

Der Einfluss des Wassers auf Papillen und Mamillen

Von: L. Loeske (Berlin-Wilmersdorf)

(Eingegangen am 3. X. 1925)

Unter Papillen verstehen wir mit **Limpricht** hohle rundliche bis kegelige Aufwölbungen oder Auftreibungen der freien Zellwände, die den Rauminhalt der Zellen vergrössern, während die Wandungen die gewöhnliche Dicke behalten. Dagegen werden unter Papillen ebenfalls nach aussen gerichtete Erhöhungen verstanden, die nicht hohl sind und daher die Wandungsmasse, aber nicht den Innenraum der Zellen vermehren. Sowohl Mamillen wie Papillen vergrössern die Oberfläche der mit diesen Gebilden besetzten Organe.

In seiner Organographie (2. Aufl., S. 816) führt **Goebel** auch die Mamillen und Papillen auf den Blättern von Laubmoosen als Einrichtungen zum Festhalten von Wasser auf. Nach ihm bilden z. B. die Blattpapillen der *Hedwigia ciliata* einen ausserordentlich wirksamen Kapillarapparat für Wasser. Er erwähnt weiter, dass Papillen sich auch bei anderen Moosen trockener sonniger Standorte (*Encalypta*, *Barbula*, *Rhacomitrium*, *Grimmia*, *Weisia*) fänden, „niemals aber bei hygrophilen“. In der Tat kommen diese Gebilde bei echten Wassermoosen nicht vor; sie fehlen allen Arten, die typischerweise völlig untergetaucht im Wasser leben und nur unter besonderen anormalen Umständen gelegentlich auch über Wasser angetroffen werden. Umso häufiger treten Papillen und Mamillen, sowie Zwischenformen davon, bei Arten auf, die an überrieselten Felsen, an Ufern in der Nähe der Wasserlinie und zum Teil unter ihr, sowie in Sümpfen (besonders Flachmooren und Übergangsmooren) leben; und die zwar nicht als hydrophil, aber doch als hygrophil bezeichnet werden müssen. Einige Beispiele:

Dichodontium pellucidum, *Paludella*, die *Philonoten*, *Dialytrichia* u. a. m. haben reich mamillöse Blätter, obwohl sie teils feuchte Ufer, teils Moore besiedeln. Besonders *Paludella* ist ein Moos tiefer Sümpfe.

Aulacomnium palustre, *Thuidium Blandowii*, *Cratoneuron decipiens* sind ausgesprochen hygrophile Moose mit stark papillösen Blättern.

Zwischen Papillen und Mamillen gibt es alle Übergänge. Spitz mamillöse Blätter werden leicht für papillös gehalten; Blätter mit niedrigen, stumpfen Papillen erscheinen mamillös. Bei den *Philonoten* spricht **Limpricht** wiederholt von mamillös-papillösen Blättern; bei *Aulacomnium androgynum* nennt er die langen Papillen „schwach mamillös“ usw. **K. Müller** (Berlin) hat in „Engler-

Prantl“ (S. 195) Übergänge zwischen Mamillen und Papillen bei *Andreaea petrophila* abgebildet. Es entstehen zuerst hohle Höcker, die erst im fertigen Blatt zu eigentlichen Papillen werden. „Im grossen und ganzen“, meint **Müller**, „müssen jedoch beiderlei Gebilde als verschiedenartigen Ursprungs streng von einander unterschieden werden.“

Goebel bemerkt a. a. O. weiter, dass, da manche gewöhnlich xerophile Moose an feuchten Standorten auch hygrophile Formen bilden können, es zu untersuchen wäre, ob an letzteren die Papillen nicht ausgebildet werden. Es sei wahrscheinlich, dass die Papillen durch Feuchtkultur (ebenso bei Lichtmangel) zum Verschwinden gebracht werden können. Versuche dieser Art stellt die Natur selbst in vielen Fällen an. Wenn Moosrasen am selben Standort teils trocken, teils feucht, teils im Lichte, teils im Schatten wachsen, so kann man das Verhalten der Mamillen und Papillen an zweckentsprechend eingesammelten Proben oft zuverlässig genug beurteilen. Völlige Gewissheit geben allerdings nur Versuche, die mit ein und derselben Pflanze vorgenommen werden, weil nur auf diesem Wege Irrtümer ausgeschlossen werden, wie sie die Beobachtung im Freien immerhin mit sich bringen kann. Da jedoch bei den Versuchsanstellungen die Verhältnisse freier Standorte nie völlig erreicht werden können, so sind auch experimentell erlangte Ergebnisse nur kritisch verwertbar. Beobachtungen im Freien und im Laboratorium werden Hand in Hand gehen müssen. In einfachster Form, durch Wasserkultur im Zimmeraquarium, habe ich seit Jahren Versuche angestellt und dabei gefunden, dass bei den untersuchten Arten die Blätter an den unter Wasser neu gebildeten Sprossen stets viel weniger uneben waren als an normalen Sprossen. Das war zu erwarten. Dabei war aber festzustellen, dass die untersuchten Arten sich nicht gleichmässig verhielten. *Philonotis fontana* z. B. bildet die Mamillen in der Wasserkultur weiter zurück als *Paludella*. Ein völliges Verschwinden von Papillen oder Mamillen habe ich bisher bei der Wasserkultur damit behafteter Moose nicht sicher beobachten können. Bei Versuchen mit nur schwach papillösen oder mamillösen Moosen, die ich nicht angestellt habe, dürfte sich vielleicht eine völlige Einebnung der Blattzellen an Wassersprossen erzielen lassen.

Ob die erwähnten Gebilde auch bei der Kultur

in feuchter Luft oder bei Lichtmangel verschwinden, scheint noch nicht ausreichend untersucht worden zu sein. Einige Beobachtungen haben mir gezeigt, dass feuchtschattige Standorte unter Umständen die Entstehung von Papillen und Mamillen fördern. Überhaupt tritt die Erscheinung, dass Mamillen und Papillen im Wasser oder in feuchter Luft zurückgebildet werden, nur als Regel und nicht in allen Fällen auf. Wenigstens wird die Annahme einer ausnahmslosen Gesetzmässigkeit der Erscheinung durch verschiedene Beobachtungen gehemmt.

Eigenartig ist u. a. das Verhalten des *Hymenostylium curvirostre* und *Cratoneurum commutatum*.

Von ersterem gibt es eine glattzellige und eine an Stengeln und Blättern stark papillöse (v. *scabrum* Lindb.) Form. Beide sind in den Kalkalpen weit verbreitet. So weit ich sie bisher verfolgen konnte, scheint die v. *scabrum* gerade die weniger belichteten, feuchteren Felswinkel vorzuziehen. Andererseits tritt das Moos auch an Wasserfällen auf; und hier sind seine Zellen oft glatt!

Cratoneurum commutatum besitzt in der Regel glatte Blätter. P. Janzen beobachtete zuerst, dass bei diesem Moos (von tiefenden Kalkfelsen gesammelt) auch papillöse Blätter vorkommen (vgl. Moosfl. des Harzes, S. 333). Ich konnte diese Erscheinung dann recht häufig feststellen; und an einem quelligen, tiefschattigen Orte bei Berlin tritt die Art derart papillös auf, dass ich hier, auch nach den übrigen Merkmalen, einen Übergang zu *Cr. decipiens* annehmen muss. Dieses papillöse Moos tritt aber in den Alpen auch auf frei belichteten Quellsümpfen auf. Nimmt man nun mit mir an, dass beide Arten durch alle Übergänge verbunden sind, oder hält man sie für übergangsfrei, so fehlt in beiden Fällen die Erklärung dafür, warum die eine Art papillös ist, die andere teils glatt, teils mehr oder minder papillös vorkommt, obwohl sie beide hygrophil und mindestens sehr nahe mit einander verwandt sind. C. Grebe (Studien z. Biol. u. Geogr. d. Laubm, Hedwigia 1917, S. 43), der die Papillen bei diesen Moosen als „mamillös umgewandelt“ bezeichnet, meint, dass sie „vermutlich als Vererbungsrückschläge auf die *Thuidia* zu deuten“ seien.

A. Hammerschmid (Einfluss d. Wassers auf unterget. Moose. Mitt. d. Bayr. Bot. Ges. 1917, S. 395) beobachtete, dass eine bei Bad Toelz in Quellwässern verbreitete Form des *Crat. commutatum* reich büschelig verzweigt ist und auf dem unteren Teil der Blätter gerade der untergetauchten Sprosse mehr oder minder reichlich Papillen trägt. Bei *Philonotis marchica*, die z. T. untergetaucht in Quellwasser wuchs, fand Hammerschmid an den Blättern der Tauchsprosse dagegen wenig oder gar keine Mamillen.

Der Regel, dass Mamillen und Papillen an untergetauchten Sprossen rückgebildet werden, steht daher bis jetzt wenigstens die eine, aber ausgeprägte und überraschende Ausnahme entgegen, dass das sonst glattzellige hygrophile *Cr. commu-*

tatum an feuchten Orten und selbst unter Wasser papillöse (oder vielleicht mehr mamillöse) Blätter zu entwickeln im Stande ist, aus Ursachen, die wir bis jetzt nicht kennen.

Am angegebenen Orte bemerkt Grebe, dass Mamillen augenscheinlich die gegenteilige Funktion wie Papillen haben; sie verdicken und schützen nach ihm daher auch nicht die Blattoberfläche, sondern vergrössern sie durch Ausstülpung der Zellwände und fördern damit die Verdunstung. Mamillöse Moose finden sich daher nach Grebe hauptsächlich im Sprühregen der Uferländer von Gebirgsbächen und längs der taubehangenen, grasigen Wiesengräben. Das ist für manche Fälle richtig, z. B. für *Dichodontium*, *Cratoneurum decipiens* usw. Allein die sehr mamillöse *Paludella*, die unter anderem in den Seelandschaften um Berlin eine grosse Rolle spielt, bildet hier und anderwärts an sehr vielen Stellen Massenwuchs auf klatschend nassem Flachmoor! Für die Verdunstung könnte hier nur die Oberfläche der ganz im Moor versenkten Rasen in Frage kommen.

K. Müller (Berlin) macht (a. a. O., S. 194) darauf aufmerksam, dass durch zahlreiche Mamillen eigenartige Lichteffekte bedingt werden, so namentlich das Auftreten eines sammt- oder seidenartigen Glanzes. Wenn ich nicht irre, so hat ein Autor die Mamillen an Moosblättern als Organe der Lichtzerstreuung aufzufassen versucht. Ich lasse es dahingestellt, ob das bei *Paludella* in Frage kommt. Jedenfalls werden Papillen und Mamillen nie für sich, sondern stets im engsten Zusammenhang mit dem gesamten Bau und der Lebensweise der betreffenden Moose untersucht und betrachtet werden müssen. Unter anderem besitzt *Paludella* durch die zurückgekrümmten Blätter eine Tracht, wie sie sonst nur bei Xerophyten vorkommt, und obwohl das Moos nur in tiefen Sümpfen lebt, behält es doch durchschnittlich eine gewisse Entfernung vom offenen Wasserspiegel (z. B. angrenzender Seen), so dass eigentliche Wasser- oder Schwimmformen bisher meines Wissens noch nicht beschrieben und auch von mir nicht beobachtet wurden. Die Mamillen, die zurückgebogenen Blätter, der starke Stengelfilz, der Standort der *Paludella* usw., das alles wird, wenn überhaupt, nur im Zusammenhang seine Erklärung finden.

Mamillen und Papillen können mit Vorsicht auch als phylogenetische Leiter benützt werden, dann nämlich, wenn sich zeigt, dass sie selbst bei Wasserkultur eine grosse Zähigkeit besitzen. Das gilt z. B. für die *Thuidien*. In dieser Gattung gibt es Arten, die nur an feuchtschattigen Orten gedeihen, wie z. B. *Th. tamariscinum* und *delicatulum*, und solche, die dürre sonnige Abhänge überziehen, wie *Th. abietinum*; in beiden Gruppen sind die Blätter stark papillös. Das gilt selbst für das schon erwähnte *Th. Bladowii*, das dem *Th. abietinum* m. E. näher steht als den übrigen Arten, aber ein ausgesprochenes Sumpfmoo ist. In dieser Gattung sind also ausgeprägt xero-, meso- und hygrophile Arten, alle mit stark papillösen Blättern, vereinigt. In manchen, wenn nicht vielen Fällen,

müssen Papillen und Mamillen daher zu den tief eingewurzelten Organisationsmerkmalen gehören.

Auch die beiden *Aulacomnien* sind in diesem Zusammenhang bemerkenswert. *A. androgynum* liebt zwar etwas feuchte Unterlagen, besonders aber Schatten und feuchte Luft, ist jedoch kein Sumpfschmoo, wie *A. palustre*. Beide sind stark papillös und auch sonst nahe verwandt, wenn auch völlig übergangsfrei. Bei der ersten Art sind die Papillen, wie schon erwähnt, schwach mamillös. Damit mag eine Verschiedenheit der Funktion angedeutet sein.

Wenn *Th. abietinum* auf dünnen, *Th. Blandowii* auf sumpfigen Stellen im wesentlichen dieselbe Papillen-Entwicklung zeigen, so muss man schliessen, dass diese Papillen entweder bedeutungslos sind, oder dass sie, wenn eine Art sich Standorten anpasst, wo die Papillen „zwecklos“ sind, sie dennoch in ihre neue Lebensweise „mitgenommen“ werden, wo sie sich dann aus Vererbungs-Zähigkeit erhalten, oder dass sie geradezu entgegengesetzte Funktionen auszuüben vermögen. Im letzten

Falle käme es darauf an, ob z. B. die Papillen bei *Th. abietinum* und *Th. Blandowii* bei allen äusserlichen Ähnlichkeiten nicht vielleicht doch wesentliche Verschiedenheiten besitzen.

Die gegebenen Beispiele, die sich leicht vermehren lassen, zeigen bereits, dass die Frage nach der Funktion der Papillen und Mamillen noch sehr weit von einer befriedigenden Lösung entfernt ist. Wenn man weiter die mannigfaltigen Formen dieser Gebilde berücksichtigt sowie den Sitz, den sie auf den Zellflächen einnehmen (in der Mitte, am Rande, über den Zellpfeilern, einzeln, gedoppelt, verzweigt usw.), so tritt die Schwierigkeit der Frage noch schärfer hervor. Und der Kreis der Fragen erweitert sich gewaltig, wenn auch ähnliche Bildungen an Rhizoidenfilz und Stämmchen, an Seta, Urne und Haube und die mannigfachen Unebenheiten vieler Sporen in Betracht gezogen werden. Meine Absicht war hier nicht, Probleme zu lösen, sondern auf solche hinzuweisen. Nur ausgedehnte Beobachtungen in der freien Natur und einwandfreie Versuche werden uns der Lösung unterbringen.

(Separatum editum 1926. 10. XI.)

