Sommerstadium), während wiederum andere Triebe gleichzeitig im Herbst- oder Winterstadium sich befinden können (sie ruhen). Am besten halten noch die einzelnen Triebe im Frühling mit einander Schritt, wo man mit einiger Berechtigung von einer Lauberneuerung des ganzen Polsters reden könnte.

B. salinum bildet bezüglich der Triebentwicklung keinen isolierten Fall innerhalb der Gattung. Denn bei *B. purpurascens* (BROWN) und *B. lacustre* BLAND. ist die Periodizität eine ähnliche. Diese Arten habe ich in Dänemark in der Natur beobachten können und fand im Herbst sowohl Früchte als Triebe in allen möglichen Stadien.

Ferner erwähnt LIMPRICHT, dass bei *Bryum warneum* BLAND. und *B. calophyllum* R. BR. zweimal jährlich Früchte reifen. Ob bei anderen *Bryum*-Arten oder vielleicht bei ganz anderen Gattungen etwa ähnliche Verhältnisse bestehen, muss noch untersucht werden. Auf Island stellte ich bei *Conostomum boreale* etwas Ähnliches fest.

3. Beziehungen der Lauberneuerung zum Wechsel der Jahreszeiten.

Im obigen verfolgten wir die Triebentwicklung bei einzelnen Moosen. Im folgenden werden wir den Versuch machen, auf Grundlage dieser Aufschlüsse uns über die Reaktion der Moose auf den Wechsel der Jahreszeiten einen gesammelten Überblick zu bilden:

Der Winter ist, was das Längenwachstum der vegetativen Triebe betrifft, meistens keine absolute Ruhezeit. Denn vom Anfang bis zum Schluss des Winters kann man feststellen, dass viele Moose ihr Längenwachstum begonnen haben (Fig. 73—82). Schon im Dezember, bevor die Schnee-

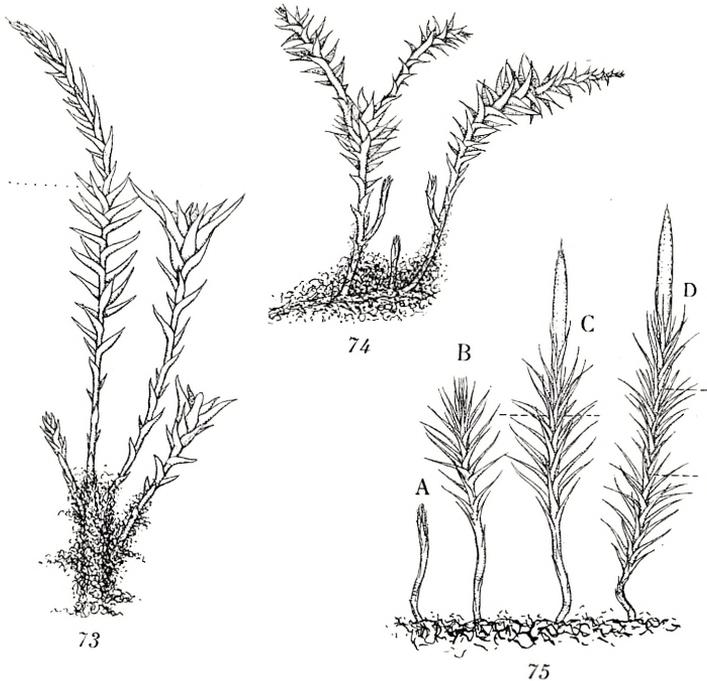


Fig. 73—75. Winter-Stadien. Neutriebe an der Basis der älteren Triebe. Fig. 73. *Mnium hornum*; männliche Pflanze. Grenze zwischen vorjährigem Frühlings- und Sommertrieb durch Tüpfelung gekennzeichnet, Dänemark; 25. Dezember; \times 4.

Fig. 74. *Plagiothecium silvaticum*. Dänemark; 24. Januar; \times 2. Fig. 75. *Polytrichum juniperinum*. A, junger diesjähriger Trieb. B, vorjähriger vegetativer Trieb. C, zweijähriger fertiler Trieb. D, dreijähriger Trieb mit junger Frucht. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Dänemark; 1. Januar; \times 3.

glöckchen (*Galanthus*) noch hervorgebrochen sind, findet man in den Moospolstern die jungen Frühlingstriebe von

Plagiothecium (Fig. 74), *Mnium hornum* (Fig. 73), *Polytrichum* (Fig. 75), *Georgia* (Fig. 77), *Catharinaea* (Fig. 76), *Mnium androgynum* (Fig. 80) und vielen anderen, die sonderbarerweise in der dunkelsten und kältesten Jahreszeit, die für die Vegetationspunkte der feinen Stengel die denkbar ungünstigste scheinen möchte, mit dem Wachstum einsetzen.

Die rauhe Jahreszeit bietet jedoch kein Hindernis für das fortgesetzte Wachstum der jungen Frühlingstriebe; und die meisten Arten haben vor der Belaubung der Bäume und auch, bevor der Schatten der niedrigeren Phanerogamen zu kräftig wird, ihre Blätter fertig entwickelt.

Der genaue Zeitpunkt für den Beginn des Wachstums des Frühlingstriebes ist in der Regel nicht anzugeben, teils weil die einzelnen Individuen sich etwas verschieden verhalten können, und teils weil die Neutriebe ohne Präparierung erst zu sehen sind, wenn sie so lange gewachsen haben, dass sie über die Blätter, die sie bisher verdeckten, hinausragen.

Aus diesen Gründen habe ich im obigen nur recht ungefähre Zeitangaben machen können. Und die folgenden Zeitpunkte sind durchgehends etwas zu spät angesetzt, weil man erst nach Verlaufe einiger Zeit die Neutriebe gewahr werden kann.

In Dänemark

habe ich 15 Jahre hindurch die Lauberneuerung der Moose beobachtet; und im folgenden teile ich die Zeitpunkte für den Beginn des Treibens bei einigen der Arten mit, die ich am häufigsten in der Natur untersuchen konnte. Meine Beobachtungen bedürfen jedoch in hohem Masse der Ergänzung; man muss dahin streben, dass die

Lauberneuerung der Moose ebenso aufgeklärt ist wie die unserer Waldbäume.

Bei folgenden dänischen Moosen begann das Treiben in folgenden Zeitpunkten:

Dezember:

Polytrichum juniperinum und andere Arten, *Pogonatum subrotundum*, *Mnium hornum*, *Pohlia nutans*, *Georgia pellucida*, *Mnium androgynum*.

Januar:

Catharinea undulata, *Plagiothecium silvaticum*, *Lophocolea heterophylla*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum montanum*, *Diphyscium sessile*.

Februar:

Gymnocybe palustris, *Dicranum scoparium*, *Brachythecium rutabulum*, *B. velutinum*, *Isothecium viviparum*, *Lepidozia reptans*, *Mnium punctatum*, *M. cuspidatum*, *M. undulatum*, *Eurhynchium striatum*, *Hylocomium squarrosum*, *H. triquetrum*, *Anomodon viticulosus*, *Bryum bicolor*, *B. pseudotriquetrum*, *Funaria hygrometrica*, *Hymenostomum microstomum*, *Pleuridium alternifolium*, *Pottia intermedia*, *Phascum acaulon*, *Climacium dendroides*, *Dicranella varia*, *Diplophyllum albicans*, *Leucobryum glaucum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. repens*, *P. elegans*, *P. undulatum*, *Encalypta contorta*, *Barbula unguiculata*, *B. convoluta*, *Thuidium tamariscifolium*.

März:

Hylocomium proliferum, *H. parietinum*, *H. loreum*, *Pohlia carnea*, *Scleropodium purum*, *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius*.

Zu Anfang des Frühlings (März) hatte bei allen unter-

suchten Moosen das Frühlingstreiben angefangen; und bei allen acrocarpen Arten ist in der Mitte des Frühlings (April) oder spätestens im Mai der Frühlingstrieb ausgewachsen. Am Ende des Frühlings sind die Geschlechtsorgane reif, und dann erfolgt die Befruchtung.

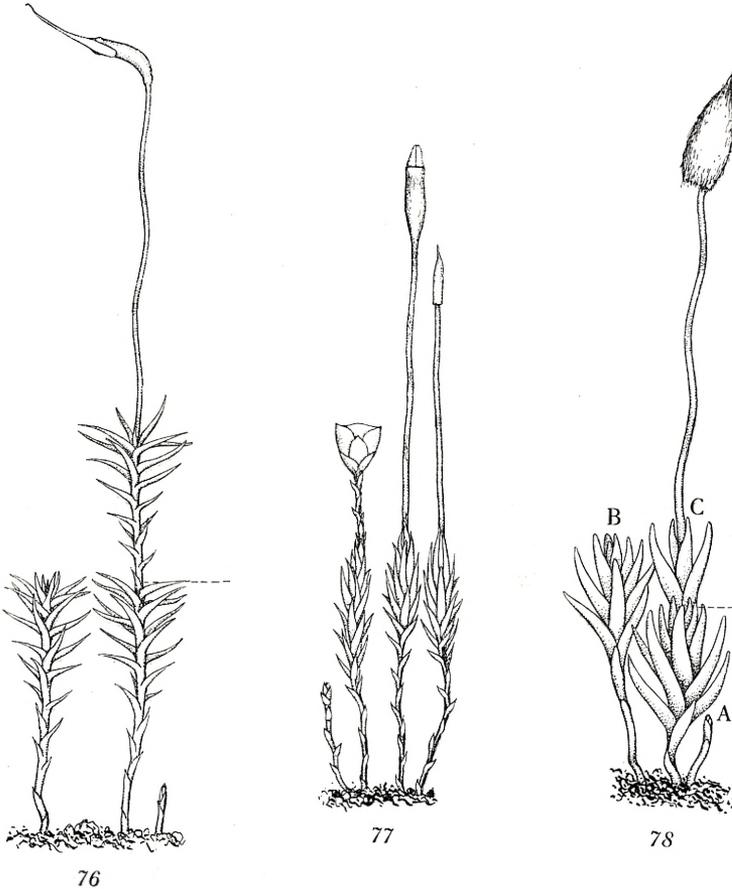


Fig. 76—78. Winter-Stadien. Neue Triebe brechen aus den im Erdboden befindlichen Rhizomen hervor. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Fig. 76. *Catharina undulata*. Dänemark; 24. Januar; $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 77. *Georgia pellucida*. Dänemark; 25. Dezember; $\times 5$. Fig. 78. *Pogonatum polytrichoides*. A, diesjähriger Frühlingstrieb. B, vorjähriger vegetativer Trieb. C, zweijähriger fertiler Trieb. Dänemark; 1. Januar; $\times 8$.

Die Färöer.

Auf dieser interessanten Lokalität ist der Winter sehr dunkel und stürmisch, aber feucht und nicht sehr kalt, da die Inseln bei ca. 62° n. Br. im Golfstrom liegen. Ich stellte hier (1922—23) bei einigen der gewöhnlichsten Moose folgende Zeitpunkte für das Frühlingstreiben fest:

Januar bis Februar:

Bryum ventricosum, *B. alpinum*, *Philonotis fontana*, *Diphygium sessile* (Fig. 81), *Pogonatum nanum*, *Mnium hornum*, *Polytrichum piliferum*, *P. commune*, *P. alpinum*, *Eucalyx obovatus*, *Anisothecium squarrosum* f. *fontana*, *Pterigynandrum filiforme* var. *decipiens*, *Chiloscyphus pallescens*, *Orthotrichum rupestre*, *Scapania purpurascens*, *Amblystegium filicinum*, *A. rivulare*, *Bryum versisporum*, *Grimmia maritima*, *G. apocarpa*, *G. elliptica*, *G. acicularis*, *G. fascicularis*, *G. ovata*, *G. funalis*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Acrocladium cuspidatum*, *Mnium undulatum*, *M. punctatum*, *Andreaea petrophila*, *Glyphomitrium Daviesii*, *Ptychomitrium polyphyllum*, *Ulota maritima*, *Bartramia ityphylla*, *Ditrichum homomallum*, *Marsupella emarginata*, *Blindia acuta*, *Plagiochila asplenioides*, *Alicularia scalaris*, *Catharinea undulata*, *Diplophyllum albicans*, *Tortella rutilans*, *Breutelia chrysocoma*, *Pogonatum polytrichoides*, *Oligotrichum incurvum*, *Tortula muralis*, *T. subulata*, *Anomobryum filiforme*, *Plagio-bryum Zierii*, *Webera (Pohlia) nutans*, *W. cruda*, *Anoectangium lapponicum*, *Plagiothecium silvaticum*, *P. Roeseanum*, *Hookeria lucens*, *Hylocomium loreum*, *Kantia trichomanis*, *Conostomum boreale*.

März:

Hylocomium splendens, *Thuidium tamariscinum*, *Andreaea Rothii*, *Fissidens adianthoides*, *F. osmundioides*.

April:

Sphagnum sp., *Pleurozia purpurea*, *Dicranella heteromalla*,
Webera elongata.

Aus den obigen ungefähren Angaben erhellt, dass die

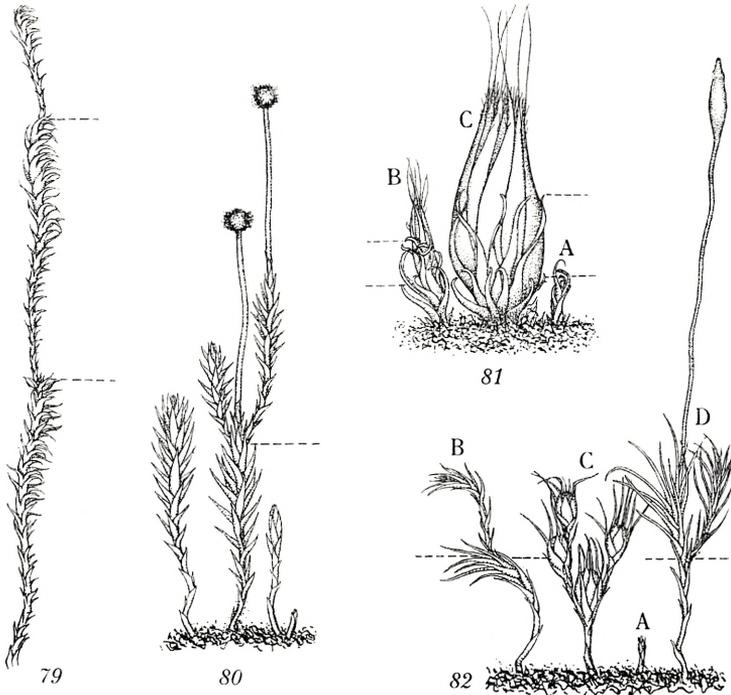


Fig. 79—82 Winter-Stadien. Jahrestriebgrenzen getüpfelt. Neue Triebe an der Basis der älteren Triebe. Fig. 79. *Schisma adunca*. Färöer; 5. Dezember; $\times 6$. Fig. 80. *Mniun androgynum*. Vegetative Triebe verschiedenen Alters. Dänemark; 1. Januar; $\times 8$. Fig. 81. *Diphyscium sessile*. A, einjährige Pflanze. B, zweijährige Pflanze mit Perichaetium. C, dreijährige Pflanze mit Frucht. Färöer; 16. Januar; $\times 7$.

Fig. 82. *Ditrichum homomallum*. A, diesjähriger Trieb. B, zweijähriger vegetativer Trieb. C, männliche Pflanze (2 Jahre alt). D, zweijährige Pflanze mit Frucht. Dänemark; 24. Januar; $\times 7$.

Lauberneuerung bei einigen Moosen auf den Färöern etwas später als in Dänemark eintritt. Wenn einmal im Laufe des Frühlings der Frühlingstrieb fertig ist (Fig. 85), stockt das

Längenwachstum der Triebe vorübergehend, und es beginnt die Sommerruhe. Diese wegen des Zeitpunktes so interessante Einstellung des Wachstums wird nicht unterbrochen, wenn auch die denkbar vorteilhaftesten klimatischen Verhältnisse, wie etwa Regen, erhöhte Temperatur usw. eintreten.

Untersucht man eine Art wie z. B. *Ceratodon*, die auf höchst verschiedenen Substraten — Erde, Steinen, Bäumen, Holz, Dächern u. a. — mit sehr verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen anzutreffen ist, so beginnen in allen Polstern die verschiedenen Phasen in der Triebentwicklung zu ungefähr derselben Zeit; und selbst die günstigsten Aussenbedingungen heben die Periodizität nicht auf; sie können nur — innerhalb gewisser Grenzen — die Zeitpunkte verrücken.

Die Dauer der Sommerruhe ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden; bei *Ceratodon* betrug sie etwa 3 Monate. Am kürzesten ist sie bei den Arten, die die längsten Jahrestriebe entwickeln; und vielleicht wird es sich herausstellen, dass sie bei einigen der grössten Hypnaceen gänzlich fehlt(?) Hierfür fehlen mir jedoch noch eingehendere Untersuchungen, denn die Dauer der Sommerruhe ist schwer zu bestimmen, weil man nicht leicht unmittelbar feststellen kann, ob ein Trieb das Wachstum eingestellt hat oder nicht. Nur wenn an der Stengelspitze Geschlechtsorgane gebildet sind, weiss man bestimmt, dass das Längenwachstum aufgehört hat.

Sonderbarerweise findet das Aufhören der Sommerruhe und der Wiederbeginn des Wachstums zu einer hierfür anscheinend ungünstigen Zeit statt, und zwar in den Monaten Juni—Juli, obwohl die Dürre gerade dann besonders intensiv ist, und obwohl die Temperaturverhältnisse ganz

andere sind als im Winter, wo der Frühlingstrieb zu wachsen anfang. Obgleich die schattenspendenden Phanerogamen gerade im Hochsommer drohend über die Moose niederhängen, beginnen diese dennoch eine ganz neue Triebgeneration, die meistens vegetativen Sommertriebe, zu entwickeln.

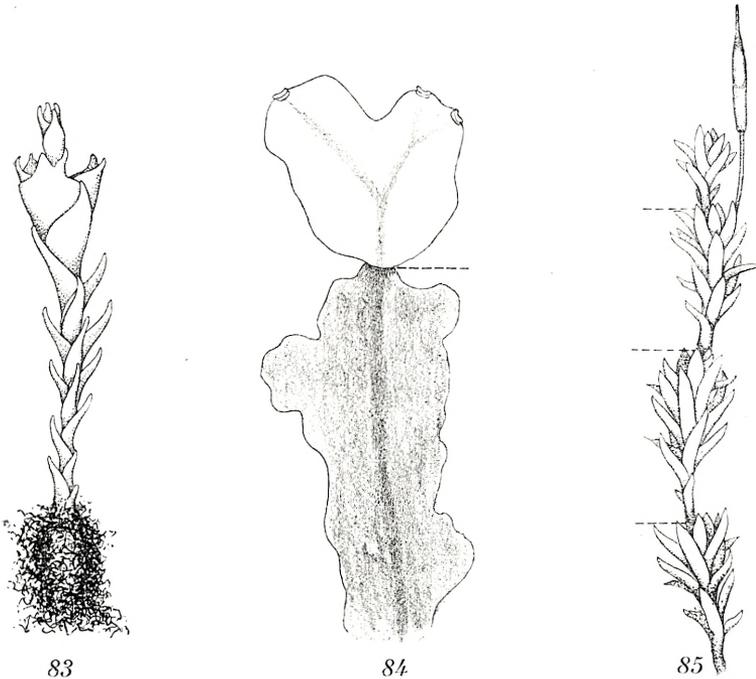


Fig. 83. Winterruhe. *Oligotrichum incurvum*. Der Sommertrieb ragt über das schalenförmige Androeceum empor, das den Frühlingstrieb abschliesst. Färöer; 25. Oktober; $\times 8$.

Fig. 84. Belaubung. *Fegatella conica*. Dänemark; 10. Mai; $\times 1\frac{1}{2}$.

Fig. 85. *Encalypta contorta*. Frühlingsbelaubung beinahe beendet. Zuoberst an der Pflanze Frühlingstrieb. Dänemark; 10. Mai; $\times 8$. Jahrestriebgrenzen getüpfelt.

Im Laufe von 2—3 Monaten sind die Sommertriebe ausgewachsen (Fig. 86—87). Aber zu dieser Zeit (September) fallen die toten Blätter der Phanerogamen auf die Moospolster nieder, die besonders in Wäldern stark darunter zu

leiden haben und oft absterben; die Herbststürme tragen das fallende Laub zu dichten, beschattenden Schichten auf die nun frischgrünen Moose hin.

Während des grössten Teils des Herbstes (Oktober—November) ist bei vielen Arten das Längenwachstum der Sprosse eingestellt. Aber besonders die langen Triebe der pleurocarpen Moose bringen doch auch jetzt neue Blätter hervor.

Keins unserer Moose besitzt die Fähigkeit, die toten Blätter abzuwerfen, wie die Waldbäume es können. Sie bleiben verwelkt an den Stengeln sitzen (wie z. B. bei Gramineen), bis diese verfault sind. Die Blätter leben so lange, bis sie von jüngeren Blättern beschattet werden, die über den älteren entwickelt werden. Dies dauert in der Regel nicht mehr als ein halbes Jahr und in dichten Polstern bei weitem nicht so lange. Die Moose sind immergrün.

Die normale Lebensdauer der einzelnen Moospflanzen ist je nach den Arten sehr verschieden. Die kleinsten Arten leben nur $\frac{1}{2}$ —1 Jahr; dies gilt z. B. für Arten von *Ephemerum*, *Phascum*, *Acaulon*, *Pottia* u. v. a.

Unsere kräftigsten *Polytrichum*-Arten machen mehrere Verstärkungsjahre durch, bevor sie Früchte entwickeln; darauf stirbt die Pflanze ab (wie *Agave*).

Die Individuen der meisten anderen Arten können dagegen mehrere Male Früchte entwickeln. Es verhält sich aber bei vielen acrocarpen Arten so, dass ein Trieb, nachdem er eine Frucht entwickelt hat, anscheinend durch die grosse Stoffproduktion geschwächt ist. Er wird so z. B. erst nach einiger Zeit (1—2 Vegetationsperioden) verjüngt und bildet dann gern einen dünnen, langen Trieb, der die neugebildeten Blätter zur Oberfläche des Polsters emporhebt. Die fertilen Individuen sind doch oft derart ge-

schwächt, dass sie absterben, nachdem sie Früchte getragen haben.

Die toten Triebe werden durch neue ersetzt, die an der Basis der älteren und meistens am Rande des Polsters entwickelt werden, das sich auf diese Weise seitwärts ausdehnt.

Die neuen Pflanzen werden merkwürdigerweise zu allen

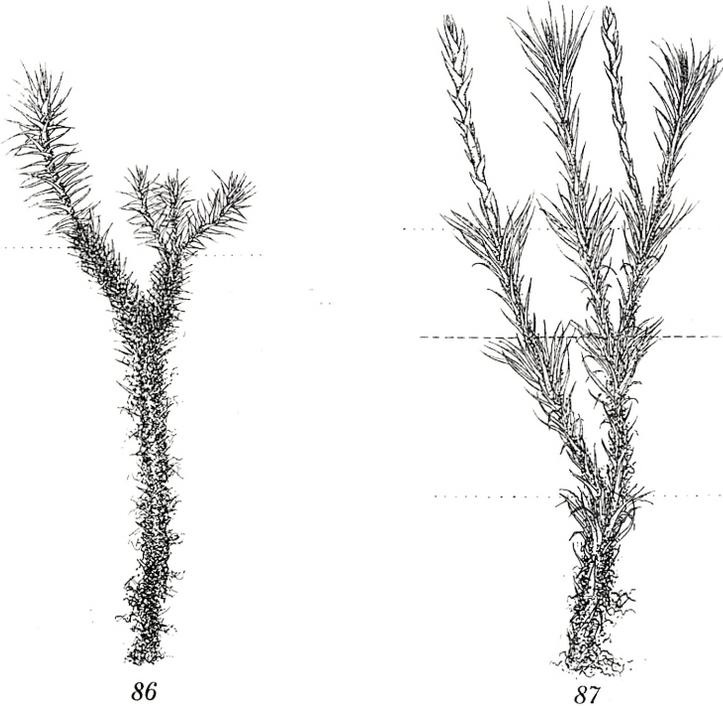


Fig. 86—87. Winterruhe. Grobe Tüpfelung bezeichnet die Jahrestriebgrenzen; feinere die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb. Fig. 86. *Breutelia chrysocoma*. Färöer; 10. Oktober; $\times 1\frac{1}{2}$. Fig. 87. *Dicranum flagellare*. 2 fadenförmige Sommertriebe sind vegetative Fortpflanzungsorgane. Dänemark; 25. Dezember; $\times 5$.

Jahreszeiten angelegt, und sie sind in diesem Zusammenhang dadurch besonders interessant, dass sie eine auffallend selbständige Periodizität besitzen, die, so lange diese Pflanzen ganz jung sind, oft nicht dieselbe ist wie im Mutterpolster.

Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man z. B. eine nicht zu dichte Vegetation einer der grossen *Polytrichum*-Arten untersucht. Man wird dann zu jeder Jahreszeit junge, im Wachsen begriffene Pflanzen finden können, — auch wenn die übrigen Individuen des Polsters in Ruhe sind (z. B. im Winter).

Wenn man von einem ökologischen Standpunkt aus die Frage stellen würde, ob die eigentümliche Periodizität der Moose dieselben mit den klimatischen Schwankungen in Harmonie bringt, so muss diese Frage dahin beantwortet werden, dass dies, was die Assimilationsperioden betrifft, der Fall zu sein scheint.

Die geringe Grösse der Moose macht sie noch abhängiger vom Sonnenlicht als die Phanerogamen, mit denen sie wetteifern müssen. Besonders deutlich sieht man dies bei Moosen, die im Schatten unserer Wälder leben; es gibt nämlich fast gar keine Moosvegetationen in dichten Nadelwäldern, weil dort zu jeder Jahreszeit nur wenig Licht auf den Waldboden hinunterdringt. Auf Lichtungen dagegen findet man sogar ausserordentlich üppige Moosvegetationen.

In unseren laubwechselnden Wäldern ist die Moosvegetation nur an Bäumen und sonstigen hochgelegenen Orten üppig, die nicht vom abfallenden Laub zugedeckt werden oder sonstwie tiefem Schatten ausgesetzt sind. Hier können die Moose Licht genug bekommen, wenn sie nur imstande sind, die hellsten Perioden des Jahres auszunützen; und dazu befähigt sie eben ihre sonderbare Periodizität, wie wir im folgenden näher feststellen werden. Von vornherein muss aber wieder betont werden, dass das Wort »Ruhe« nur besagen will, dass das Längenwachstum der Triebe ruht; die übrigen physiologischen Prozesse brauchen aus dem

Grunde nicht eingestellt zu sein. Vielleicht ist die Moospflanze zu keiner Jahreszeit in absoluter Ruhe, wenn die Aussenbedingungen bloss nicht so ungünstig sind, dass sie Ruhe induzieren. Auf eine Periode lebhaften Wachstums folgt eine Periode, die für diesen Prozess zwar eine Ruhe bedeutet; aber zu gleicher Zeit sind die Pflanzen bezüglich der Kohlensäureassimilation entschieden aktiv.

Der Frühling ist hell, schon lange bevor die Waldbäume ausschlagen. Sogar bevor die Buschwindröschen (*Anemone*) und die übrigen Schattenspendler des Waldbodens die bescheidenen Lichtansprüche der Moose bedrohen, ist das Treiben der Moose beendet, und die Sommerruhe beginnt. Die neuentwickelten Frühlingstriebe, die ja zu der ersten Prachtentfaltung des Frühlings gehören, befähigen eben die Moose, den Anfang der Ruhezeit als eine Assimilationsperiode zu benutzen.

Wenn die Waldbäume sich belaubt haben, ist der Waldboden tief beschattet; und da es zu gleicher Zeit sehr trocken sein kann, ist namentlich der erste Hochsommer für die Moose eine schlechte Zeit, und die Kohlensäureassimilation wird periodisch gewiss eingestellt.

Fällt das Laub zu Anfang des Herbstes, wird es für diejenigen Moose, die nicht so niedrig wachsen, dass sie vom abfallenden Laub zugedeckt werden, wieder relativ hell. Zugleich sind die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse günstig, und diese Bedingungen werden von den Sommertrieben ausgenutzt, die gerade jetzt ihr Längenwachstum beendet haben. Es setzt nun die zweite jährliche Ruheperiode ein, aber während des ganzen Herbstes prangen die Blätter der Moospolster in frischer, grüner Schönheit, die den Beobachter vermuten lässt, dass die Kohlensäureassimilation nun ein neues Maximum erreicht hat.

Gegen Ende der Ruheperiode im Herbst gibt es wieder relativ wenig Licht; an Wasser ist zwar kein Mangel, aber periodisch kann der Frost bewirken, dass die Blätter eintrocknen und sich kräuseln, wodurch die Assimilation auch behindert wird.

Insofern die Frage ohne Experimente zu entscheiden ist, muss man also annehmen, dass die Periodizität der Moose dieselben mit den durch die klimatischen Schwankungen unseres Landes bedingten Aussenbedingungen in Harmonie bringt.

4. Ursachen der Wachstumsperiodizität.

Bekanntlich kann die Periodizität der Pflanzen entweder 1) autogen oder 2) induziert sein. Im folgenden werden wir die Frage erörtern, ob das Wachstum der Moose ausschliesslich durch günstige Aussenbedingungen induziert ist und eingestellt wird, bloss weil äussere Verhältnisse die Moospflanzen zur Ruhe zwingen.

Was zunächst die Wachstumsperioden betrifft, so findet eine derartige Induktion jedenfalls bei der Mehrzahl der untersuchten Moose nicht statt; denn die Frühlingstriebe beginnen oft ihr Wachstum gerade in der Periode des Jahres (Winter), die für die zarten Triebspitzen in der periodisch gefrorenen Erde, wo sie oft von Eis umgeben sind, so ungünstig wie möglich scheinen; zu gleicher Zeit kräuseln sich die Blätter und vermögen kein Wasser aufzunehmen.

Dass es nicht die winterlichen Aussenbedingungen sind, die die Moostriebe zum Wachsen bringen, erhellt ferner aus dem Umstande, dass auch eine Wachstumsperiode im Sommer einsetzt, wo sowohl Licht-, Wärme- als Feuchtigkeitsverhältnisse von denen des Winters grundverschieden sind.

Wenn im Juni der Sommertrieb sein Wachstum beginnt, kann die Dürre relativ intensiv sein; nur die Temperatur scheint günstig.

Wenn es die klimatischen Verhältnisse wären, die die Moose zum Wachsen induzierten, so würden diese also ausgerechnet die schlechtesten Perioden des Jahres benutzen, wo die zarten Vegetationspunkte der Triebe von der Ungunst des Klimas am stärksten bedroht werden.

Im Gegensatz zu den Wachstumsperioden scheinen die Ruheperioden sonderbarerweise zu einer Jahreszeit einzutreten, die eben dem Wachstum günstig ist:

Die eine Ruheperiode fällt nämlich in den letzten Teil des Herbstes (Oktober—November), wo sowohl die Temperatur- als auch die Feuchtigkeitsverhältnisse meistens günstig sind. Aber trotzdem ist das Längenwachstum der meisten Arten selbst auf den günstigsten Lokalitäten eingestellt. Etwas Ähnliches gilt auch für die Sommerruhe.

Es wird aus dem Gesagten hervorgehen, dass die Periodizität des Wachstums in erster Linie autogenen Ursachen zuzuschreiben ist. Aber selbstverständlich können »Gunst« und »Ungunst« die Zeitpunkte der Perioden etwas verrücken. So können Kälte und Dürre z. B. vorübergehend das Längenwachstum eines Triebs zum Stocken bringen; sobald aber der hindernde Einfluss aufhört, wird das Wachstum fortgesetzt. Bekanntlich kann ja auch viele Jahre altes Herbarienmaterial von Moosen das durch Trockenheit unterbrochene Wachstum bei passenden Bedingungen wieder aufnehmen.

Andererseits können Moose aber nur periodisch wachsen. Das beruht aber auf der inneren Konstitution der Pflanze, nicht auf äusseren Verhältnissen. Aussenbedingungen vermögen nicht die Periodizität auf-

zuheben, sondern können nur die Zeitpunkte ihrer Rhythmik beeinflussen.

Wenn man trotz diesen Betrachtungen an dem Gedanken festhalten wollte, dass die Periodizität des Wachstums durch klimatische Schwankungen induziert sein könnte, und dass z. B. die Winterruhe der Kälte und die Sommerruhe der Dürre zu verdanken sei, so müsste man zugleich erwarten, dass ein unperiodisches Klima die Moose zu einem kontinuierlichen Wachstum induzieren würde.

Durch einen Zufall wurde es mir ermöglicht, diese Eventualität zu untersuchen. In liebenswürdiger Weise überliess mir Schriftleiter Dr. FR. VERDOORN eine grössere Sammlung von Moosen aus den Gebirgen des tropischen Ost-Indien, wo die klimatischen Verhältnisse so unperiodisch, wie es auf der Erde überhaupt möglich ist, und zugleich den Moosen so günstig sind, dass diese in den sogenannten Mooswäldern den Bäumen in dichten Schichten ansitzen (s. Tafel I—II).

Es würde nun höchst interessant sein zu erfahren, ob Moose unseres heimischen periodischen Klimas in einem solchen Schlaraffenland, wo sie keinem Zwang seitens ungünstiger Klimaperioden ausgesetzt sind, kontinuierlich wachsen würden.

Es gibt in tropischen Gebirgen tatsächlich mehrere mit unseren heimischen nahe verwandte Moose. Einige derselben gehören sogar denselben Arten oder jedenfalls denselben Gattungen an, die in unserem periodischen Klima gut gedeihen. Besonders interessant war es, *Ceratodon purpureus* aus indischen Gebirgsgegenden zu untersuchen; Fig. 90 zeigt uns, dass an einer solchen tropischen Pflanze sowohl Frühlings- als Sommertriebe durch ganz ähnliche Grenzen geschieden waren, wie an Individuen aus Dänemark und

der Arktis (Fig. 12—15). Tropische Formen von *Philonotis* (Fig. 88), *Fissidens* (Fig. 89), *Bryum argenteum* (Fig. 91) oder *Rhodobryum* (Fig. 92) wichen ebenfalls mit Hinblick auf

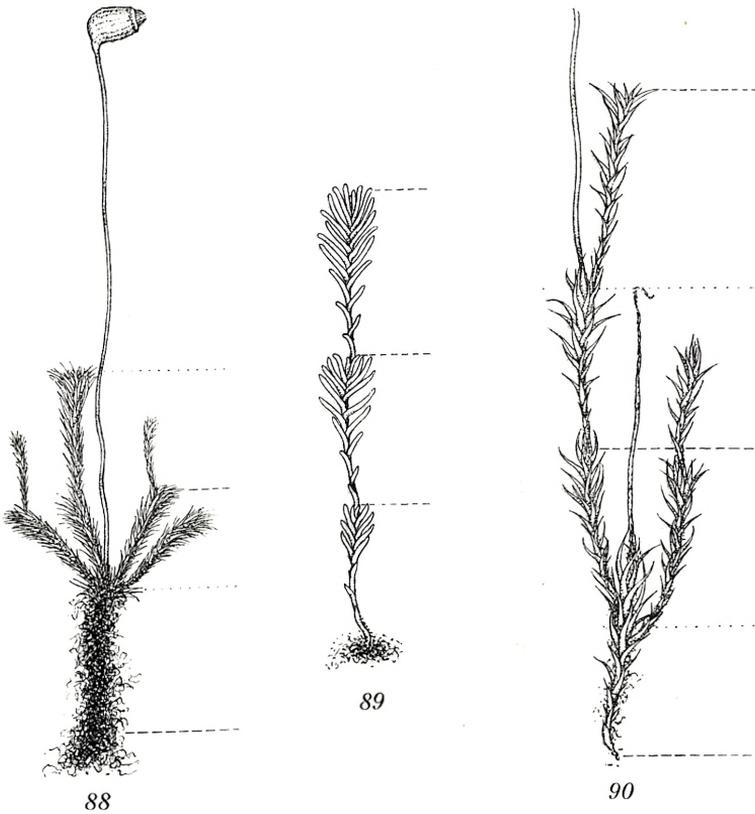


Fig. 88—90. Arten relativ unperiodischer, warmer Klimata mit deutlichen (durch grobe Tüpfelung angegebenen) Jahrestriebgrenzen. Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieb fein getüpfelt.

Fig. 88. *Philonotis Turneriana* (SCHWÆGR.) f. *falcata*. Java; 13. Mai; $\times 4$.

Fig. 89. *Fissidens asplenioides* (Sw.) New-Zealand; Oktober; $\times 8$.

Fig. 90. *Ceratodon purpureus*. Celebes; Juni; $\times 5$.

die Triebentwicklung von den entsprechenden, am nächsten verwandten heimischen Formen prinzipiell nicht ab. Bei allen gab es an den tropischen Pflanzen ebenso deut-

liche Jahrestriebgrenzen wie an dem entsprechenden nordeuropäischen Material. Dies ist bei einer Vergleichung obiger Figuren leicht ersichtlich. In umstehenden Figuren von tropischen Moosen (Fig. 88—94) sind die Jahrestriebgrenzen durch eine grobe und die Grenzen zwischen Frühlings- und Sommertrieben durch eine feine Tüpfelung gekennzeichnet.

Ferner zeigen die Fig. 93—94, dass auch bei tropischen *Hepaticae* Jahrestriebgrenzen vorhanden sind. Die dargestellten Arten gehören Gattungen an, die ebenfalls in Europa auftreten. Aber auch bei speziell tropischen Gattungen kann es Jahrestriebgrenzen geben, wenn auch diese morphologische Periodizität in den Tropen bei weitem nicht so deutlich ist wie bei europäischen Moosen.

Wenn man den oben genannten Verhältnissen zum Trotz dennoch annehmen möchte, dass der Wechsel der Jahreszeiten die Triebentwicklung der Moose periodisch mache, so müssen wir auf die Gattung *Bryum* hinweisen, die zu jeder — sowohl »günstiger« als »ungünstiger« — Jahreszeit im Treiben begriffen sein kann, während gleichzeitig andere Triebe desselben Polsters in Ruhe sind. Die einzelnen Pflanzen reagieren demnach ganz verschieden, wenn sie auch im selben Polster wachsen und dem Einfluss derselben Aussenbedingungen ausgesetzt sind. Dies ist nur dadurch zu erklären, dass die Periodizität in der Triebentwicklung jedenfalls teilweise durch innere, unbekannte (autonome) Ursachen hervorgerufen ist, d. h. durch etwas in der Natur der Pflanze Liegendes, welches zum Ausdruck bringt, dass sie lebend und im Besitze einer gewissen individuellen Selbständigkeit ist.

Zu einer ähnlichen Auffassung gelangt man auch, wenn

man die oben (S. 73—74) beschriebenen jungen Pflanzen betrachtet, die bei den meisten Moosen am Rande der Polster hervorstechen und zur Ausdehnung derselben wirken. Diese jungen Individuen können zu allen Jahreszeiten erscheinen; sobald sie das Licht erreicht haben, bilden sie Laubblätter und setzen ihr Wachstum fort, bis

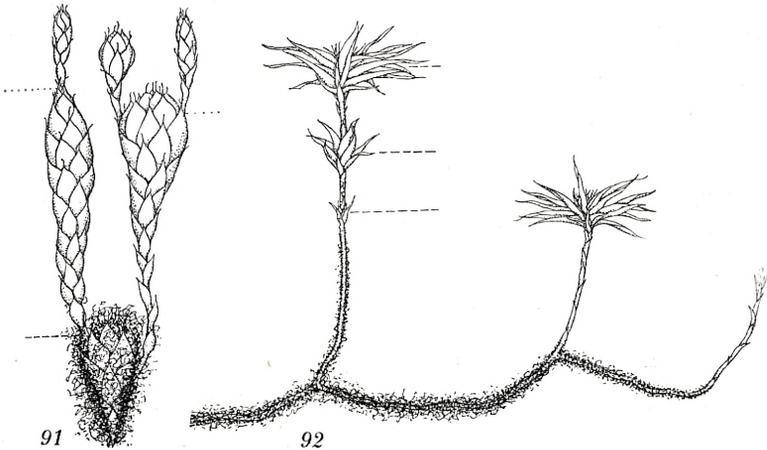


Fig. 91—92. Tropische Moose mit periodischer Triebentwicklung.

Fig. 91. *Bryum argenteum*. Java; $\times 16$.

Fig. 92. *Rhodobryum giganteum*. Sumatra; Mai; $\times 1$. Grobe Tüpfelung Jahrestriebgrenzen; feine, Grenze zwischen Frühlings- und Sommertrieb.

der assimilierende Teil des jungen Triebes eine ähnliche Länge wie die Jahrestriebe der älteren Pflanzen erreicht hat.

Diesen neuen Pflanzen ist indessen eine eigentümliche selbständige Periodizität eigen, die nicht an diejenige des Mutterpolsters gebunden ist. Sie ist auch nicht durch die Jahreszeit induziert. Diese »selbständigen Jungen« können sowohl im Winter, im Sommer als auch zu jeder sonstigen Jahreszeit im Wachstum begriffen sein, ohne Rücksicht darauf, ob die älteren Individuen des Polsters wachsen oder in Ruhe sind. Erst wenn sie ein gewisses Alter erreicht

haben, richtet sich ihre früher so selbständige Periodizität in einer solchen Weise ein, dass sie auf vorteilhafte Weise den klimatischen Schwankungen der Jahreszeiten folgt.

Dass die Moose zweimal jährlich treiben, entbehrt nicht gänzlich des Seitenstückes in unserer heimischen Natur. Denn die Entwicklung von Johannis-Trieben (= Sommertrieben) bei vielen unserer Waldbäume (z. B. bei *Quercus*) ist prinzipiell dasselbe, wenngleich nicht alle Zweige der Bäume Sommertriebe entwickeln. Bei vielen tropischen Bäumen treiben alle Zweige zweimal im Jahre in ähnlicher Weise wie die Moose in unserem periodischen Klima (KLEBS, VOLKENS).

In den Tropen zeigt die Periodizität auch eine ähnliche Selbständigkeit wie bei *Bryum* und bei jungen Individuen anderer Moose. Dies wird durch Tafel III veranschaulicht, die 1200 m über dem Meeresspiegel in den Bergen Zentral-Sumatras, nur 2° nördlich des Äquators, wo das Klima beinahe unperiodisch ist, aufgenommen wurde. Unten sieht man zwei Individuen derselben Baumart (*Ficus toxicaria* L.); von diesen ist eins (in der Mitte des Bildes) nackt (»Winter-Stadium«), während das zweite (links) sich im »Sommerstadium« befindet und mit Blättern bedeckt ist. Obwohl die beiden Bäume neben einander wachsen und denselben fast unperiodischen Aussenbedingungen unterworfen sind, ist ihre Laubentwicklung dennoch periodisch; aber jedes Individuum hat seine eigene selbständige Periodizität, die nicht einmal jedes Jahr die gleiche ist. In der Regel ist der Baum immergrün, auf der Aufnahme sieht man jedoch ein Exemplar, das alles Laub abgeworfen hat.

In einem periodischen, tropischen Wüstenklima müsste man ferner erwarten, dass der schwere Kampf ums Dasein die Pflanzen zwingen würde, in der Regenzeit zu

vegetieren und in der Zeit der Dürre zu ruhen. Ich hatte selbst Gelegenheit, in der südlichen Sahara, wo die Dürre sowohl sehr langwierig (ca. 10—11 Monate) als auch äußerst intensiv ist, Beobachtungen über den Laubwechsel anzustellen. In diesem furchtbaren Klima gibt es mehrere laub-

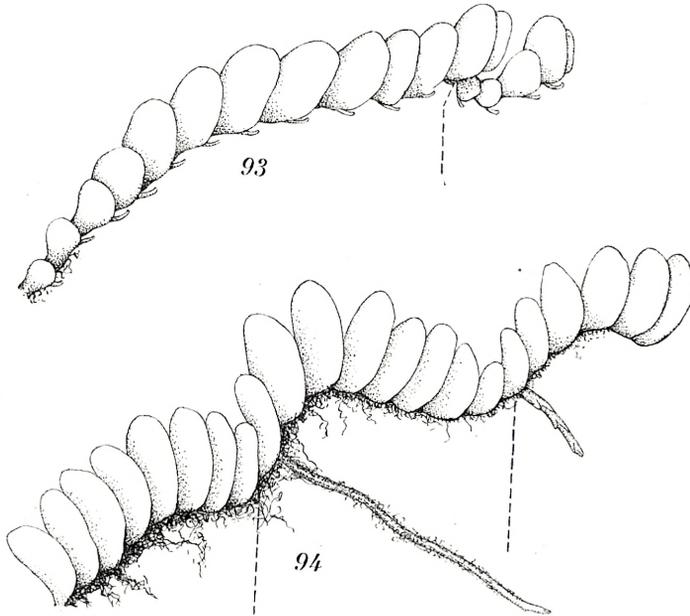


Fig. 93—94. Tropische *Hepaticae* mit (getüpfelten) Jahrestriebgrenzen.
 Fig. 93. *Alicularia notoscypoides* (SCHFFN). Sumatra, 1650 m über dem Meeresspiegel; Oktober; $\times 16$.
 Fig. 94. *Jamesoniella ovifolia* SCHFFN. Java occid., 2700 m über dem Meeresspiegel; August; $\times 10$.

werfende Bäume, die die günstigste Jahreszeit, die Regenzeit, nicht zum Treiben ausnützen. Tafel IV zeigt so z. B. ein Exemplar von *Acacia albida* DELILE, die gerade in der Regenzeit blattlos ist, während die meisten anderen daneben stehenden Pflanzen grün sind. Erst wenn die günstige Jahreszeit vorbei ist, beginnt das Treiben,

und die zarten, jungen *Acacia*-Blätter werden wagerecht ausgebreitet und zeit ihres Daseins einer Dürre ausgesetzt, die kaum sonstwo auf der Erde intensiver ist und selbst *Opuntia* zum Welken bringt. Diese *Acacia* besitzt also eine Periodizität, die so selbständig ist, dass sie sogar dem furchtbaren Klima der Sahara Trotz bietet.

Bei anderen Bäumen (z. B. *Balanites aegyptiaca* DELILE) in der Sahara kann man — gleichzeitig und am selben Baum — feststellen, dass einige Zweige in Ruhe sind, andere treiben und wiederum andere blühen oder Früchte tragen. Jeder einzelne Zweig hat so eine höchst selbständige »Auffassung« von der Jahreszeit, wie ausgeprägt dieselbe auch sei.

Wie man sieht, ist also die Periodizität im Laubwechsel autogen und kann so fest sein, dass sie einerseits in den unperiodischsten und günstigsten Klimaten der Erde nicht aufgehoben wird, und andererseits auch nicht immer von den extremsten und periodischsten Klimaten zeitgemäss gezwungen werden kann.

Der Laubwechsel der tropischen Bäume ist gut untersucht worden von KLEBS (1911), VOLKENS (1912) z. B. und vielen anderen. In der vorliegenden Arbeit haben wir festgestellt, dass der Laubwechsel der Moose in verschiedenen Klimaten stark an denjenigen tropischer Bäume erinnert. Und für beide — unter sich so verschiedene — Organismustypen gilt der Satz von VOLKENS (1912, S. 142):

»Die Rhythmik ist da, sie ist das Primäre, die Umwelt lenkt sie nur in bestimmte Bahnen.«

Botanischer Garten der Universität, Kopenhagen, Januar 1935.

5. Zusammenfassung.

1. Die Triebentwicklung bei den Moosen ist ausgesprochen periodisch.
2. Die Moose haben jährlich zwei Wachstumsperioden mit 2 eingeschobenen Ruheperioden, der Sommerruhe und der Winterruhe.
3. Der Frühlingstrieb beginnt sein Wachstum im Winter oder im Anfang des Frühlings (Dezember—März) und beansprucht etwa 3 Monate für seine Entwicklung.
4. Die Sommerruhe dauert 1—3 Monate (Mai—Juni).
5. Der Sommertrieb wächst ungefähr 3 Monate lang von Juni—Juli bis August—September.
6. Die Winterruhe dauert etwa $\frac{1}{4}$ Jahr und fällt meistens in den letzten Teil des Herbstes oder den Anfang des Winters.
7. Der Jahrestrieb ist zusammengesetzt aus 1) einem Frühlingstrieb, der fertil sein kann, und 2) einem Sommertrieb, der meistens vegetativ, seltener fertil (*Bryum*) ist.
8. Zwischen den Jahrestrieben gibt es Jahrestriebgrenzen mit kleineren Blättern (»Knospenschuppen«) und oft relativ langen Internodien.
9. Die Moose nützen mit Hilfe ihres Frühlingstriebes den hellen beginnenden Frühling und mit Hilfe ihres Sommertriebes auch den Herbst aus, wenn die Phanerogamen ihre schattengebenden Blätter verloren haben.
10. Gegen Ende beider Ruheperioden gibt es relativ wenig Licht. Während der Sommerruhe werden die niedrigen Moose stark von Phanerogamen beschattet, und zugleich ist die Jahreszeit relativ trocken. Die Periodizität des Laubwechsels scheint also die Moose mit den durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingten Aussenbedingungen in Harmonie zu bringen.

11. Die Periodizität in der Triebentwicklung wird durch ein unperiodisches, tropisches Klima nicht aufgehoben (Fig. 88—94). Und sogar in einem ausgesprochen periodischen Klima können gewisse Moose (*Bryum*) eine Periodizität behaupten, die so selbständig ist, dass sie den ungünstigsten Jahreszeiten zu trotzen vermag.
 12. Die Periodizität ist also nicht induziert, sondern autogen. (Hierüber des näheren S. 76—84).
-

6. Literatur.

- ARNELL, H. W. (1875): De Skandinaviska Löfmossornas Kalendarium.
Dissert. Upsala.
- KLEBS (1911): Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen.
Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss.
- LIMPRICHT, K. G. (1890—1904): Die Laubmoose etc. I—III. In RABEN-
HORST's Kryptogamen-Flora, Bd. IV. Leipzig.
- VOLKENS, G. (1912): Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen.
Berlin.
-

INHALT

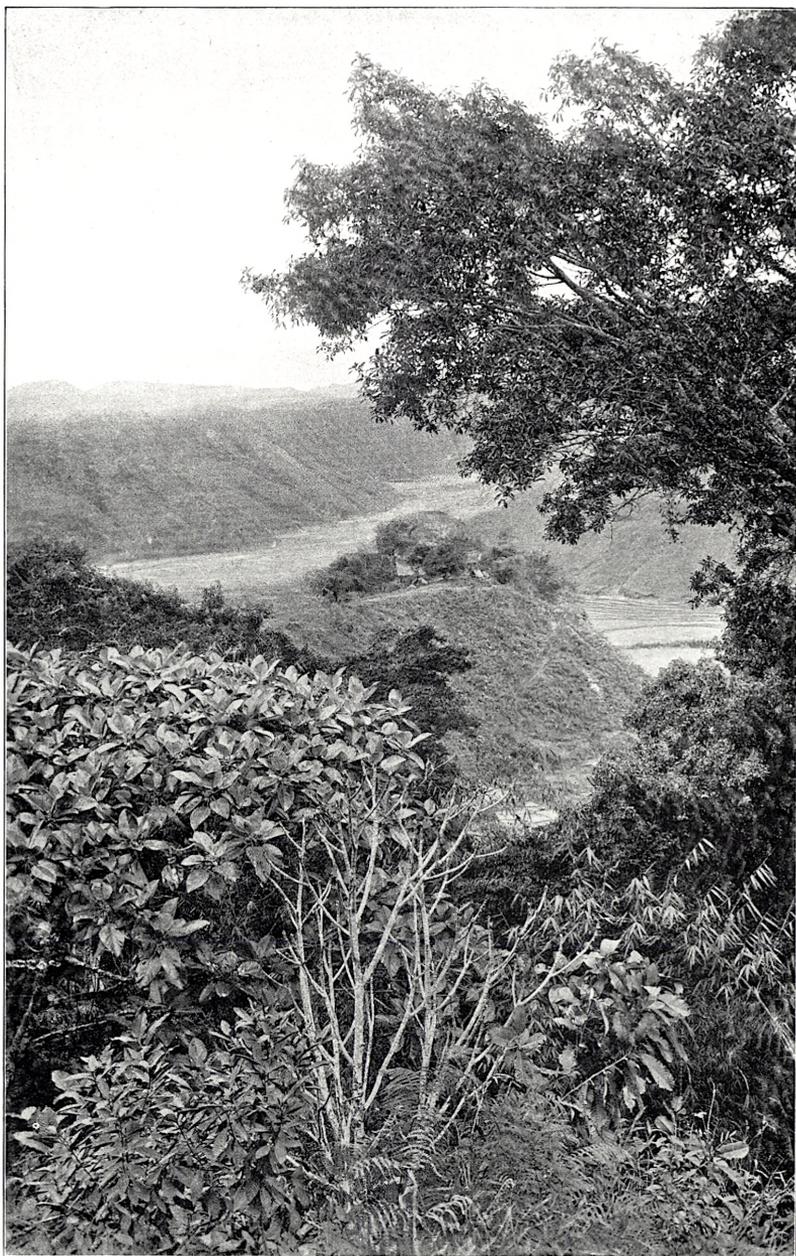
	Seite
1. Einleitung. Probleme	5
2. Nachweis und Biologie des Jahrestriebes	7
3. Beziehungen der Lauberneuerung zum Wechsel der Jahreszeiten .	63
4. Ursachen der Wachstumsperiodizität.....	76
5. Zusammenfassung	85
6. Literatur	87



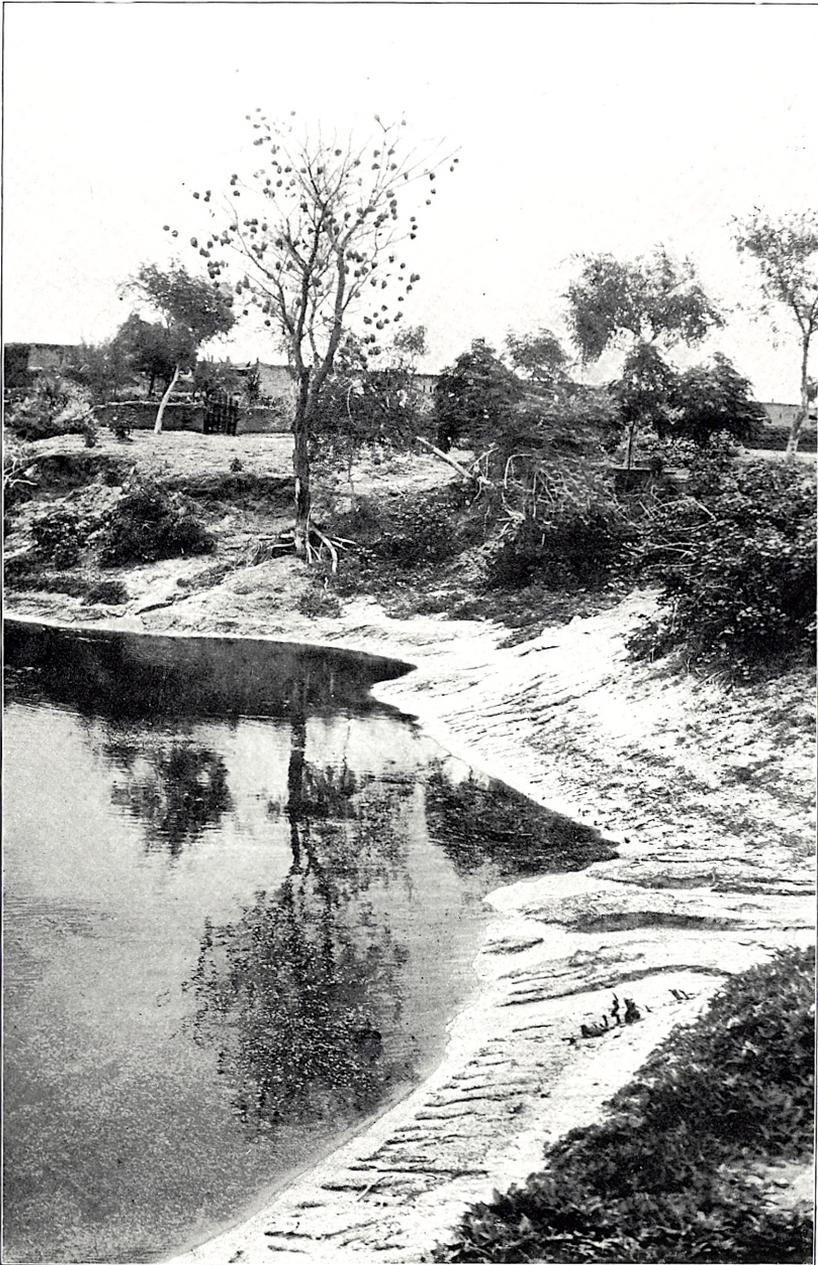
Wald auf tropischen Bergen, die meistens in Wolken gehüllt sind. Die Baumstämme sind mit dicken Schichten von *Hepaticae* (*Frullania ternatensis* GORTSCHKE, *Trichocolea tomentella* (EHRH.) u. a.), *Hymenophyllum australe* WILLD., *Trichomanes pallidum* BL. u. a.) und vereinzelt Laubmoosen bedeckt. Am Toba-Meere in Zentral-Sumatra, 2° n. Br., 2200 m über dem Meeresspiegel. Vom Verfasser aufgenommen, 1916.



Von derselben Lokalität wie Tafel I, aber die *Hepaticae*-Schicht ist so dicht, dass sie die Baumstämme verbindet.
Am Waldboden wachsen u. a. *Sphagnum*-Arten und *Hymenophyllaceae* (*Trichomanes meifolium* Br.).



2 Exemplare von *Ficus toxicaria* L., von denen eines (unten links) Blätter trägt (Sommerstadium) während das zweite (mitten im Vordergrunde der Aufnahme) während (Winterstadium), obwohl das örtliche Klima das ganze Jahr hindurch sehr gleichmässig ist. Am Tobameere in Zentral-Sumatra; 2° n. Br., 1000 m über dem Meeresspiegel. Vom Verfasser aufgenommen. 1916.



Bäume in der Regenperiode in der südlichen Sahara. Im Hintergrund in der Mitte ein Exemplar von *Acacia albida* DELILE (mit Vogelnestern), das trotz der kurzdauernden günstigen Aussenbedingungen nackt ist (Winterstadium), während die umstehenden Bäume (*Balanites aegyptiaca* DELILE, *Acacia tortilis* HAYNE u. a. m.) im Treiben begriffen sind (Frühlingsstadium). Timbuktu, August, 1927. Vom Verfasser aufgenommen.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpusculé pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinien der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930	1.00

BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930	5.25

BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931	1.75

3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933	3.20
8. BØRGESSEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933	0.50

BIND XI (KR. 23,50):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934	1.00
6. BØRGESSEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. and LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffgehalt der terrestrischen Halophyten. 1935	2.20
9. HAGERUP, O.: Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. Mit 4 Tafeln. 1935	4.50