Die Randzellen einiger Jungermannienblätter.

Von **A. J. M. Garjeanne** in Venlo.

Den Laubmoosblättern gegenüber sind die Lebermoosblätter relativ einfache Gebilde. Mit den zahlreichen Anpassungen der Lebermoose geht zwar eine reiche morphologische Gliederung zusammen, aber anatomisch bleibt doch das Jungermannienblatt immer eine einfache Zellplatte, welche nur in seltenen Fällen und dann noch an bestimmten Stellen zwei oder mehr Zellen dick, in anderen Fällen auf einige Zellreihen reduziert ist.

Bei den (mitteleuropäischen) Arten zeigen die Blätter häufig Unterschiede in der Form des Blattrandes und im Bau der Blattzellen. Man kann alle Übergange beobachten zwischen völlig ganzrandigen, gezahnten, gewimperten, zwei- und mehrteiligen Blattspreiten, während Zellgröße und Zellwandstruktur manch wichtiges Bestimmungsmerkmal abgeben.

Bei den Laubmoosen sind eben die Randzellen sehr häufig verschieden von den übrigen Blattzellen, es sind hauptsächlich mechanische Elemente. Bei den beblätterten Jungermannien unterscheiden sich die Randzellen häufig kaum oder nicht von den übrigen Blattzellen und sogar wenn sie deutlich verschieden sind, ist die mechanische Bedeutung der Strukturen bei weitem nicht so deutlich wie bei den Laubmoosen.

Dennoch funktionieren die Randzellen häufig auf andere Weise als die Spreitenzellen. So geht die Bildung der Brutkörner in sehr vielen Fällen von den Randzellen aus; bei vielen Arten zeigen die Randzellen Verdickungen, Zähne usw., wodurch sie als mechanische Elemente angesehen werden müssen. Untersucht man Blätter von Chiloscyphus polyanthus, so findet man, wenn die Chlorophyllkörner in den Spreitenzellen hauptsächlich an den Querwänden gelagert sind, die Außenwandung der Randzellen häufig nicht mit Chlorophyll besetzt.

Bei Lophocolea bidentata und cuspidata sehen wir, auch an intakten Blättern, einzelne Randzellen sich hervorwölben und zu Rhizoiden oder einfache Schleimhaare auswachsen und bei Verletzung des

Blattes sind diese und die von Kreh[1]) ausführlich beschriebenen Regenerationserscheinungen besonders leicht zu beobachten.

So sind noch andere Fälle zu nennen, worin die Randzellen in irgendwelcher Hinsicht eine andere Rolle spielen, als die Spreitenzellen.

Es fragt sich, ob die Randzellen vielleicht auch dann eine etwas abweichende Struktur oder Inhalt haben, wenn sie, bei oberflächlicher Beobachtung, den übrigen Blattzellen gegenüber nur Größenunterschiede zeigen.

In den folgenden Zeilen werden einige Beobachtungen über solche Randzellen mitgeteilt. Das Material stammt aus der Umgebung von Venlo und wurde immer frisch eingesammelt und bisweilen kürzere Zeit im Arbeitszimmer weiter kultiviert. Die in Betracht kommenden Arten sind folgende:

Haplozia crenulata; Chiloscyphus polyanthus; Lophocolea bidentata, cuspidata und heterophylla; Lophozia inflata; Diplophyllum albicans; Alicularia Scalaris, Frullania dilatata, Cephalozia bicuspidata, Ptilidium ciliare und Scapania curta. Von diesen Arten sind aber besonders Lophocolea bidentata und Chiloscyphus polyanthus genauer untersucht worden, weil dies, aus weiter unten zu nennenden Gründen, interessant erschien.

Eine willkürliche Spreitenzelle des Lebermoosblattes hat zwei „freie" Zellwände, namentlich die obere und die untere. Diese sind aber mit einer Cuticula bekleidet, welche sich hauptsächlich dadurch von der Cuticula vieler anderen Pflanzen unterscheidet, daß sie für Wasser durchlässig ist, was mit der chemischen Zusammensetzung in Beziehung steht. Die Randzellen sind aber nicht zweiseitig, sondern dreiseitig von der Cuticula überzogen und dadurch können sie zwar etwas leichter Wasser aufnehmen, werden es aber auch wohl leichter abgeben, wenn nicht auf irgend einer Weise für das Festhalten des Wassers Sorge getragen ist.

Solch ein Festhalten des Wassers kann natürlich bedingt sein durch besondere Eigenschaften des Zellinhaltes oder durch den Bau der Zellwand oder auch durch beide Ursachen zusammen. Von den untersuchten Arten machen besonders die bekannten großen Randzellen bei Haplozia crenulata den Eindruck, daß sie vielleicht als Wasserspeicher Dienste leisten können. Besonders an ziemlich trockenen Standorten sind diese Randzellen sehr groß, ihre Wände sind ansehn-

1) W. Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. 1909, T. XC, Nr. 4.

lich und gleichmäßig verdickt und dann und wann (bei den Hüllblättern des Perianths regelmäßig), sind sie durch eine Querwand in zwei Teile verteilt. Der Zellinhalt ist wasserreich, chlorophyllreich und mit derselben oder einer geringeren Ölkörperzahl versehen wie die Spreitenzellen.

Untersuchen wir die Randzellen plasmolytisch, so ergibt sich, daß die Plasmolyse bei den Randzellen zwar etwas schneller eintritt, als bei den Spreitenzellen, wenn die Salpeterlösung am Deckglasrande zugesetzt wird, aber daß dieser Unterschied kaum zu beobachten ist, wenn die Blätter ganz in die Salpeterlösung eingetaucht werden. Die Plasmolyse ist mit 10 %iger Salpeterlösung (KNO_3) schon sehr stark und tritt dann sofort ein, sogar tritt bei einigen Spreitenzellen dann schon abnormale Plasmolyse ein. Der osmotische Druck ist somit bei den Haplozia crenulata-Blättern kein außergewöhnlich großer und die Plasmolyse tritt bei den Randzellen fast so leicht ein, wie bei den Spreitenzellen.

Dasselbe gilt auch für die übrigen untersuchten Arten. Die Randzellen unterscheiden sich osmotisch nicht von den Spreitenzellen und, wenn auch bisweilen die Plasmolyse etwas früher eintritt, so kann das auf Rechnung der Tatsache gestellt werden, daß die Randzellen dreiseitig und bei gezahnten Blatträndern auf viel größerer Oberfläche von der plasmolysierenden Lösung bespült werden.

Der Vakuoleninhalt der Randzellen ist also wohl von keiner besonders großen Bedeutung beim Festhalten des Wassers, ein Unterschied den Spreitenzellen gegenüber läßt sich nicht scharf beobachten. Da fragt es sich, ob vielleicht die Zellwand Wasser speichert. Dies ist nach Goebel[1]) in der Tat der Fall, die Zellwandverdickungen quellen bei Wasserzutritt auf, schrumpfen bei Wasserverlust. Natürlich steht diese biologische Funktion neben der rein mechanischen Bedeutung der Zellwandverdickungen. Es läßt sich leicht beobachten, daß die Hygrophyten unter den obengenannten Arten viel weniger stark verdickte Zellwände besitzen wie die Xerophyten und es ist bekannt, daß viele Standortvarietäten sich u. a. unterscheiden durch die mehr oder weniger verdickten Wände ihrer Blattzellen.

Hauptsächlich zeigen die Wandverdickungen uns eine kollenchymatische Struktur. Und in einigen Fällen läßt sich ein Unterschied zwischen den Verdickungen der Rand- und Spreitenzellen nicht beobachten. Die Hygrophyten zeigen uns aber, daß die Randzellen häufig deutliche Verdickungen haben, während dieselben bei den Spreiten-

1) Goebel, Archegoniatenstadium 5. Die Blattbildung der Lebermoose usw. Flora 1893, pag. 449 und Fußnote.

zellen nicht oder kaum zu beobachten sind. So waren die Eckverdickungen bei den Blättern eines Lophocolea bidentata-Rasen, der sehr feucht und zwischen dichten Polstern von üppigem Hypnum cuspidatum gewachsen war, nicht ausgebildet; die Randzellen zeigten aber an den Antiklinen deutliche Verdickungen.

Bei Alicularia scalaris, zwischen anderen Moosen (Dicranella) gewachsen an einem feuchten Abhang, waren die Verdickungen der Randzellen deutlich stärker als diejenigen der Spreitenzellen.

Die Wandverdickungen der Randzellen bei Haplozia crenulata sind (abgesehen von einigen Standortvarietäten) sehr viel stärker als die der Spreitenzellen. Dagegen sind fast keine Verdickungen zu sehen an den Zellwänden bei feucht gewachsenen Chiloscyphus polyanthus; bei Ptilidium ciliare sind die Verdickungen der Randzellen und der Zilien schwächer als bei den Spreitenzellen. Die letztgenannte Art benutzt ihre Zilien wohl zur Aufnahme des Wassers, das von den Zilien aus den übrigen Blattzellen zugeleitet wird. Wir sehen denn auch die Durchlaßstellen zwischen den Zellen als unverdickte Partien der Querwände.

Solche Durchlaßstellen werden bisweilen durch Krümmungen der Wand noch vergrößert, z. B. Alicularia scalaris, in anderen Fällen findet sich zwischen zwei Eckverdickungen noch eine verdickte Mittelpartie, wodurch einige Ähnlichkeit mit der Schließhaut der Hoftüpfel entsteht, z. B. Frullania dilatata.

Bei allen zuletzt genannten Arten sind die Randzellen weniger reich an Protoplasma, Chlorophyllkörnern und Ölkörpern als die Spreitenzellen. Bei einigen anderen, so bei Diplophyllum albicans, sind viele Randzellen überhaupt ohne protoplasmatischen Inhalt. Bei den ganz jungen Blättern sind die Randzähne noch mit dem normalen Inhalt gefüllt, später aber bildet sich eine nur mit Wasser gefüllte, einfache oder doppelte Zellreihe am Rande. Diese Randzellen sind meistens gleichmäßig verdickt, und ihre Verdickungen sind nicht deutlich stärker als die der Spreitenzellen. Auch findet man Formen mit unverdickten Außenwänden der Randzähne.

Die meisten der obengenannten Strukturen würde man als ausgezeichnet in mechanischer Hinsicht ansehen, wenn nicht für viele Lebermoose solche mechanischen Elemente von sehr geringer Bedeutung sein möchten. Bekanntlich werden die zarten Blätter nicht von sehr kleinen Tieren gefressen, auch von Schnecken werden sie verschmäht und gegen eventuelle Feinde unter den größeren Tieren nutzen die jedenfalls noch zarten Zellwandverdickungen doch nichts.

Fast ebensowenig haben die Lebermoosblätter zu befürchten von fallenden Regentropfen. Sehr viele Arten wachsen zwischen anderen Moosen oder unter anderen Pflanzen, an mehr oder weniger steilen Abhängen usw., wo sie gegen den direkten Anprall der Regentropfen geschützt sind. Aber auch die ganz frei auf horizontalem Boden wachsenden Arten werden fast nicht durch den Regen geschädigt. Das ergibt sich u. a. aus einem Versuch, welcher im Sommer 1910 mit einer Kultur von Calypogeia trichomanis angestellt wurde. Die zarten Pflänzchen waren auf einem flachen Ziegel kultiviert worden, und, wenn sie auch einen ausgedehnten Rasen gebildet hatten, so waren die Exemplare doch schwächer als die meisten in der freien Natur gewachsenen Calypogeiapflanzen. Am Sonntag, den 3. Juli 1911 fiel in Venlo von 11 Uhr vormittags bis 12 Uhr 30 Min. ein heftiger Regen, und von 12 Uhr 15 Min. bis 12 Uhr 30 Min. war es ein gewaltiger Platzregen, so stark, daß mehrere Blätter einer kräftigen Lilie, die vor einem Fenster meines Arbeitszimmers stand, zerknickt wurden.

Die Calypogeiakultur wurde von etwa 12 Uhr bis 12 Uhr 30 Min., also während des stärksten Regens, dem Gewalt der Regentropfen ausgestellt. Bei Untersuchung der Blätter zeigten sich fast keine Verletzungen, nur etwa ein Dutzend Blätter waren eingerissen worden.

Wenn also die zarten Zellwände der Calypogeia imstande sind dem Anprall der Regentropfen zu widerstehen, so können die Wandverdickungen der Rand- und Spreitenzellen wohl nicht als Anpassungen in dieser Richtung angesehen werden. Dazu kommt noch, daß Calypogeia durch die horizontal ausgebreiteten Blätter noch ungünstiger davorsteht als z. B. Haplozia crenulata

Nehmen wir nun Chiloscyphus polyanthus, der an sehr feuchten Stellen, sogar fast submers lebt, so sehen wird da keine Eckverdickungen. Bei Lophocolea bidentata, welche ebenfalls an sehr feuchten Orten eingesammelt wurde, findet man keine nennenswerte Verdickungen bei den Spreitenzellen, dagegen deutliche, auf optischem Querschnitt dreieckigen Verdickungen an der Außenwandung der Randzellen. Diese Verdickungen befinden sich an der Ansatzstelle der antiklinen Wandungen. Alicularia scalaris, ein Mesophyt, hat sehr deutliche Eckverdickungen; an den Außenwänden sind sie meist erheblich stärker. Ptilidium ciliare, von mehr xerophytischer Struktur, zeigt dünne Außenwände, aber auch hier sind die Ansatzstellen der antiklinen Wände sehr verdickt.

Wenn wir also sehen, daß eben bei Arten, die stärkeren Wasserwechsel ausgesetzt sind, gerade die Ansatzstellen der antiklinen Wände

in den Randzellen eine deutliche Verdickungsleiste bilden, so liegt die Ursache wohl in der Tatsache, daß diese Stellen stark in Anspruch genommen werden bei Änderungen des Wassergehalts. Die Oben-, Unten- und Außenseite bilden gleichsam ein Gewölbe, dessen Träger eine verstärkte Randleiste besitzen. Zunahme des Wassergehalts führt zu Ausdehnung der Außenwände, weil Änderungen der Innenwände nicht so gut möglich sind.

Daß wirklich solche Vorstülpungen der freien Außenwand vorkommen, läßt sich bei Lophocolea bidentata ziemlich häufig beobachten. Bei dieser Art[1]) finden wir zwischen den Spreitenzellen bisweilen solche, welche erst verschleimen und später ganz aufgelöst werden. Auch mechanische Verletzungen können das gänzliche Verschwinden einer oder mehrerer Zellen herbeiführen. Die umgebenden Zellen nehmen dabei eine andere Gestalt an, und wir sehen deutlich, wie die an dieser Seite unverdickten Zellen sich konvex in die entstandene Öffnung hervorwölben. Etwas Ähnliches fand sich beim einzigen, von mir beobachteten Fall einer wirklichen Regeneration. Ein Riß in einem Lophocoleablatt war wieder von Zellen ausgefüllt, welche der Hauptsache nach mit den Zellen der Umgebung übereinstimmten. Nur waren sie in der Länge sehr gestreckt[2]). Auch hier zeigten einige Blattzellen eine deutliche Hervorwölbung der freien Außenwand. Drei Zellen wurden neugebildet; auf der linken Seite waren die Wände der Spreitenzellen hervorgewölbt, die stärkeren Eckverdickungen ließen die gestreckten Zellen als Randzellen erkennen. Vielfach sind Hervorwölbungen der Randzellen auch dann zu beobachten, wenn diese Randzellen zu Rhizoiden, kurzen Schleimpapillen oder zu Regenerationsgebilden auswachsen sollen. Bei Lophocolea läßt sich das leicht beobachten,auch finden wir Abbildungen z. B. bei Schostakowitsch[3]) und Kreh[4]).

Dürfen wir also wohl schließen, daß die Verdickungen an den Ansatzstellen der antiklinen Wandungen mit Spannungen, die von Änderungen im Wassergehalt herrühren, in Beziehung stehen, so läßt

---

1) Auch sehr häufig bei Scapania nemorosa.

2) Durch ihre Armut an Protoplasma, Chlorophyll u. a. unterschieden von den von Kreh beschriebenen und l. c. Taf. III, Fig. 2, 4, 5, 7 usw. abgebildeten Regenerationszellen.

3) Schostakowitsch, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Fig. 2, 3, 24.

4) Kreh, l. c. Taf. I, Fig. 22, Taf. IV, Fig. 4*g* (hier auch die stärkeren Verdickungen) usw.

sich doch auch eine Bedeutung der Verdickungen als rein mechanische Verstärkung des Zellnetzes nicht verkennen. Es würde zu weit führen, hier all die Strukturen zu beschreiben. Einige eigentümliche Fälle mögen jedoch Erwähnung finden.

Die Randzellen von Diplophyllum albicans sind meistens gleichmäßig verdickt. Dabei ist der Zellverband derartig, daß die Gefahr des Zerreißens eine sehr geringe ist. Merkwürdiger aber sind die sehr starken Verdickungen, welche man bisweilen unter dem Blattrande beobachten kann. Unter einer relativ sehr großen Randzelle liegt dann eine größere Zellwandmasse, von strahlenförmig gruppierten Zellen umgeben. Solche Verdickungen sind nicht gerade selten und speziell an üppig gewachsenen Pflanzen zu finden.

Bei Haplozia crenulata sind die Wände der Randzellen, besonders bei Exemplaren von trockenem Standort, sehr verdickt. Werden solche Blätter in Wasser unter Deckglas gelegt und wird das Deckglas unter ziemlich starkem Druck hin und her geschoben, so bleibt doch die Randzellreihe intakt, einige wenige Fälle ausgenommen. Die übrige Blattspreite zerreißt bei obiger Behandlung gerade sehr häufig.

Wie aber schon bemerkt wurde, können solche Strukturen neben mechanischer Bedeutung auch eine solche mit Beziehung auf Wasserspeicherung haben.

Bei Cephalozia bicuspidata (und bei einigen Cephaloziellen) fehlen die Eckverdickungen sowohl den Randzellen wie den Spreitenzellen oder sie sind doch nur äußerst schwach ausgebildet. Im allgemeinen wird die Ökologie dieser zarten, auf nackter Erde wachsenden Pflänzchen eine andere sein, als die der oben besprochenen größeren Lebermoose. Durch Schleimbildung, Verpilzungen, Zusammenleben mit Algenkolonien und durch die Bildung von dichten, verworrenen Rasen sind diese Pflänzchen sowohl mechanisch als auch gegen totale Austrocknung geschützt.

Die Zusammensetzung der Zellwände ist bei den Lebermoosen eine ziemlich wechselnde, aber nur in selteneren Fällen bestehen sie, wie schon Czapek[1]) beobachtet hat, aus reiner Zellulose. Bei den verschiedensten Arten ist das Vorkommen von besonderen Wandbestandteilen konstatiert worden (Dicranumgerbsäure und Sphagnol), während später K. Müller[2]) gezeigt hat, daß in den Zellwänden einiger Leber-

1) F. Czapek, Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 1899, pag. 361 ff.

2) K. Müller, Die chemische Zusammensetzung der Zellmembranen bei verschiedenen Kryptogamen. Zeitschr. physiol. Chem. 1905, Bd. XLV, pag. 265 ff.

moose neben gewöhnlicher Zellulose noch Xylosezellulose und Arabinosezellulose vorkommen. Wenn die gewöhnlichen Zellulosereaktionen nicht oder schwierig gelingen, so stellt Müller das auf Rechnung von Beimengungen.

Die Verbreitung seiner Dicranumgerbsäure und des Sphagnols ist von Czapek bei sehr zahlreichen Lebermoosen untersucht worden und es wäre wohl überflüssig, die lange Liste Czapeks noch mit einigen wenigen Arten zu verlängern. Es wurde aber schon von Czapek beobachtet, daß die Reaktion der Randzellen in einigen Fällen eine andere ist als die der Spreitenzellen. So gibt er z. B. an: „Sarcoscyphus emarginatus. Direkte Bläuung mit Chlorzinkjod hier und da schwach an den Randzellen."

So zeigt auch die von Czapek nicht untersuchte Haplozia crenulata deutliche Zellulosereaktion in den Randzellen. Bei den übrigen von mir untersuchten Arten ist eine deutliche Verschiedenheit der Reaktion mit Chlorzinkjod zwischen Rand- und Spreitenzellen nicht nachzuweisen. Einige andere Verschiedenheiten gibt es aber doch.

So quellen die Zellwände der Spreitenzellen bei Lophocolea bidentata in kochender Kalilauge stark wabig auf; die antiklinen Wandungen der Randzellen zeigen eine sehr viel geringere Quellung mit erst viel später eintretender Schaumstruktur. Ähnliches gilt für Chiloscyphus polyanthus. Diese Art gibt Bläuung mit Chlorzinkjod hauptsächlich im Basalteil der Blattspreite, die blaue Farbe geht nach längerer Einwirkung des Reagenz in eine grünliche über. Diese grünliche Farbe konnte auch bei Lophocolea beobachtet werden, während eine direkte, wirkliche Blaufärbung kaum nachweisbar war.

Nur bei Lophocolea bidentata und Chiloscyphus polyanthus wurde mit $FeCl_3 \cdot aq.$ und $K_2Cr_2O_7 \cdot aq.$ auf Gerbsäure reagiert. Auch nach längerer Einwirkung war meist keine Färbung der Zellwände zu beobachten, dagegen zeigte der Inhalt eine blasse und etwas grünliche Blaufärbung, was gewiß auf Rechnung der Gerbsäure in den Ölkörpern gesetzt werden kann. Auch Czapek nennt bei Lophocolea bidentata die Gerbsäurereaktion der Zellwände nicht.

Ebenso negativ war das Resultat einer Untersuchung auf Zucker in dem Zellinhalt. Bekanntlich gelten doch die Blätter der Jungermannien als „Zuckerblätter" und es war der Mühe wert, zu untersuchen, ob vielleicht der Zuckergehalt der Randzellen ein anderer war, wie derjenige der Spreitenzellen. Mit Kupfersulfat, Kalilauge und Seignettesalz konnte aber in den Zellen kein Zucker nachgewiesen werden. Es geschah einige Male, daß eine gelbliche Färbung eintrat,

aber nicht in, sondern außerhalb der Zellen. Diese „extrazellulare" Zuckerreaktion rührt wahrscheinlich von nach außen diffundierten Membranprodukten, welche durch Einwirkung der kochenden Kalilauge entstanden waren.

Wenn aber doch in einigen Fällen (Chiloscyphus, Alicularia, Diplophyllum) eine schwachgelbe Färbung in den Zellen eintrat, so geschah das doch nur oder fast nur in den Spreitenzellen und nicht in den Randzellen. Speicherung einer größeren Zuckermenge in den Randzellen wäre auch, teleologisch betrachtet, fast eine Torheit des Lebermooses!

Die Mittellamelle der Zellwände besteht aus Pektinstoffen. Sie zeigen in einigen Fällen, so bei Lophocolea bidentata, auch die Biuretreaktion, aber die Randzellen werden dabei kaum violett gefärbt.

Die eigentümlichsten Reaktionen erhält man mit wässeriger Methylenblaulösung und mit wässeriger Silbernitratlösung. Die Methylenblaulösung darf nicht zu konzentriert sein; am besten war eine Lösung brauchbar, die als blaue Tinte zu blaß sein würde, aber dennoch dunkelblau aussah. Stärkere Lösungen färben zu schnell und lassen die unten zu beschreibenden Differenzen nicht mehr hervortreten; auch schwache Lösungen färben weniger kontrastreich. Die Konzentration der Silbernitratlösung ist von geringerer Bedeutung; die benutzten Lösungen variierten zwischen 2 und 5 %iger Stärke.

Bekanntlich färbt Methylenblau Pektin, Schleim, Gerbstoffe, auch das lebendige Protolasma. Wird nun z. B. ein Jungermannienblatt in starker Methylenblaulösung gefärbt, so nimmt das ganze Blatt dunkelblaue Farbe an. Besonders stark sind z. B. die Mittellamellen der Zellwände gefärbt, ebenso füllen sich Zellen, deren Inhalt abgestorben ist, bald mit der blauen Lösung. Ganz anders wird das Bild, wenn man die oben genannte, nicht zu starke Methylenblaulösung benutzt. Es zeigt sich dann, daß sich die Randzellen bei Lophocolea bidentata in fast allen untersuchten Fällen stärker tingieren als die Spreitenzellen. Ein etwa Zentimeter langes Stück der frischen Pflanze wird abgespült, etwa 5—15 Sekunden in der Methylenblaulösung belassen, abermals in Wasser abgespült und in Wasser untersucht. Wir sehen dann etwa folgendes:

Das ganze Blatt zeigt eine bläuliche Farbe, gegen welche aber das Grün der Chlorophyllkörner sich noch deutlich abhebt. Protoplasma und Ölkörper sind noch sehr schwach oder gar nicht gefärbt. Einzelne abgestorbene Zellen sind mit Methylenblaulösung gefüllt, die abgestorbenen Plasmareste sind dunkelblau gefärbt. Auch die Mittel-

lamellen der Zellwände sind blau. Die Randzellen aber und bisweilen, nach längerer Einwirkung der Färbelösung auch die übrigen Zellen der Blattzipfel, sind immer stärker blau gefärbt als die Spreitenzellen. Besonders bei schwacher Vergrößerung fällt der blaue Saum sofort auf.

Die blaue Färbung rührt in diesem Falle nicht von Gerbstoffen her, denn, wie auch Czapek angibt, ist Lophocolea bidentata kein Gerbstofflebermoos. Sogar nach stundenlangem Verbleiben in Ferrichloridlösung und längerem Eintrocknen an der Luft, wurden die Pflänzchen nicht deutlich blau und war jedenfalls auch keine Differenz zwischen Rand- und Spreitenzellen zu beobachten. Ebensowenig ist die stärkere Methylenblaufärbung verursacht durch die Pektinlamelle der Zellwände, denn nicht nur die Membran, sondern der ganze Vakuoleninhalt der Randzellen wird gefärbt. Auch Schleim ist kein Randzellenstoff, wenn auch der Inhalt nicht reich an Protoplasma ist.

Da die Färbung durch Eintauchen in die Methylenblaulösung stattfand, und also alle Blattzellen gleichzeitig und gleichstark von der Lösung benetzt werden, kann die stärkere Tinktion der Randzellen nicht dadurch erklärt werden, daß sie vielleicht eher mit der Färbelösung in Kontakt gekommen sind. Die Randzellen müssen also bei Lophocolea bidentata wohl einen besonderen Stoff enthalten, der stark Methylenblau speichert.

Bei Eintauchen in Safranin, Gentianaviolett, Methylgrün, Methylorange, Methylviolett 5 B und Fuchsin (alles in wässeriger Lösung) konnte ein Unterschied zwischen Randzellen und Spreitenzellen meistens beobachtet werden. Bei Einwirkung von Eosinlösung (also einer sauren Anilinfarbe) gelingt die Differenzierung nicht. Bevor wir aber auch das Verhalten der übrigen untersuchten Arten, Methylenblau gegenüber beschreiben, muß folgendes bemerkt werden.

Am prägnantesten gelang die Differenzierung der Randzellen bei Lophocoleapflanzen sofort nach der Einsammlung. In der Kultur geht die scharfe Reaktion etwas verloren, indem bisweilen auch Zellen der zweiten und dritten Reihe sich stärker blau färbten. Auch beobachtet man nicht selten, daß Zellkomplexe oder einzelne Zellen der eigentlichen Blattspreite stärker blau gefärbt werden. Schließlich muß bemerkt werden, daß meine Beoachtungen in den Monaten September und Dezember gemacht wurden und es jedenfalls nicht unmöglich ist, daß Lophocolea sich im Frühjahr etwas anders verhält.

Eingeschnittene oder eingerissene Lophocoleablätter zeigen auch eine deutliche Blaufärbung der Wundränder; die Methylenblaulösung hat zu diesen zerrissenen Zellen freien Eintritt und färbt die Reste des

Protoplasten alsbald ziemlich stark. Doch ist die Färbung der Randzellen immer noch gleich stark oder sogar stärker.

Ähnliche Resultate liefert die Untersuchung von Chiloscyphus polyanthus. Meine Exemplare wurden in einem halb versumpften Bächlein eingesammelt. Es waren üppig gewachsene, frisch grüne Pflanzen, welche auch in der Kultur kräftig weiter wuchsen. Werden in der oben beschriebenen Weise, Stücke in Methylenblaulösung getaucht, so sehen wir auch hier eine sehr deutlich stärkere Tingierung der Randzellen. Daneben aber sind regelmäßig (bei Lophocolea bidentata nur dann und wann) Zellkomplexe der Blattspreite mitgefärbt; speziell an der Blattbasis sind die Zellen öfters kräftig blau gefärbt.

Wie bei Lophocolea ist auch hier das Resultat, der eigentümlichen Plastizität der Lebermoose entsprechend, nicht immer gleich. Einzelne Pflanzen sind schwerer tingierbar und schließlich führt die längere Einwirkung der Farbstoffe zu einer starken Blaufärbung, mit Ausnahme einiger weniger Zellen. Diese, mehr diffuse, Einwirkung der Methylenblaulösung finden wir auch bei den übrigen untersuchten Arten, nur ist dort die Eigenschaft der Randzellen Farbstoffe zu speichern, noch schwächer ausgebildet.

Eine Übersicht gibt folgende Tabelle:

Haplozia crenulata:	Nach längerer Einwirkung die Randzellen stärker blau als die Spreitenzellen.
Lophocolea bidentata:	Oben beschrieben.
„ cuspidata:	Wie vorige Art.
„ heterophylla:	Die Randzellen meist stärker blau als die meisten Spreitenzellen.
Chiloscyphus polyanthus:	Oben beschrieben.
Lophozia inflata:	Rand- und Spreitenzellen fast gleichstark blau gefärbt.
Diplophyllum albicans:	Erst färben sich die Ränder, später auch die Zellen der Mittelrippe blau.
Alicularia scalaris:	Randzellen etwas stärker blau.
Frullania dilatata:	Fast alle Zellen gleichstark gefärbt.
Cephalozia bicuspidata:	Fast alle Zellen gleichstark gefärbt.
Ptilidium ciliare:	Resultate sehr wechselnd.
Scapania curta:	Randzellen stärker blau.

Die stärkere Blaufärbung der Randzellen von Diplophyllum albicans wird wohl dadurch verursacht, daß diese Zellen zum größten Teil ihren plasmatischen Inhalt verloren haben und sich schnell mit der Methylenblaulösung vollsaugen.

Ähnliche Resultate wurden, wie oben angegeben, mit Silbernitratlösung erhalten. Werden z. B. Sproßstücke von Chiloscyphus polyanthus auf den Objektträger mit der Silbernitratlösung benetzt und

nach einiger Zeit untersucht, so zeigen sie eine deutliche Braun-, Purpurbraun- oder sogar Schwarzfärbung der Randzellen, während daneben auch einzelne bis mehrere Spreitenzellen dunkel gefärbt worden sind. An der Blattbasis findet man gewöhnlich ein graubraun gefärbtes Zellkomplex; auch am apikalen Rande sind außer den Randzellen auch einige Zellen, sogar einige Zellreihen braun gefärbt.

Die Membrane quellen dabei etwas auf; die Eckverdickungen, welche bei Chiloscyphus doch nur äußerst schwach entwickelt sind, treten deutlicher hervor. Der Zellinhalt ist nicht gleichmäßig dunkel gefärbt, einzelne dunkle Partien heben sich hervor und zeichnen sich durch zentrale Lagerung aus. Zellen, deren Inhalt abgestorben ist, werden nicht gefärbt.

Bei Lophocolea bidentata und L. cuspidata ist die dunklere Färbung der Randzellen zwar nicht so deutlich, aber dennoch werden sie etwas stärker braun als die Spreitenzellen. Nach längerer Einwirkung der Silbernitratlösung findet man die Randzellen schwach braun gefärbt, in den Spreitenzellen beobachtet man zahlreiche kleine schwarze Körnchen und einzelne Zellen oder Zellkomplexe sind bläulich braun. Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß die Zellen, welche sich mit Methylenblau stärker blau färben, auch mit Silbernitratlösung stärker gebräunt werden.

Aus dem Mitgeteilten geht schon hervor, daß die Methylenblaufärbung bei Lophocolea und Chiloscyphus eine schärfere Differenzierung ergibt als die Silbernitratreaktion. Das gleiche gilt auch für die übrigen untersuchten Arten; bei Cephalozia bicuspidata z. B. färben sich alle Blattzellen und die äußere Schicht der Stengelzellen braun. Sogar bei Exemplaren aus derselben Kultur wechselt die Intensität der Farbe erheblich. Es scheint also, daß die Gegenwart der die Färbung bedingenden Stoffe sehr von äußeren Umständen abhängig ist. Doch können wir sagen, daß im großen Ganzen die Randzellen von Lophocolea bidentata (und cuspidata) und von Chiloscyphus polyanthus sich mit Methylenblaulösung und mit Silbernitrat stärker färben als die übrigen Blattzellen, und daß bei den anderen untersuchten Arten die Randzellen nur schwach oder gar nicht bevorzugt werden.

Diese Resultate stimmen nun recht gut mit den Untersuchungen von Kreh über die Regeneration der Lebermoose. In seiner Arbeit[1]) sagt er, daß die Regenerationssprosse von Lophocolea bidentata,

---

1) W. Kreh, l. c. pag. 258 u. 259.

cuspidata, Radula complanata und Lejeunea serpyllifolia fast ausnahmslos aus den Randzellen entstehen. Bei Lophocolea bidentata entstanden z. B. auf 36 Blättern 297 Regenerationssprosse, davon bildeten sich 287 aus den Randzellen.

Werden die Randzellen bei Lophocolea weggeschnitten, so entstehen die Regenerationssprosse nicht am neuen Rande, sondern regellos über die Blattfläche zerstreut. Werden die Randzellen veranlaßt, Rhizoiden zu bilden (durch Auflegen der meistens gebogenen Blätter mit der konkaven Seite auf das Substrat), so entstehen Sprosse aus den Spreitenzellen.

Bei vielen anderen Jungermannien entstehen die Regenerationssprosse regellos; als Übergang nennt Kreh: Chiloscyphus polyanthus und Lophocolea heterophylla. Bei der genannten Lophocolea entstehen noch viele Sprosse aus Randzellen, bei Chiloscyphus entstehen zwar nicht viel Sprosse am Rande selbst, aber die Randzonen werden doch bevorzugt.

Vergleichen wir diese Resultate Krehs mit den Methylenblau- und Silbernitrattinktionen, so sehen wir, daß eben die Zellen oder die Zellenkomplexe, welche hauptsächlich Regenerationssprosse zu bilden im stande sind, durch die genannten Reagentien gefärbt werden.

Da die Neubildung von Sprossen wohl durch eine Anhäufung von Nahrungsstoffen bedingt wird [1]), können wir uns die Sache vielleicht so vorstellen, daß in den regenerierenden Zellen oder Zellkomplexe besondere Nahrungsstoffe angehäuft werden. In vielen Lebermoosblättern sind es speziell die Randzellen, worin sich diese Stoffe befinden; wenn aber die Blätter behufs Erzeugung der Regenerationssprosse verwundet werden, so verteilen sich die Stoffe mehr oder weniger auf die Spreitenzellen. Bei Lophocolea bidentata und cuspidata findet diese verteilung nicht statt. (Radula und Lejeunea konnten nicht untersucht werden.)

Daß in den regenerierenden Blättern chemische Umsetzungen stattfinden, zeigt uns auch die Methylenblaureaktion. Die regenerierenden Partien färben sich z. B. bei Lophocolea bidentata nicht mehr blau, sondern grün. [2])

Wie oben beschrieben worden ist, gelingt die Differenzierung der Randzellen bei Lophocolea bidentata mit Silbernitratlösung nicht immer

1) Vgl. Goebel, Organographie I, pag. 40. 1898.

2) Nach Beobachtungen an in der Natur angetroffenen regenerierenden Blättern!

so gut, wie mit Methylenblau. Im allgemeinen ist die Braunfärbung deutlicher an älteren, weniger frischen Blättern als an jüngeren und kräftigeren zu beobachten. Eben an solchen absterbenden Blättern findet man in der Natur meistens die Regenerationssprosse.

Schließlich hat Kreh nachgewiesen, daß einige Jungermannien ihre Regenerationssprosse nur oder fast nur an der Blattbasis bilden. Als solche nennt er Diplophyllum albicans und Cephalozia bicuspidata. Die letztgenannte Art färbt sich mit $AgNO_3 \cdot aq.$, wie schon bemerkt, fast ganz braun, mit Ausnahme der zentralen Zellen des Stämmchens; bei Diplophyllum färbt Methylenblaulösung erst die Randzone, dann meist die Rippenzellen und die Basalzellen des Blattes. Die Blaufärbung der Randzellen wird, wie schon erwähnt, dadurch verursacht, daß sie sich alsbald mit der blauen Lösung füllen. Die Blätter, welche sich unten am Stämmchen befinden, haben häufig ihren Inhalt ganz verloren und färben sich denn auch fast gleichmäßig blau. Dagegen färben sich die Rippenzellen mit Silbernitrat vor den übrigen Zellen.

Es scheint also, als ob bei Cephalozia bicuspidata zwar alle Zellen die besonderen Nahrungsstoffe erhalten, daß aber hier beim Abschneiden des Blattes noch ein Transport nach der Basis stattfindet, und hier die Regeneration hervorruft. Bei Diplophyllum albicans sind die Rippenzellen auch durch ihre Form als Leitzellen ausgezeichnet, eine Stoffwanderung in der Richtung der Basalzellen kann hier wohl leichter stattfinden.

Zum Schluß ist es angebracht, hier nochmals zu betonen, daß die oben beschriebenen Beobachtungen von September bis Ende Dezember gemacht sind. Über das Verhalten der genannten Lebermoosarten in anderen Jahreszeiten kann zurzeit noch nichts mitgeteilt werden. Auch ist es mir noch nicht gelungen, die Ursachen der Inhaltsverlagerungen in den Randzellen, z. B. von Chiloscyphus, festzustellen, welche aber, soweit ich beobachten konnte, nicht allein durch das Licht verursacht werden.

Doch genügt das jetzt Mitgeteilte schon, um den Eindruck zu festigen, daß die Randzellen oder die Randzone vieler Jungermannien, auch dann, wenn sie anatomisch kaum von ihren Nachbarzellen zu unterscheiden sind, funktionelle Verschiedenheiten den meisten Spreitenzellen gegenüber zeigen. Die Randzone der Jungermannienblätter ist nicht völlig gleichwertig mit den übrigen Blattzellen, wenn auch der Unterschied nur selten scharf ausgebildet ist. Auch bei den anakrogynen Jungermannien dürfte etwas ähnliches sich ergeben; die Rand-

zellen des Thallus sind bei mehreren Arten von den übrigen Zellen wenigstens durch die Form verschieden, meistens der Länge nach gestreckt. (Blasia, einige Metzgerien usw.)

Fassen wir jetzt noch kurz zusammen, so finden wir u. a.:

1. Die Verdickungen der Randzellen vieler Jungermannien und besonders die Verdickung der Ansatzstelle der Antikline sind stärker, wenn die betreffenden Pflanzen einem stärkeren Wechsel des Wassergehalts ausgesetzt sind.

2. Die Randzellen zeichnen sich, außer durch ihre Form und ihre Verdickungen, meistens aus durch geringen Protoplasmagehalt, eine kleinere Zahl von Ölkörpern und von Chlorophyllkörnern.

3. Sie unterscheiden sich häufig von den Spreitenzellen durch stärkere Tingierbarkeit mit wässeriger Methylenblaulösung (und mit anderen basischen Anilinfarben).

4. Auch werden sie häufig mit Silbernitratlösung gebräunt und zwar eher oder stärker als die meisten anderen Blattzellen.

5. Die sich stärker färbenden Zellen sind im allgemeinen auch die, woraus Regenerationssprosse entstehen können. Die stärkere Tinktion wird nicht von Gerbstoffen verursacht; die Zellen enthalten Stoffe, welche für das Entstehen von Regenerationssprossen von Bedeutung sind. Doch ist ein Transport dieser Stoffe sehr wohl möglich und Regenerationsfähigkeit kommt wohl allen lebendigen Blattzellen zu.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Garjeanne Anton J.M.

Artikel/Article: Die Randzellen einiger Jungermannienblätter 360-384