

## Systematisch-anatomische Untersuchungen über die marsupialen Lebermoose der Sierra Nevada de Santa Marta in Kolumbien

Von

SIEGHARD WINKLER

Mit 4 Abbildungen

### Resumen

- 1) En las colecciones de Hepaticas terrestres, de los páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta, se encontraron 4 nuevas formas con marsupios: *Stephaniellidium sleumeri* (K. MÜLLER) n.gen., *Gongylanthus innovans* n.sp., *Lethocolea repens* n.sp., y *Neoprasanthus granatensis* n.gen. et n.sp.
- 2) Con el material presente se hicieron estudios anatómicos de los marsupios. Los resultados de éstos están discutidos con los conceptos existentes. Relaciones parentescas se pudieron mostrar, sobre todo en la familia Gymnomitriaceae, que aparentemente tiene ambas posibilidades de formar el marsupio.
- 3) Como particularidad se descubrió en *Lethocolea repens* caulos antheridiales de cuatro filas de células, lo que aparentemente es un criterio conservador.

### Zusammenfassung

- 1) In den Aufsammlungen terrestrischer, marsupialer Hepaticae aus den Paramos der Sierra Nevada de Santa Marta fanden sich 4 neue Formen: *Stephaniellidium sleumeri* (K. MÜLLER) n. gen., *Gongylanthus innovans* n. sp., *Lethocolea repens* n. sp. und *Neoprasanthus granatensis* n. gen. et n. sp.
- 2) Anhand des vorliegenden Materials wurden anatomische Untersuchungen über die Marsupien durchgeführt und die Ergebnisse mit den bisher bestehenden Vorstellungen diskutiert. Verwandtschaftliche Beziehungen konnten vor allem innerhalb der Gymnomitriaceen aufgezeigt werden, wo offenbar beide Möglichkeiten der Marsupienbildung gegeben sind.
- 3) Bei *Lethocolea repens* wurden als Besonderheit vierzellreihige Antheridienstiele entdeckt — ein anscheinend sehr konservatives Merkmal.

### Einleitung

Über der Waldgrenze, in den Paramos der südamerikanischen Anden, lassen sich die Anpassungserscheinungen der Pflanzen in sehr eindrucksvoller Weise beobachten. Insbesondere zeigen die Lebermoose, die dieses

durch Klimaextreme gekennzeichnete Biotop über 3000 m besiedeln, starke Abwandlungen gegenüber Formen aus tieferen Lagen.

Klima und Vegetation wurden von GOEBEL (1893) und aus neuerer Zeit von WEBER (1958) trefflich geschildert. Der Wechsel von nebligem Nieselregen, Hagelschauern, starker Sonneneinstrahlung und nächtlicher Reifbildung erfolgt überaus rasch und charakterisiert diesen Vegetationstyp.

Eine der in den Paramos vorkommenden Lebermoosgattungen — *Stephaniella* — zeigt unter den Moosen wohl die besten Anpassungen des Gametophyten: Chlorophyllverlust der dachziegelig angeordneten Blätter, die einen Schutz gegen hohe Lichteinwirkung und starke Austrocknung bieten, Versorgung der Pflanze mit Wasser durch lange Erdsenker.

In diesem Zusammenhang soll in der vorliegenden Arbeit auf die Schutzeinrichtungen des Sporophyten näher eingegangen werden, die bei den Lebermoosen durch die Marsupien einen hohen Wirkungsgrad erreicht haben.

GOEBEL (1906) weist bereits darauf hin, daß die Marsupien einerseits Speichereinrichtungen sein dürften, zum anderen aber dadurch, daß sie sich in den Boden einbohren, Schutzeinrichtungen für den jungen Sporophyten. Da die Marsupienbildung auffallend häufig in Gebieten mit Klimaextremen auftritt, könnte vielleicht die Ursache dieser auffallenden Erscheinung in dieser Richtung gesucht werden.

Bei 11 von 19 Arten, die in den Paramos der Südseite der Sierra Nevada de Santa Marta angetroffen wurden, war neben der Ausbildung eines Perianthes eine besondere Beteiligung der Achse bei den weiblichen Gametangien zu verzeichnen. Davon sind 4 Arten durch Marsupien ausgezeichnet und als neue Arten zu beschreiben.

Das Belegmaterial wurde auf einer 4monatigen Forschungsreise Anfang 1967 in Kolumbien in der Sierra Nevada de Santa Marta gesammelt. An dieser Stelle möchte ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, welche dieses Unternehmen getragen hat, bestens danken. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. R. KAUFMANN, der den Besuch der Paramos auf der Südseite dieses Gebirges organisierte.

Die vorliegende Studie liegt im Rahmen einer systematischen Untersuchung der Lebermoose der Sierra Nevada. Durch die Neufunde konnten einige anatomische und systematische Probleme geklärt werden, die eine gesonderte Darstellung nötig machten.

### Systematik

*Stephaniellidium sleumeri* (K. MÜLLER) n. gen. (Abb. 1)

Synonymik:

*Stephaniella sleumeri* K. MÜLLER; MÜLLER, K., Rev. bryol. lichen., 20 (1—2): 177, 1951; SCHMITT, U. et WINKLER, S., Öster. bot. Z., 115: 127, 1968.

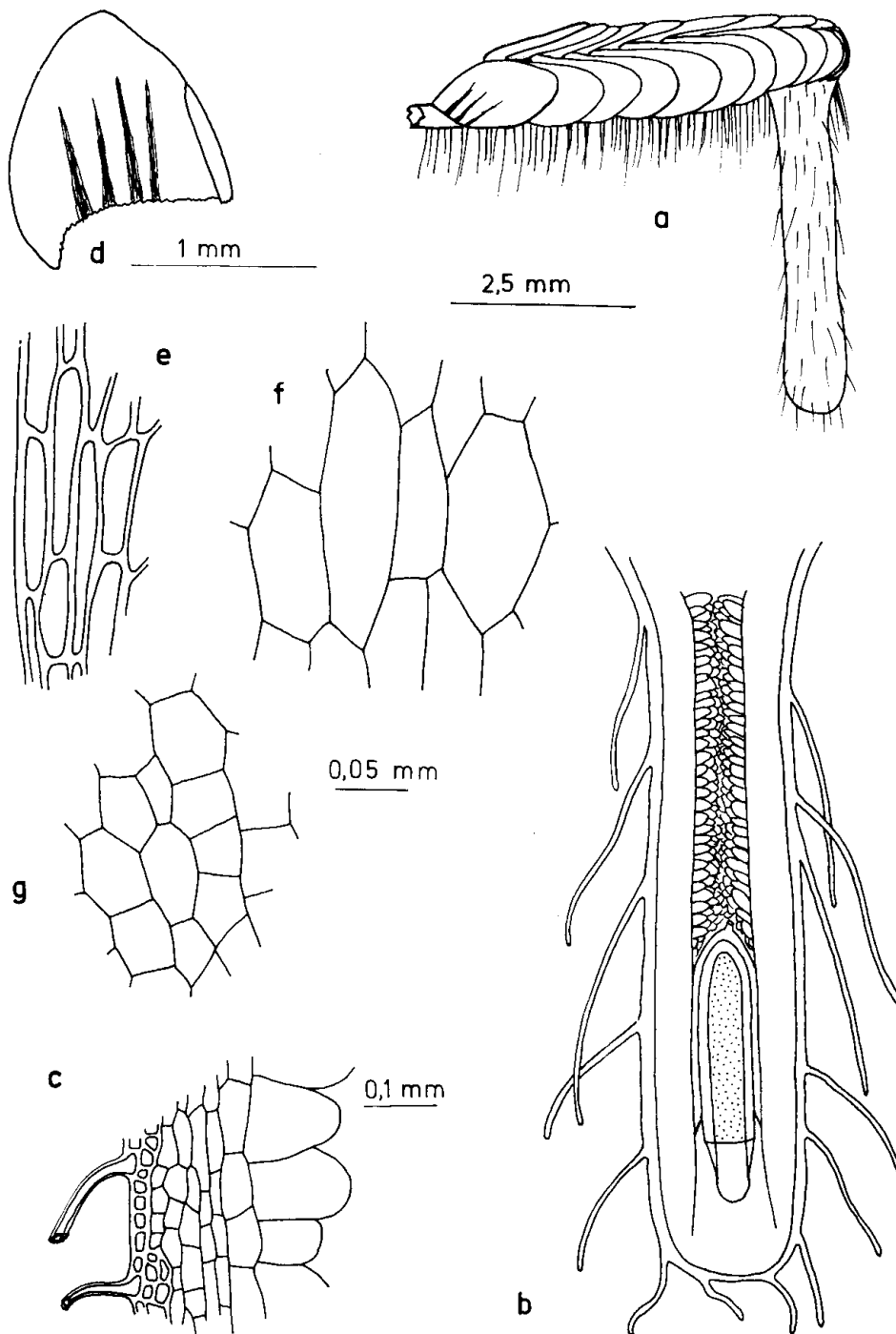


Abbildung. 1. *Stephaniellidium sleumeri*

a) Habitus einer Pflanze mit Marsupium; b) schematischer Längsschnitt durch ein Marsupium; c) Wandung des Marsupium im Längsschnitt; d) Blatt; e) Blattzellen des Randes; f) Blattzellen der Apikalregion; g) Blattzellen der Basalregion.

#### Untersuchtes Material:

Herbarium Stockholm (PAA): Auf Humusboden, Argentinien, Prov. Tucuman, Dep. Tafi, La Cienaga, Morro de las Aquadas, ca. 2800 m, 21. 1. 1950, leg. H. SLEUMER (Typus von *Stephaniella sleumeri*).

Herbarium S. WINKLER, Tübingen: Kolumbien, Südflanke der Sierra Nevada de Santa Marta, Chogurugue, oberhalb von San Sebastian, 3100 m, Nr. C 315 a, leg. S. WINKLER, 26. 1. 1967 — Typus.

#### Diagnose:

Planta grisea, ad 10 mm longa, terricola, *Stephaniella paraphyllina* consociata. Caulis pauciramosus, cellulis in medio  $20 \times 50 \mu$ , dorsalibus  $10 \times 70 \mu$ , radicellis longis multis.

Folia dense imbricata, erecta, late ovata, integerrima, concava, plicata. Cellulae marginales parietibus incrassatis, limbum formantes,  $45 \times 130 \mu$ , cetera triangulis incrassatis,  $60 (-120) \times 30 (-50) \mu$ , cuticula laevi. Corpora oleosa ellipsoidea, 4—8 pro cellula, granulata. Paraphyllia foliiformia haud rara, lanceolata.

Ampigastria desunt.

Folia involucria libera, parva, foliis caulinis similia. Marsupia 6—7 mm longa, cylindrica, rhizoidibus multis tecta. Canalis immersionis cellulis proferentibus. Stratum externum cellulis incrassatis. Pes sporogonii collo haustoriale conico parvo.

Androeceum non vidi.

#### Beschreibung:

Die bis zu 10 mm langen, weißgrauen Pflanzen kommen zusammen mit *Stephaniella paraphyllina* gemischt auf Erde vor. Letztere überwuchert die größeren Pflanzen von *Stephaniellidium*.

Die Achsen sind nur selten verzweigt. Die ventralen Rindenzellen mit schwach verdickten Wänden sind etwas kleiner als die darüber liegenden Zellen von  $20 \times 50 \mu$  bzw. als die der dorsalen Schicht mit  $10 \times 70 \mu$ . Als dichter Filz entspringen die gelblichbraunen Rhizoiden der Sproßunterseite und erreichen einen Durchmesser von  $10 \mu$ .

Eng dachziegelig und nach dorsal aufgerichtet sitzen die auf der Oberseite sogar etwas zusammenneigenden Blätter. Charakteristisch sind 3—5 kräftige Längsfalten, mit denen die Blätter zusätzlich ineinander verschachtelt sind. Dazwischen sitzen die wenigen blattartigen Paraphyllien. Die Blattform ist bei jüngeren Blättern dreieckig, während sie bei älteren Blättern breit abgerundet bzw. nierenförmig ausgebildet ist. Die Ränder sind stets nach oben etwas eingebogen, etwas stärker das basale Drittel des hinteren Randes, wie dies sonst bei der Gattung *Stephaniella* verbreitet ist. Die Zellen des Vorderrandes sind  $10 (-14) \times 110 (-130) \mu$  groß und mit gleichmäßig verdickten Zellwänden ausgestattet. In der hyalinen oberen Blatthälfte erreichen sie eine Größe von  $45 \times 130 \mu$ , an der Basis, im Chlorophyll führenden Teil  $20 (-40)$

× 40 (– 60)  $\mu$ , Verdickungen der Zellwände sind hier nicht vorhanden, die Cuticula ist glatt. Pro Zelle sind 4–8 körnige Ölkörper vorhanden.

Ein Perianth wurde nicht beobachtet. Die Involukralblätter sind zwar etwas kleiner als die Stengelblätter, ähneln ihnen aber durchaus in der Form. Das zylindrische Marsupium erreicht eine Länge von 6–7 mm und dringt in den Boden ein. Die Rhizoiden hüllen es in einen dichten braunen Filz ein. Die Wandung des Marsupiums besteht im oberen Teil aus 3 verschiedenen Zellschichten. Zuäußerst finden sich die allseits kräftig verdickten Rindenzellen. Nach innen zu folgen 4–5 Schichten von Zellen einer Größe von  $18 \times 55 \mu$ . Diese sind reich an Inhaltsstoffen. Zunnerst stehen die großlumigen, aufgeblasenen Zellen, die das Lumen des Kanals fast ganz ausfüllen.

Die meisten Marsupien waren bereits leer und von den Stolonen von *Stephaniella paraphyllina* durchwachsen. In wenigen Fällen wurden noch nicht ganz reife Sporophyten angetroffen. Auf der Kalyptra saßen jeweils 2–4 unbefruchtete Archegonien. Der Haustorialkragen, der sich zylindrisch-konisch um den Fuß ausbreitet, ist relativ klein. Die Kapselwandung ist zweischichtig. Die Sporelaterteilung und die Reduktions- teilung war meist bereits erfolgt. In den Elateren waren noch keine Wandverdickungen festzustellen, dagegen färbte sich der Kern noch gut mit Haematoxylin an. Die Sporen, die über eine aufgeblasene Exine zu verfügen scheinen, lagen noch in Tetraden beisammen.

Systematische Stellung:

Nachdem bereits *Prasanthus* von ARNELL (1956), GROLLE (1966) und SCHUSTER (1966) bei den Gymnomitriaceen eingeordnet wurde und außerdem die Gattung *Stephaniella* (SCHMITT et WINKLER, 1966), erscheint es mir möglich, auch *Stephaniellidium* bei dieser Familie unterzubringen. Das fehlende Perianth sowie die dorsal verzahnten Mero- phyten entsprechen durchaus den Familieneigenheiten. Hinsichtlich der Ölkörper bestehen Ähnlichkeiten mit *Prasanthus* in Zahl, Form und Größe. Die Ausbildung des Marsupiums folgt allerdings nicht dem Typ von *Prasanthus* (*Tylimanthus*-Typ von SCHUSTER, 1966), sondern dem abgewandelten *Calypogeia*-Typ, ähnlich wie bei *Goebelobryum*.

Da fruchtendes Material nur bei den kolumbianischen Kollekten vor- handen ist, wurde diese Sammlung als Beleg für den Typus verwendet.

#### *Gongylanthus innovans* n. sp. (Abb. 2)

Untersuchtes Material:

Herbarium S. WINKLER, Tübingen: Colombia, S. A., Südflanke der Sierra Nevada de Santa Marta, Tal von Mamacanaca, 3200 m, Nr. C 68, leg. S. WINKLER, 31. 1. 1967 — Typus; desgleichen Sierra de Cochaba- maque, 4300 m, Nr. C 299; Zipfelsee am Pico Bolivar, 4200 m, Nr. C 294.

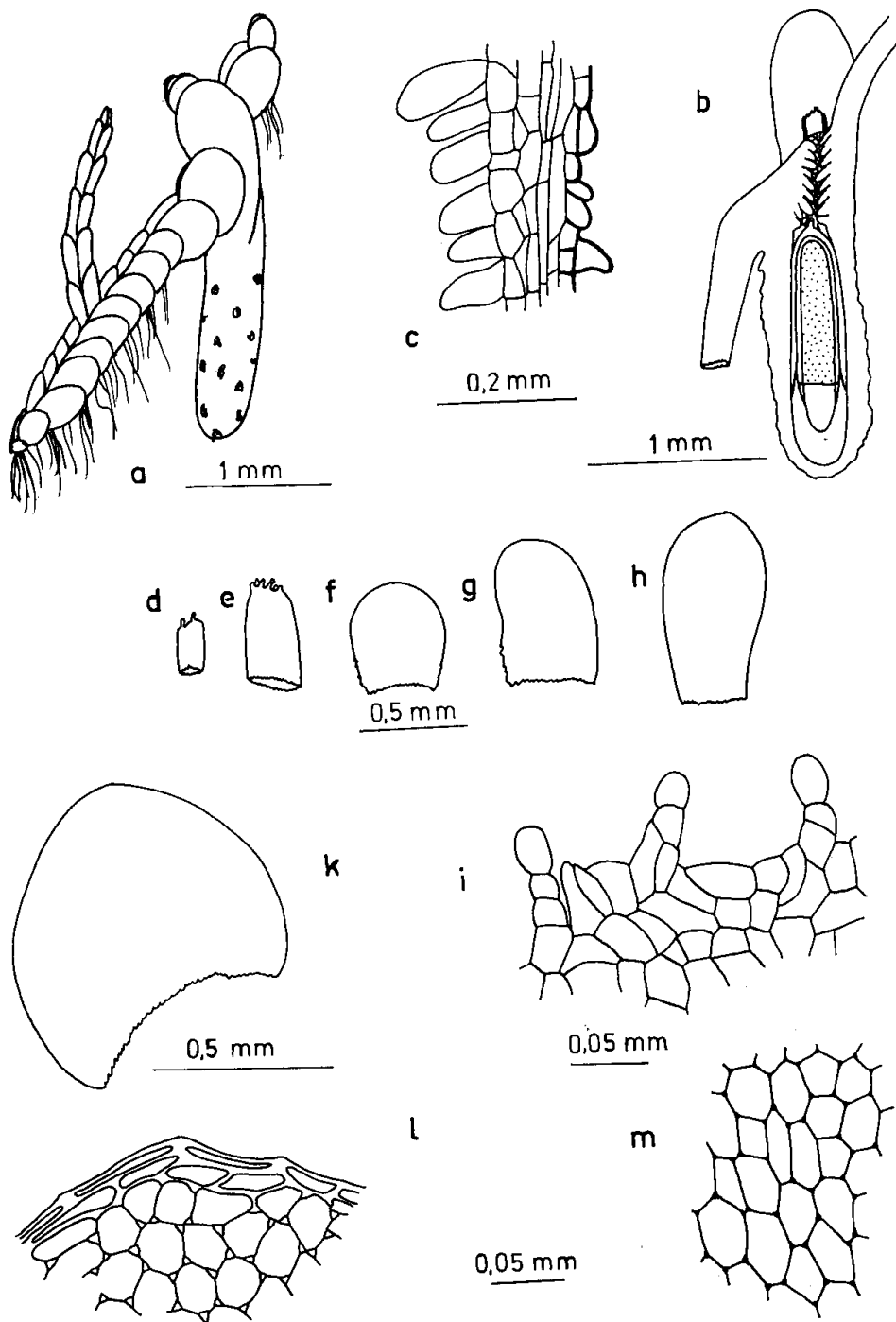


Abbildung 2. *Gongylanthus innovans*

a) Habitus einer Pflanze mit Marsupien; b) schematischer Längsschnitt durch ein Marsupium; c) Wandung des Marsupiums im Längsschnitt; d) — h) Blattfolge von innen nach außen, Perianth und Involukralblätter; i) Spitzenregion des Perianthes; k) Blattumriß; l) Zellen des Blattrandes; m) Zellen der Blattbasis.

### Diagnose:

Planta grisea-rufescens dioica, ad 1,5 mm longa, muscis consociata, terricola. Caulis simplex vel pauciramosus; cellulae corticales  $20 \times 25 \mu$ , in medio  $40 (-70) \times 10 (-18) \mu$ . Rhizoidea fasciculata, pallide vel rubra.

Folia concava, dense imbricata, opposita antice contigua vel parum coalita, postice libera; ambitu ovalia, rotundata; 0,5—0,9 mm longa et lata; margine cellulis parietibus incrassatis,  $70 (-90) \times 8 (-12) \mu$ , cetera  $30 (-50) \times 25 (-45) \mu$ , trigonis incrassatis. Corpora oleosa granulata, 2—5 pro cellula. Cuticula laevis.

Amphigastria desunt.

Archegonia 4—7, apicalia, perianthio et foliis involucralibus cincta. Perianthia apice dentata. Folia involucralia ad  $1,3 \mu$  longa et  $0,6 \mu$  lata. Marsupia cylindrica, ad 2 mm longa, rhizoidibus nullis. Canalis immersionis cellulis magnis proferentibus angustata. Pes sporogonii collo haustoriale conico. Capsula cylindrica.

Androeceae in apicibus caulorum, bractee sicut folia caulina. 2—3 antheridiis pro bractea, pedicellis biseriatis.

### Beschreibung:

Die weißlich-grauen Pflanzen sind rot überlaufen und erreichen, wenn sie reine Rasen bilden, eine Länge von 15 mm. Meist sind sie in den Hochlagen mit Laubmoosen gemischt, bzw. siedeln sich in deren Polstern an und scheinen sie dann sogar zu verdrängen. Die Achsen sind wenig verzweigt. Die Rindenzellen mit verdickten Wänden werden  $20 \times 25 \mu$  groß, im Gegensatz zu den langgestreckten Zellen im Zentrum mit einer Größe von  $40 (-70) \times 10 (-18) \mu$ . Der Ventralseite entspringen bis zu 2 mm lange Rhizoidenbüschel, die gelblich bis kräftig rot gefärbt sind.

Sehr dicht und jeweils paarweise gegenüber sitzen die Stengelblätter. Auf der Dorsalseite sind sie einander stark genähert und teilweise 1—3 Zellen miteinander verwachsen, während sie auf der Ventralseite freientenden. Von der Oberseite her gesehen, sind die Blätter konkav. Der Umriss der 0,5—0,9 mm langen und breiten Blätter ist oval bis rundlich. Der Blattrand biegt stets etwas nach oben bzw. vorne ein. Die Zellen des Randes mit gleichmäßig verdickten Wänden werden  $70 (-90) \times 8 (-12) \mu$  groß. Dieser Saum wird 1—3 Zellen breit. Nach innen schließen sich 6eckige bis rundliche Zellen an, deren Ecken knotige Verdickungen zeigen und deren Größe  $30 (-50) \times 25 (-45) \mu$  beträgt. Zur Basis hin werden die Eckverdickungen immer schwächer, während die Zellen selbst in der Längsachse etwas gestreckt werden. Die Blattspitzen älterer Blätter sind chlorophyllfrei. Quer durch das oberste Drittel schließt sich dann ein Gürtel rötlich gefärbter Zellen an. Darunter, bis zur Basis liegen die Chloroplasten führenden Zellen, die zudem 2—5 granulierte Ölkörper besitzen. Die Cuticula der Zellen ist glatt.

Unterblätter sind nicht vorhanden.

Die zylindrischen, bräunlichen Marsupien werden bis zu 3 mm lang, bei einem Durchmesser von ca. 0,5 mm. Hervorzuheben ist das Fehlen von Rhizoiden. An ihrer Stelle sieht man dunklere Punkte, die sich bei näherer Betrachtung als Zellgruppen erweisen, in denen Zellen mit kräftigen bräunlichen Wänden locker aneinander schließen. Die Innenseite des Marsupium wird im obersten Teil von großlumigen, aufgeblasenen Zellen ausgekleidet, die auf einer 2—3 Zellen mächtigen Schicht dünnwandiger Zellen von einer Größe bis zu  $150 \times 25 \mu$  sitzen. Nach außen werden diese offenbar von einem Mantel derselben langgestreckten Zellen umschlossen, wie wir dies bereits vom Zentrum der Achsen kennengelernt haben. Den Abschluß bildet eine Rindenzellschicht. Die Wände dieser  $40 \times 30 \mu$  großen Zellen sind kräftig verdickt und bräunlich angefärbt. Den Oberteil des Marsupiums hüllen zwei große Blätter ein, zwischen denen knospenartig Hoch- bzw. Perianthblätter hervorragen. Zum Zentrum hin verwachsen die Involukralblätter immer stärker, so daß man schließlich bei den innersten, beidseitig vollständig verwachsenen Blättern von einem Perianth sprechen kann. Der Perianthcharakter dieser Blätter wird noch besonders durch Schleimpapillen bzw Zähne an den Blattspitzen betont.

Der Sporophyt fällt durch seine kurze, gedrungen walzenförmige Gestalt auf. Eine zweischichtige Kapselwand umschließt die kräftig grüne Masse unreifer Sporen und Elateren. Reife Sporophyten wurden nicht angetroffen. Der Sporogonfuß wird von einem Haustorialkragen umhüllt, doch gegenüber Lethocolea bleibt dieses Versorgungsorgan wiederum relativ klein.

Antheridien auf zweizellreihigen Stielen finden sich auf den männlichen Pflanzen in der Nähe der Sproßspitzen zu 2—4 in den Achseln der Tragblätter. Eine besondere Umbildung der Tragblätter gegenüber den Stengelblättern erfolgt nicht. Die männlichen Pflanzen unterscheiden sich weder durch Form noch durch Färbung von den übrigen vegetativen oder weiblichen Pflanzen.

Da bei jedem Marsupium eine einfache oder auch doppelte Innovation zu beobachten war, wurde aus dieser Erscheinung der Artname *innovans* gewählt.

Systematische Stellung:

Nachdem bereits eine Zuordnung der neuen Art auf Grund der gegenständigen, dorsal teilweise verwachsenen Blätter und des Marsupium zu der Gattung *Gongylanthus* erfolgte, ergibt sich eine Eingliederung bei der Familie der Southbyaceae. Eine klare Trennung der Gattungen *Gongylanthus* und *Lindigina* konnte ich trotz der Angaben von GROLLE (1962) nicht finden, deswegen erfasse ich diese neue Form unter *Gongylanthus* — im Sinne von STEPHANI.



*Lethocolea repens* n. sp. (Abb. 3)

Untersuchtes Material:

Herbarium S. WINKLER, Tübingen: Colombia S. A., Südflanke der Sierra Nevada de Santa Marta, Tal von Mamacanaca, 3300 m, Nr. C 254 a, leg. S. WINKLER, 27. 1. 1967 — Typus.

Diagnose:

Planta pallida dioica, ad 9 mm longa, terricola. Caules simplices vel pauciramosi. Cellulae corticales ventrales incrassatae, rhizoideis brunneis densis, ad 2 mm longis; cellulae ventrales  $25 \times 30 \mu$ , dorsales  $30 (-40) \times 40 (-50) \mu$ .

Folia concava, densissime imbricata, alternantia, longe reniformia, apice incurvata, 0,5 mm longa et 1,5 mm lata. Cellulae apicales  $55 (-60) \times 60 (-70) \mu$ , trigonis magnis nodulosis; basales  $55 \times 60 \mu$ , trigonis nullis, cuticula laevis.

Amphigastria desunt.

Marsupium longe cylindricum, rhizoideis densis obtectum, 3 mm longum. Stratum externum cellulis incrassatis, stratum intimum cellulis inflatis,  $40 \times 70 \mu$ .

Sporophyta ignota.

Androecea in apicibus caulorum, bractee sicut folia caulina. 4—8 Antheridia pro bractea, pedicellis 4-seriatis.

Beschreibung:

Die 5—9 mm langen, weißgrauen Pflanzen kriechen auf Erde. Die Achsen sind nur selten und dann in spitzem Winkel verzweigt. Der sproßquerschnitt zeigt ventral eine Rindenzellschicht mit stark verdickten Wänden. Diesen Zellen entspringen auch die bis 2 mm langen, bräunlichen Rhizoiden. Der ventrale Teil der Achse setzt sich aus Zellen einer Größe von  $25 \times 30 \mu$  zusammen, die reich an Inhaltsstoffen sind. Zur Dorsalseite hin vergrößern sich die Zellen auf  $30 (-40) \times 40 (-50) \mu$ .

Nach dorsal aufgerichtet sitzen eng dachziegelig die Blätter mit 0,5 mm Länge und 1,5 mm Breite. Sie sind langgezogen nierenförmig und nach innen bzw. oben am Rand eingebogen. In der oberen Blatthälfte erreichen die mit kräftigen, knotigen Eckverdickungen versehenen, chlorophyllfreien Zellen eine Größe von  $55 (-60) \times 60 (-70) \mu$ . Zumindest bei den jüngeren Blättern führen die Zellen der basalen Blatthälfte noch Chloroplasten, doch fehlen den  $55 \times 60 \mu$  großen Zellen Eckverdickungen. Ölkörper waren offenbar vorhanden, sind aber bereits zerstört und nur noch in Resten wahrnehmbar. Die Cuticula der Blatzellen ist glatt.

Unterblätter werden nicht ausgebildet.

Bei der untersuchten Probe war nur ein leeres Marsupium vorhanden, so daß über Perianth und Sporophyten nichts näheres ausgesagt werden kann. Das zylindrische, bräunliche Marsupium wird 3 mm lang

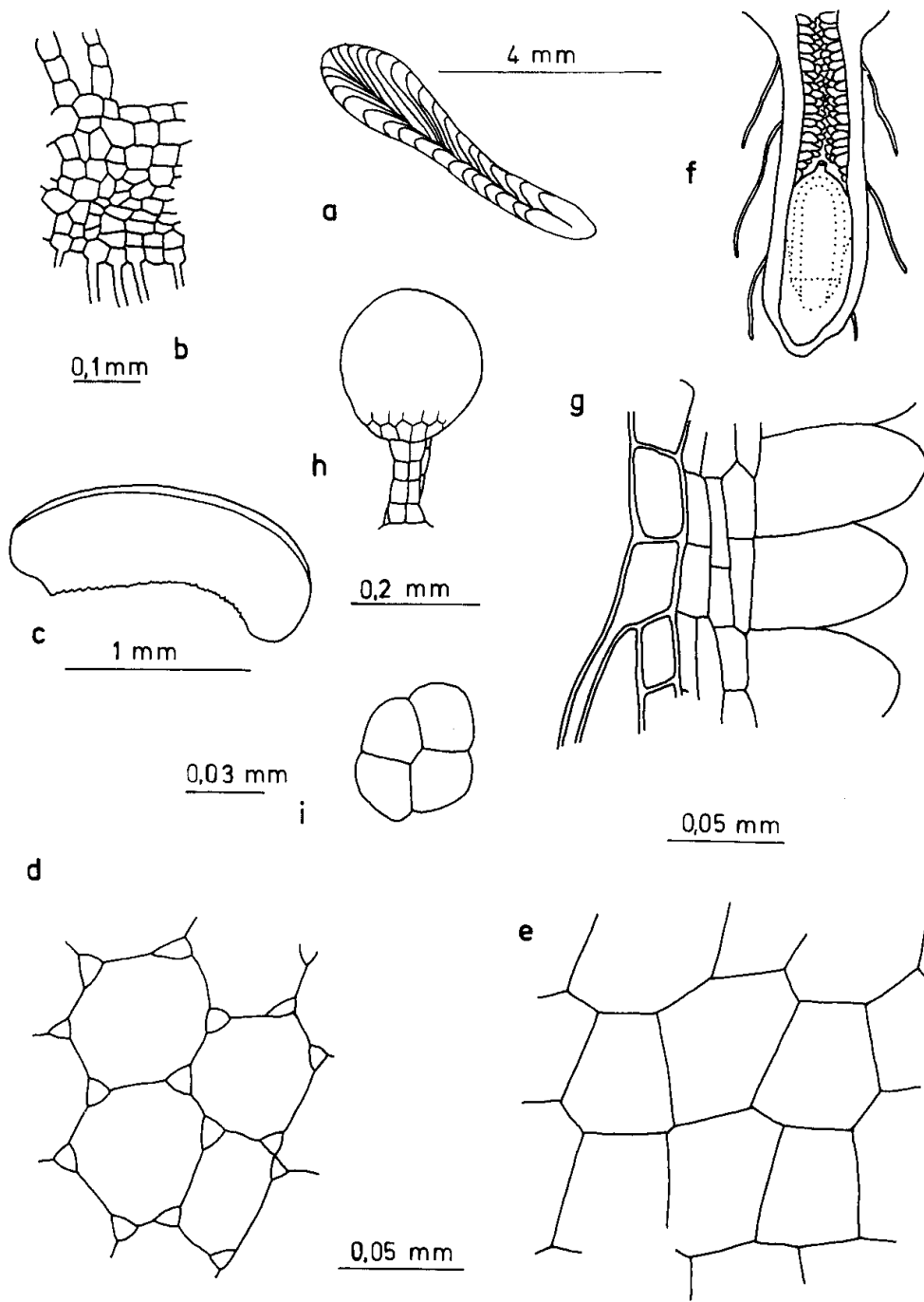


Abbildung 3. *Lethocolea repens*

a) Habitus einer Pflanze; b) Querschnitt der Sprossachse; c) Blattumriß; d) Blattzellen der Apikalregion; e) Blattzellen der Basalregion; f) schematischer Längsschnitt durch ein Marsupium; g) Wandung des Marsupium im Längsschnitt; h) Antheridium; i) Querschnitt eines Antheridienstiels.

bei einem Durchmesser von 1 mm. Die Außenseite ist dicht mit Rhizoiden besetzt, die den Rindenzellen mit kräftig verdickten, bräunlichen Wänden entspringen. Den Kanal über der Kalyptra auf der Innenseite wird von großlumigen, aufgeblasenen Zellen bedeckt. Zwischen diesen beiden eben genannten Schichten liegen 3—4 Lagen langgestreckter,  $30 \times 10 \mu$  großer Zellen. Die Spitze des Marsupiums, in welcher der Haustorialkragen steckt, wird etwas weiter vorgeschoben. Die Kalyptra ist nicht mit dem Achsengewebe verwachsen.

In den Achseln von Tragblättern, die in Form und Größe nicht wesentlich von den übrigen Stengelblättern unterschieden sind, sitzen auf der Dorsalseite der Achse zu je 4—8 die Antheridien. Hervorzuheben ist bei den Antheridienstielen, daß diese 4zellreihig aufgebaut sind. Die männlichen Pflanzen sind nicht durch besondere Form oder Färbung gekennzeichnet,

Systematische Stellung:

Die Zuordnung dieses Neufundes zur Gattung *Lethocolea* erfolgte auf Grund der wechselständig ansitzenden Stengelblätter, der fehlenden Unterblätter und des Marsupiums. Die von der Gattung angegebenen ventralen, interkalaren Stolonen waren nicht zu beobachten. Die Wand des Marsupiums weicht im Bau von der Beschreibung von GOEBEL der neuseeländischen *Lethocolea drummondi* MITTEN ebenfalls etwas ab.

*Neoprasanthus granatensis* n. gen. et n. sp. (Abb. 4)

Untersuchtes Material:

Herbarium S. WINKLER, Tübingen: Colombia S. A., Südflanke der Sierra Nevada de Santa Marta, Tal von Duriameina 3300 m, Nr. C 395 a, leg. S. WINKLER, 2. 2. 1967 — Typus.

Diagnose:

Planta viridis, inter alios muscos terricola crescens.

Caules ramosi, ad 2 cm longi, stolonibus ventralibus rhiziferis 2,5 cm longis. Cellulae in medio caulorum  $70 \times 50 \mu$ ; cellulae corticales dorsales  $20 \times 30 \mu$ , parietibus incrassatis, cuticula verrucosa; cortex ventralis rhizoideis 0,75 mm longis et  $5 \mu$  crassis.

Folia caulina apice rotundata, imbricata, patula, ad 1,4 mm longa et 1 mm lata. Cellulae apicales  $25 (- 35) \times 30 (- 40) \mu$  trigonis magnis nodulosis; ad basim foliorum cellulae  $30 \times 35 \mu$ , trigonis parvis. Cuticula papillis rotundatis, planis.

Amphigastria desunt.

Perianthia desunt, 2—3 folia involucralia marginibus lobatis. Marsupia longe cylindrica, rhizoideis oblecta, ore foliis involucralibus coronata, ad 3 mm longa et 1 mm crassa. Archegonia sterilia supra lineam insertionis foliorum inserta. Pes sporogonii collo haustoriale magno, alto

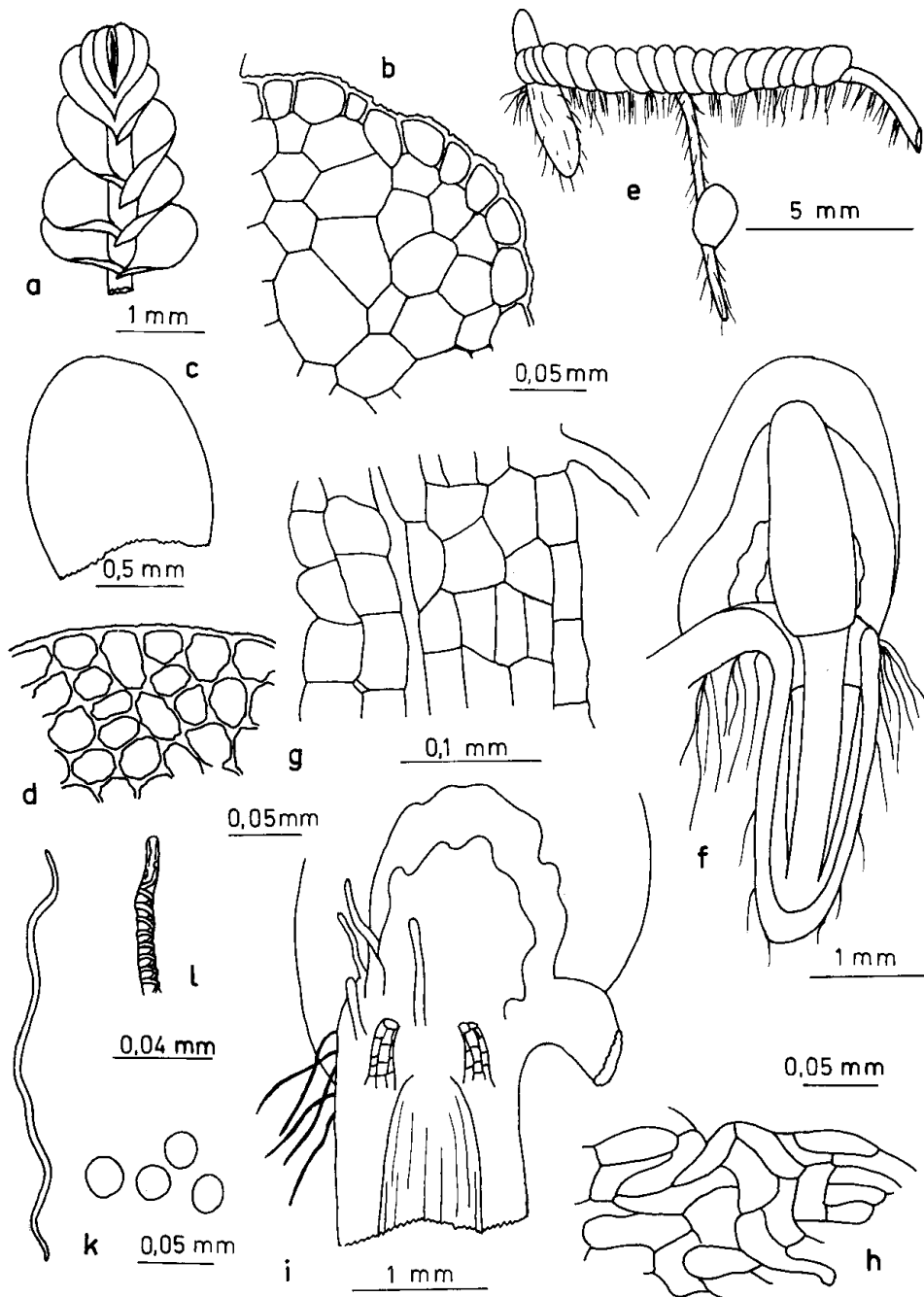


Abbildung 4. *Neoprasanthus granatensis*

- a) Dorsalansicht einer Pflanze; b) Querschnitt einer Sprossachse; c) Blattumriß; d) Zellen am apikalen Blattrand; e) Habitus einer Pflanze mit Marsupium; f) schematischer Längsschnitt durch ein Marsupium; g) Längsschnitt durch Haustorialkragen (links) und Marsupienwandung (rechts); h) apikaler Rand des Haustorialkragens, Flächenansicht; i) Involukralblätter und unbefruchtete Archegonien an der Beutelmündung; k) Sporen und Elateren; l) Spitze eines Elaters.

conico. Elateres monospiri, 7  $\mu$  crassi et ad 200  $\mu$  longi. Sporae brunee, minutissime papillatae.

*Androecea ignota*.

Beschreibung:

Die 1—2 cm langen, dunkelgrünen Pflanzen wachsen zwischen anderen Moosen auf Erde. Mit Blättern und dicht mit Rhizoiden besetzt, entspringen der Ventralseite der Achsen 2—3 cm lange Stolonen. Die Achsen verzweigen sich häufig.

Im Zentrum der Achse erreichen die Zellen eine Größe von  $70 \times 50 \mu$ , in der dorsalen Rindenschicht, deren Zellwände schwach verdickt und außen mit Papillen besetzt sind, werden sie  $20 \times 30 \mu$  groß. Der Ventralseite entspringen die bis 0,75 mm langen Rhizoiden mit einem Durchmesser von 5  $\mu$ .

Die flach ausgebreiteten Stengelblätter sitzen der Achse flach ausgebreitet an. Ihr Umriß ist rundlich-oval, ihre Länge beträgt bis 1,4 mm, die Breite 1 mm. Am Vorderrand erreichen die mit kräftig knotigen Eckverdickungen versehenen Zellen eine Größe von  $25 (- 35) \times 30 (- 40) \mu$ . Zur Blattbasis hin werden diese Verdickungen immer kleiner und die Zellen länglicher ( $30 \times 35 \mu$ ). Alle Zellen führen Chloroplasten, und die Cuticula ist durch rundliche, flache, dicht stehende Warzen aufgerauht.

Amphigastrien werden nicht gebildet.

Ein Perianth fehlt, an seiner Stelle stehen 2—3 Paare von Hochblätter, die gegen die Mündung des Marsupiums immer kleiner werden. Der Rand der Hochblätter ist kräftig gelappt. Zwischen den Involukralblättern sitzen Schleimpapillen und Paraphyllien. Das zylindrische Marsupium erreicht eine Länge von 3 mm, bei einem Durchmesser von 1 mm, und dringt in den Boden ein. Die bräunliche Außenwand bedecken Rhizoiden. An sich sind die Zellen der Marsupienwand fast alle gleich gestaltet, die Größe der dünnwandigen Zellen liegt bei  $25 (- 35) \times 40 (- 35) \mu$ . An der Mündung des nach innen führenden Kanals stehen unbefruchtete Archegonien unterhalb der Ansatzlinie der Hochblätter. Der Sporophyt ist mit Hilfe des bei dieser Form fast bis zur Mündung des Marsupium reichenden Haustorialkragens, der hier außerordentlich groß ist, ins Innere abgesunken. Über die umgebenden Hüllblätter ragt die reife Kapsel des Sporophyten hinaus. Die Kapselwand wird durch Halbringfasern verstärkt. Im Zentrum liegt ein Elaterenträger. Die einspirigen, 2,2 mm langen und 7  $\mu$  dicken Elateren liegen zwischen den kugeligen, feinst angerauhten Sporen von 25  $\mu$  Durchmesser. Durch die bräunliche Wandung der Sporen schimmern grüne Chloroplasten durch.

Antheridien sind bislang unbekannt.

Systematische Stellung:

Zunächst würde man diese neue Gattung wegen der ventralen Stolonen und der entsprechenden Ontogenie der Marsupien bei der Gattung

*Tylimanthus* einordnen. Auch der Achsenquerschnitt würde noch dafür sprechen. Dennoch sind die Unterschiede durch die rundliche Blattform sowie den Blattansatz auf der Dorsalseite gegeben. Wie GROLLE (1966) hervorhebt, sprechen die dorsal verzahnten Merophyten für eine Einordnung z. B. der Gattung *Prasanthus* bei den Gymnomitriaceen. In der Tat wird auch bei *Prasanthus* das Marsupium nach dem *Tylimanthus*-Typ (SCHUSTER, 1966) gebildet. Weiterhin zeigt die Gattung *Prasanthus* ebenfalls die Bildung von Stolonen. Aus diesem Grund wird dieser Neufund wohl in die Verwandtschaft von *Prasanthus* gestellt werden müssen. Die Gattungsunterschiede von *Neoprasanthus* zu *Prasanthus* sind durch die völlig andere Blattform und das größere, bzw. tiefere Marsupium klar gegeben.

### Diskussion

Die 4 in den Paramos der Sierra angetroffenen marsupialen Lebermoose gehören verschiedensten Verwandtschaftskreisen an und demonstrieren auf engem Raum die ontogenetisch, anatomisch und phylogenetisch divergierenden Richtungen der „*Jungermannia* Geocalyceae“. Das kommt allein dadurch zum Ausdruck, daß die 4 Arten in 3 Familien unterzubringen sind.

Gemeinsam ist nur die Bildung eines Marsupiums, dessen Schutzfunktion für den Embryo ich bereits eingangs betont habe. Im Gegensatz zu *Calypogeia*, *Balantiopsis* und *Marsupidium* entwickeln sich die Beutel im Bereich der Sierra stets an den Haupt- und nicht wie bei jenen an Nebenachsen. Zum besseren Verständnis der Marsupienbildung sollen im Folgenden die allgemeinen Fragen dieser Erscheinung umfassend besprochen werden. Es sind bei der Entstehung der Marsupien, bzw. beim Absinken des Sporophyten, 2 verschiedene Grundformen gegeben, die vorläufig ohne Bezugnahme auf die anderen Verwachsungsvorgänge mit dem Perianth und der Kalyptra vorangestellt werden. Dabei sollen die neuen Arten von der Sierra besonders berücksichtigt werden. Auf GOEBEL (1906, 1930) und KNAPP (1930) fußend, hat SCHUSTER (1966) einen übersichtlichen, schematischen Abriß gegeben, an den ich mich teilweise halte.

1. Der Beutel stellt von Anfang an einen nicht hohlen Gewebekörper dar, in den sich der Sporophyt mit Hilfe eines mächtigen Haustorialkragens einsenkt. Nach Beobachtungen an dem vor mir geprüften Material entwickelt sich der Haustorialkragen bei diesem Typ, der als *Tylimanthus*-Typ in der Literatur geführt wird, wesentlich stärker als bei Marsupien, die von Anfang an hohl sind. Dieser *Tylimanthus*-Typ kommt neben *Tylimanthus* auch bei *Acrobolbus*, *Marsupidium*, *Prasanthus* und *Harpanthus* vor, sowie bei der neubeschriebenen Form *Neoprasanthus*.

Betrachtet man die Marsupien als negativ geotrop wachsende Gebilde plagiotroper Achsen, dann wäre als Beispiel mit einer negativ geotropen Achse die Gattung *Schistochila* als Parallele anzuführen. Hier „bohrt“ sich der Sporophyt ganz ähnlich wie bei *Tylimanthus* in das Achsen- gewebe ein; GOEBEL bezeichnet dies als „coelocaul“ Erscheinung, SCHUSTER (1966) als „coelocauly“. Damit wird klar, daß zwar eine Homologisierung im Verhalten des Sporophyten durchgeführt werden kann, daß aber hinsichtlich der Marsupienbildung bzw. Wachstumserscheinungen der senkrechten Achse noch keine vergleichenden Aussagen getroffen werden können.

Die Marsupienbildung an Hauptachsen (*Tylimanthus*) und Nebenachsen (z. B. *Marsupidium*) verläuft stets durch Induktion der an der Achsenspitze sitzenden Embryonen.

2. Der Beutel ist von Anfang an hohl. Im Kanal des Absinkens ist die Wandung bei den Sierra-Moosen stets mit großen, blasigen Zellen besetzt. Die Archegonien bzw. jungen Sporophyten sinken in der Spitze des Beutels, in dem sie sitzen, ab. Der Haustorialkragen ist zwar ebenfalls vorhanden, aber wesentlich schwächer als beim oben angeführten *Tylimanthus*-Typ. Man bezeichnet diese Art der Marsupienbildung als *Calypogeia*-Typ. Neben *Calypogeia* zeigen auch die Gattungen *Geocalyx*, *Goebelobryum*, *Lethocolea*, *Gongylanthus* und *Lindigina* dieselbe Entstehungsweise; von der Sierra ist zusätzlich *Stephaniellidium* hinzuzufügen.

Auch hier besteht die Möglichkeit, daß die Marsupien an der Hauptachse (z. B. *Goebelobryum*) oder an einer Nebenachse (z. B. *Calypogeia*) entstehen. Wir können daraus vorläufig entnehmen, daß es sich bei Marsupien an Nebenachsen bereits um höher spezialisierte Formen handelt.

Ein entsprechendes Beispiel für senkrechte Achsen anzugeben, fällt hier schwer, da Wachstumsvorgänge verglichen werden müßten. Man könnte indes, ohne vielleicht auf Sonderbildungen zu achten, in diesem Rahmen die Ausbildung eines Perigyniums, den *Isotachis*-Typ, zum Vergleich heranziehen und als Ausgangspunkt für entsprechende plagiotope Achsen mit Marsupien ansehen. Dabei muß allerdings betont werden, daß es sich beim Marsupium um ein positiv geotropes Achsenwachstum und beim Perigynium um ein negativ geotropes Wachstum handelt.

Besonders zu beachten sind deshalb Zwischenformen vom *Calypogeia*-Typ und *Isotachis*-Typ. Wir kennen eine solche Kombination von Perigynium und Marsupium von den Gattungen *Arnellia*, *Balantiopsis* und *Mesoptychia* (SCHUSTER, 1966), auch *Lindigina* ist hinzuzurechnen und durch den Nachweis eines Perianthes von *Gongylanthus* (GROLLE, 1962) auch diese Gattung.

Von den Verwachsungen, die bei den marsupialen Lebermoosen auftreten können, sei die Sproßkalyptra erwähnt. Das Wachstum des Achsen- gewebes erfolgt hier direkt unterhalb des befruchteten Archegonium, und

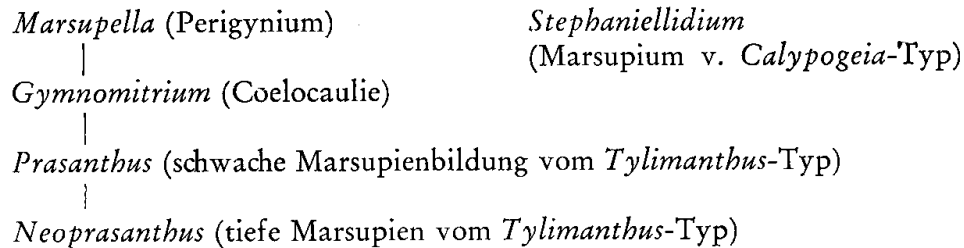
zwar röhrenartig. Deshalb stehen auf der Kalyptra des Sporophyten dann die unbefruchteten Archegonien.

Eine solche Sproßkalyptra kommt bei den verschiedensten Gattungen und Familien vor, ein systematischer Zusammenhang ist aber auch in diesem Fall nicht gegeben. Die wichtigsten Gattungen folioser Hepaticae mit einer Sproßkalyptra sind nach SCHUSTER: *Ptilidium*, *Lepidozia*, *Anthelia*, *Gymnomitrium*, *Prasanthus*, *Temnoma*, *Trichocoleaceae*, *Arnellia*, *Adelanthus*, *Calypetrocolea*, *Wettsteinia*, *Pseudomarsupidium*, *Haplomitrium* u. a.

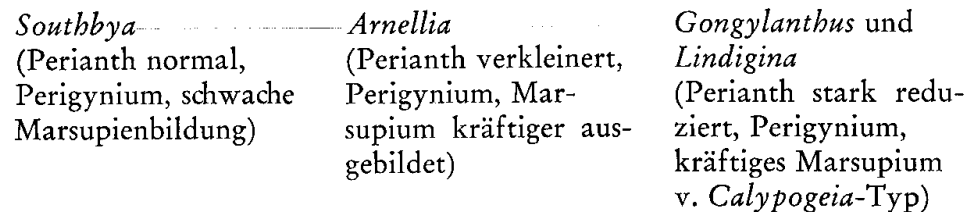
Eine Sproßkalyptra war in dem Material von der Sierra bei *Lindigina* und *Stephaniellidium* vorhanden.

So ergibt sich bei den zwei ontogenetisch verschiedenen Marsupien — als Schutzbildungen für den Sporophyten plagiotroper Sprosse — die graduelle Merkmalskombination mit einem Perianth oder einer Sproßkalyptra — oder mit allen beiden letztgenannten Merkmalen. Wird die Bildung eines Perigyniums noch als Sonderbildung gesehen, dann liegt die maximale Merkmalskombination vor, wie wir sie von den Gattungen *Arnellia* und *Lindigina* her kennen.

Dadurch, daß die Coelocaulie negativ geotroper Achsen und Marsupien des *Tylimanthus*-Typs einerseits und das Perigynium senkrechter Achsen und die Marsupien des *Calypogeia*-Typs andererseits im vorhergegangenen in engem Zusammenhang gebracht wurden, erhellen sich beispielsweise die Verwandtschaftsverhältnisse der Marsupellaceae unter Einbeziehung der neuen Arten auf folgende Weise:



Innerhalb der Southbyaceae sind nur die Schritte vom Perigynium bis zum Marsupium vom *Calypogeia*-Typ näher zu verfolgen:



Im Gegensatz zu den Gymnomitriaceen ist bei den Southbyaceae trotz der starken Reduktionserscheinungen noch ein Perianthrest übrig geblieben.



Wie die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Lethocolea* liegen, bzw. in welche Familie diese Gattung einzugliedern ist, bietet nach wie vor große Schwierigkeiten. GROLLE (1962) prüfte die Zusammenhänge von *Goebelobryum* und *Lethocolea* zu den Southbyaceae; danach sieht er sie als recht isolierte Gattungen bzw. Sippen an. SCHUSTER ordnet 1966 beide Gattungen zu den Acrobolbaceae ein, zu denen er außerdem *Acrobolbus*, *Austrolophozia*, *Tylimanthus* und *Hypogastranthus* rechnet.

Inwieweit innerhalb dieser Familie, die ausschließlich durch die Bildung von Marsupien gekennzeichnet ist, ähnliche Beziehungen wie bei den Gymnomitriaceen zwischen den beiden gegensätzlichen Typen der Marsupienbildung gezogen werden können, steht bislang noch nicht fest.

Ein Anhaltspunkt zur systematischen Einordnung der neuen *Lethocolea*-Art mag der vierzellreihige Antheridienstiel sein. LIMPRICHT (1876) gibt von *Solenostoma pumilum* sowie von *Jungermannia lanceolata* einen vierzellreihigen Stiel an. Diese Angabe wurde von MÜLLER (1948) nicht bestätigt. Ohne Querschnitt ist die Feststellung der Zellenzahl auch recht schwierig.

MÜLLER (1948) konnte zwar bei den oben von LIMPRICHT (1876) angeführten Arten keinen vierzellreihigen Antheridienstiel mehr nachweisen — möglicherweise mag es sich bei den von LIMPRICHT untersuchten Exemplaren um Atavismen gehandelt haben, die uns einen Hinweis liefern, daß möglicherweise *Lethocolea* unter den Jungermanniaceen zu führen ist, denn die Einordnung bei den Acrobolbaceae von SCHUSTER stößt auf die schon oben erwähnten Schwierigkeiten.

#### Schrifttum

- ARNELL, S.: Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. — Gleerup, Lund 1956.
- GOEBEL, K. VON: Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. IV. Die Vegetation der venezolanischen Paramos. — Elwert, Marburg 1891.
- Archegoniatenstudien X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. — Flora, **96**, 1—202, Jena 1906.
- Organographie der Pflanzen. — Fischer, Jena 1930.
- GOTTSCHKE, C. M.: Hepaticae. In: Prodrum florae Novo-granatensis. — Ann. sci. nat., (5), Bot. **1**, 95—198, Paris 1864.
- Neuere Untersuchungen über die Jungermanniae Geocalyceae. — Abh. Ges. Naturwiss. Ver. Hamburg, **7**, 1, 39—66, Hamburg 1880.
- GROLLE, R.: Über *Saccogyna* DUM. und *Saccogynidium*, eine neue Lebermoosgattung. J. Hatt. Bot. Lab., **23**, 41—67, Nichinan 1960.
- *Goebelobryum*, eine neue marsupiale Lebermoosgattung. — J. Hatt. Bot. Lab., **25**, 135—144, Nichinan 1962.
- *Neesioscyphus* — eine neue Lebermoosgattung mit gedrehten Sporogonklappen. — Öster. bot. Z., **111** (1), 20—36, Wien 1964.
- *Harpanthus drummondii* — ein Lebermoosendemit des östlichen Nordamerika. — Öster. bot. Z., **112** (3), 268—284, Wien 1965.
- *Herzogobryum* — eine beblätterte Lebermoosgattung mit dorsal verzahnten Merophyten. — Öster. bot. Z., **113** (4), 220—234, Wien 1966.

- GROLLER, R. & PERSSON, H.: Die Gattung *Tylimanthus* auf den atlantischen Inseln. — Svensk bot. Tidskr., **60** (1), 164—174, Stockholm 1966.
- HERZOG, T.: Eine neue Lebermoosgattung, *Pseudomarsupidium* HERZ. n. gen. aus Westpatagonien. — Svensk bot. Tidskr., **47** (1), 34—42, Stockholm 1953.  
— Eine neue *Acrobolbus*-Art aus Westaustralien. — Rev. bryol. lichen., **26**, 59—60, Paris 1957.
- KNAPP, E.: Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporangien der akrogynen Jungermanniaceen. — Bot. Abh., **16**, Jena 1930.
- LIMPRICHT, G.: Lebermoose. In F. COHN, Kryptogamenflora von Schlesien, **1**, Breslau 1876.
- MÜLLER, K.: Morphologische und anatomische Untersuchungen an Antheridien beblätterter Jungermannien. — Bot. Notis., **4**, 71—80, Lund 1948.  
— Neue Lebermoose. — Rev. bryol. lichen., **20** (1—2), 176—178, Paris 1951.  
— Die Lebermoose Europas, In L. RABENHORST, Kryptogamenflora **6**, 3. Aufl. — Geest & Portig K. G., Leipzig 1951—1958.
- SCHMITT, U. & WINKLER, S.: Systematische Untersuchungen über die foliose Lebermoosgattung *Stephaniella* JACK. — Öster. bot., **115**, 120—133, Wien 1968.
- SCHUSTER, R. M.: Studies on Antipodal Hepaticae. VI. The suborder Personiellinae: morphology, anatomy and possible evolution. — Bull. Toorey Bot. Club, **91**, 479—490, New York 1964.  
— Studies on Hepaticae VII—IX. On *Adelanthus* MITTEN and *Calypetrocolea* SCHUSTER, gen. n. — Rev. bryol. lichen., **34**, 676—703, Paris 1965.  
— The Hepaticae and Anthocerotae of North America **1**. — Columbia University Press, New York and London 1966.  
— On *Adelanthus* MITTEN: A case of the International Rules versus the Internationale Rules. — Nova Hedwigia, **12**, 353—361, Berlin 1966.  
— Studies on Hepaticae XV. Calobryales. — Nova Hedwigia, **13**, 1—63, Berlin 1967.
- STEPHANI, F.: Species Hepaticarum 1—6. — Georg et Cie., Genf und Basel 1898—1924.
- WEBER, H.: Die Paramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Ver-  
kettung mit den Hochanden Südamerikas. — Akad. Wiss. Mainz, Math. —  
Naturwiss. Kl., Nr. 3, Mainz 1958.

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Dozent Dr. SIEGHARD WINKLER, Institut für Biologie der Universität,  
74 Tübingen, Deutschland.