Die Olkörper der Jungermanniales.

Von **Dr. Anton J. M. Garjeanne** in Hilversum.

Hierzu 18 Figuren im Text.

Die Ölkörper gehören zu den charakteristischen Zellinhaltskörpern der meisten Lebermoose. Schon bei oberflächlicher Beobachtung durch das Mikroskop fallen sie durch ihre Form und Gröfse auf und es ist daher merkwürdig, dafs diese Zelleinschlüsse relativ nur wenig in der Literatur Erwähnung finden. Dies gilt hauptsächlich für die Ölkörper der Jungermannien, denn diejenigen der Marchantien sind häufig genug abgebildet und besprochen.

Die Untersuchungen, welche über die Ölkörper der Lebermoose publiziert worden sind, haben nicht zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt. Nach deren Entdeckung von Gottsche [1]) wurden die Ölkörper ausführlicher beschrieben von von Holle.[2]) Aufser den schon von Gottsche angegebenen Eigenschaften (Lösung des Inhalts bei Behandlung mit Alkohol oder alkoholischer Jodlösung) beschreibt er die Desorganisation der Ölkörper durch wässerige Jodlösung. Sowohl Gottsche wie von Holle sehen in den Ölkörpern bläschenartige Gebilde und kommen zu dieser Meinung durch die Beobachtung, dafs eine membranartige Hülle zurückbleibt, wenn der Inhalt der Ölkörper auf irgendwelche Weise gelöst wird. Beide Forscher sind auch über die chemische Natur des Inhalts ziemlich einig, dieselbe soll namentlich aus Harz bestehen, mit ätherischem Öl oder Wachs gemischt. Die gleiche Meinung haben andere Schriftsteller, welche die Ölkörper erwähnen, z. B. Hofmeister.

Die erste, wirklich gründliche und umfassende Untersuchung der Ölkörper rührt von Pfeffer[3]) her. Er führte den Namen „Ölkörper" ein, der jedenfalls bezeichnender ist als die von Gottsche resp. von Holle gebrauchten Namen Zellenkörper und Zellenbläschen, weil er feststellen konnte, dafs die betreffenden Gebilde hauptsächlich aus fettem Öl bestehen.[4]) Aufser durch mikrochemische Reaktionen wurde bei

1) Gottsche, Anat.-physiol. Untersuchungen über *Haplomitrium Hookeri*. Verh. der Leop. Carol. Akad. 1843 Bd. 12 I pag. 286. Vor Gottsche waren die Ölkörper der *Marchantien* schon gesehen und z. B. von Mirbel in seiner berühmten Untersuchung von *Marchantia polymorpha* erwähnt.

2) von Holle, Über die Zellenbläschen der Lebermoose. Heidelb. 1857.

3) Pfeffer, Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874 pag. 2 ff.

4) Pfeffer, l. c. pag. 5 ff. und pag. 17 ff.

Mastigobryum trilobatum das Vorkommen von fettem Öl auch makrochemisch festgestellt. Pfeffer untersuchte und beschrieb die Ölkörper von zahlreichen Lebermoosen, überall war der Inhalt hauptsächlich fettes Öl.

Die Entstehung und Entwicklung der Ölkörper beschreibt Pfeffer für *Alicularia, Radula, Plagiochila* und *Mastigobryum.* Seiner Ansicht nach werden die Ölkörper gebildet durch Zusammenballung von zahlreichen, winzigen Öltröpfchen, welche schon in den sehr jungen Zellen zu sehen sind. Wie die Hülle, welche sich nach Einwirkung von Alkohol etc. zeigt, entsteht, wird von Pfeffer nicht näher angegeben.

Während dieser Autor meint, dafs die Ölkörper im Zellsaft entstehen, gibt Wakker[1]) an, dafs sich dieselben immer im Protoplasma eingeschlossen befinden, wie er z. B. durch abnormale Plasmolyse deutlich zeigen konnte. Die Ölkörper der Lebermoose werden hier besprochen nach Behandlung der von Wakker entdeckten ölbildenden Organe mehrerer Phanerogamen. Diese Ölbildner oder Elaioplasten sind meistens in der Umgebung des Zellkerns zu finden und stimmen in ihren jugendlichen Zuständen mit Leukoplasten in mehreren Hinsichten überein. Auch für die Ölkörper der Lebermoose nimmt Wakker an, dafs sie von solchen Elaioplasten gebildet werden, obwohl er selbst zugibt, dafs er die Entstehung der Ölkörper nicht habe gründlich untersuchen können.

Nach der Wakker'schen Auffassung sind die Ölkörper der Lebermoose in ihren jungen Zuständen analog mit Stärkebildnern und Chlorophyllkörnern, sie vermehren sich durch Teilung und werden daher bei jeder Zellteilung auf die beiden Töchterzellen verteilt.

Eine andere Meinung über die Natur und die Entstehung der Ölkörper hat von Küster[2]). Er betrachtet die Ölkörper als aus einem proteinartigen Stroma gebildet, worin das Öl eingelagert ist. Weil er niemals Teilungen beobachtete und auch in ganz jungen Zellen die Stromata nicht nachweisen konnte, meint er, dafs die Ölkörper in jeder Zelle neu gebildet werden.

Soweit ich ersehe, sind die Ölkörper nach von Küster nicht mehr untersucht worden. Die Frage nach ihrer Entstehung und überhaupt nach der Natur dieser Gebilde ist als noch nicht endgiltig beantwortet zu betrachten. Da ich über eine ziemlich grofse Artenzahl von Lebermoosen verfügen konnte, habe ich die Untersuchung der

---

1) Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. 1888 Bd. 19 pag. 423, speziell pag. 473 ff.

2) von Küster, Die Ölkörper der Lebermoose und ihr Verhältnis zu den Elaioplasten. Basel 1894.

Ölkörper noch einmal unternommen, zunächst mit dem Zweck, näheres auch über die Entstehung dieser Körper zu erforschen. Von meinen Untersuchungen habe ich die Marchantien und Riccien ausgeschlossen, weil ich keine genügende Menge lebendiger Pflänzchen von verschiedenen Arten bekommen konnte. Da unter den von mir untersuchten Jungermannien Arten sind, welche auf ihre Ölkörper noch nicht untersucht worden sind, erschien es mir nicht unerwünscht, alles, was bis jetzt über die Ölkörper der Jungermanniales bekannt geworden ist, noch einmal kurz zusammenzustellen, um ein möglichst vollständiges Bild von unseren Kenntnissen dieser Organe zu geben.

Die Gestalt der Jungermannienölkörper variiert zwischen Kugel- und Spindelform. Doch ist, wie auch von Küster[1]) bemerkte, etwas Allgemeines über die Form nicht zu sagen, hauptsächlich auch wohl deswegen nicht, weil häufig die anscheinend ellipsoidischen oder rundlichen Ölkörper in Wirklichkeit ganz unregelmäfsig geformt sind. So kann man bei *Radula complanata* oft beobachten, dafs die anscheinend ellipsoidischen Ölkörper an einer Seite ausgehöhlt sind, wodurch sie konkav-konvexe Form erhalten. Das Gleiche gilt auch für einige *Scapania*-Arten, obwohl hier unregelmäfsige Formen bei älteren Ölkörpern ziemlich selten sind. Während bei *Radula* in den meisten Fällen nur ein einziger Ölkörper von ellipsoidischer Gestalt vorhanden ist, findet man doch fast in jedem Blatte einige Zellen, welche deren zwei oder drei enthalten. Meistens sind dann die Ölkörper ungleich grofs und die kleineren haben häufig Kugelform.

Übrigens variiert auch die Form bei Ölkörpern aus verschiedenen Teilen der Pflanze. Diejenige der Ölkörper im Stengel ist meistens von denen in den Blättern etwas verschieden; bei *Jungermannia albicans* sind die Ölkörper aus den gestreckten Zellen des Mittelnervs von denen der normalen Zellen häufig verschieden.

Wie die Form, so ist auch die Gröfse der Ölkörper innerhalb ziemlich weiten Grenzen variabel. Die gröfsten Ölkörper[2]) besitzt *Radula complanata,* wo sie eine Länge von 25 μ, eine Breite von 15 μ erreichen können. Sehr kleine Ölkörper besitzen z. B. *Madotheca platyphylla, Pellia epiphylla* und *Pellia calycina, Ptilidium ciliare* usw., wo sie häufig nur eine Länge von 2 μ erreichen und 1—1½ μ

1) von Küster, l. c. pag. 34.

2) Hier wie in allen weiteren Fällen, wo nicht das Gegenteil ausdrücklich angegeben ist, werden nur die Ölkörper der Jungermanniales gemeint.

breit sind. Nirgends aber ist die Gröfse der Ölkörper konstant und es ist ein leichtes, in einer Pflanze zwei Ölkörper zu finden, wovon der eine zweimal gröfser ist wie der andere.

Bei aller Ähnlichkeit in der Form ist doch das Äufsere der Ölkörper häufig verschieden. Einerseits findet man solche, welche homogen oder aus wenigen homogenen Teilstücken aufgebaut erscheinen, andrerseits findet man Ölkörper, welche anscheinend aus zahlreichen Öltröpfchen zusammengesetzt sind, während in seltenen Fällen der Inhalt aus gröfseren und kleineren Tröpfchen zu bestehen scheint. Der zweite Fall ist der weitaus häufigere. Als Beispiele von homogenen oder anscheinend zusammengesetzten Ölkörpern sind zu nennen: *Alicularia scalaris, Calypogeia trichomanis, Madotheca platyphylla, Ptilidium ciliare, Lepidozia reptans, Lejeunia serpyllifolia, Lejeunia calcarea, Mastigobryum trilobatum, Plagiochila asplenioides, Jungermannia trichophylla.* Die Ölkörper von *Radula complanata* sind emulsionsartig, diejenigen der meisten übrigen Jungermanniales gehören zu den aus zahlreichen, gleich grofsen Tröpfchen zusammengesetzten.

Die Zahl der Ölkörper schwankt nicht unerheblich um eine Mittelzahl, welche für die verschiedenen Arten eine andere ist. Am zahlreichsten in einer Zelle sind die sehr kleinen, nur etwa 2 μ langen Ölkörper von *Lejeunia serpyllifolia;* in einer Blattzelle konnte ich einmal deren 63 zählen. Dagegen hat *Radula complanata,* wie schon gesagt, meistens nur einen einzigen Ölkörper. In den meisten Fällen sind weniger als 10 vorhanden; Zahlen bis 30 kommen nur selten vor. In den Zellen des Stengels sind sie fast immer zahlreicher als in den Blättern; bei *Jungermannia albicans* besitzen die Zellen des Mittelnervs zahlreichere Ölkörper als die gewöhnlichen Blattzellen. Am Schlusse dieser Arbeit werden wir hierauf noch näher zurückkommen.

Für eine genauere Kenntnis der Ölkörper war es notwendig, ihre chemische Zusammensetzung zu prüfen. Schon wurde erwähnt, dafs Gottsche und von Holle sie als aus Harz, vielleicht auch Wachs und gemischt mit ätherischem Öl bestehend, auffassen. Beiläufig nenne ich noch die Meinung Schachts, welcher Inulin als ihren Hauptbestandteil angibt. Pfeffer hat nachgewiesen, dafs fettes Öl der wesentlichste Bestandteil der Ölkörper ist.

Er fand, dafs der Inhalt der Ölkörper löslich ist in verdünntem und starkem Alkohol, Benzol, Äther und Schwefelkohlenstoff. Es gibt noch andere Lösungsmittel, z. B. Chloroform, Aceton und Nelkenöl.[1])

1) von Küster, l. c. pag. 13.

In Eisessig lösen sie sich leicht, nicht in anderen Säuren. Kalilauge, sowohl konzentriert wie verdünnt, löst das Öl nicht. Kochen mit 2—5 proz. oder auch ziemlich starker Kalilauge führt kaum oder wenigstens schwierig zur Verseifung. Es ist nicht leicht, aus diesen Daten auf die chemische Natur der Ölkörper zu schliefsen. Die Löslichkeit in den genannten Lösungsmitteln spricht für das Vorhandensein von ätherischem Öl, doch sind die Ölkörper nicht flüchtig, wodurch die Möglichkeit, dafs wirklich ätherisches Öl den Hauptbestandteil formt, wegfällt. Von den fetten Ölen ist Rizinusöl ebenfalls in Alkohol löslich, auch in Eisessig. Da nun weiter, wie Pfeffer zeigte, der Inhalt der Ölkörper bei 5—7° flüssig ist, können sie nicht hauptsächlich aus Wachs bestehen. Die schwierige Verseifung kommt bei den fetten Ölen auch bei Olivenöl unter Umständen vor. Es ist somit wahrscheinlich, dafs die Ölkörper hauptsächlich aus einem fetten Öl bestehen, welches mit Rizinusöl grofse Ähnlichkeit hat. Es sind noch andere Reaktionen, welche auf fettes Öl als Hauptbestandteil weisen. So färbt 1 % Osmiumsäure den Inhalt der Ölkörper schwarz oder wenigstens braun, Alkannatinktur löst den Inhalt und färbt denselben mehr oder weniger vollständig rot, alkoholische Cyaninlösung färbt die ausgetretenen Tröpfchen schön blau.

Dafs aber neben dem Öl noch andere Substanzen in den Ölkörpern vorkommen, hat schon Pfeffer gesehen. Löst man namentlich den Inhalt der Ölkörper mit einem der genannten Lösungsmittel, so bleibt immer ein Rückstand übrig, dessen Natur noch nicht festgestellt werden konnte, hauptsächlich wohl seiner geringen Dimensionen wegen. [1])

Die Schrumpfungen, welche bei Einwirkung von wasserentziehenden Stoffen sichtbar werden, zeigen, dafs die Ölkörper gewifs auch nicht unerhebliche Mengen Wasser enthalten und auch in diesem Wasser können verschiedene Stoffe gelöst vorhanden sein, freilich in solchen kleinen Quantitäten, dafs sie mikrochemisch nicht zu unterscheiden sind.

Eine der meist charakteristischen Eigenschaften der Ölkörper ist die Hüllenbildung. Nach Einwirkung von verschiedenen Lösungsmitteln, bisweilen auch nach Druck, bleibt die Hülle als zartes, gespanntes Häutchen zurück, das der ursprünglichen Form des Ölkörpers der Hauptsache nach entspricht. Pfeffer fand, dafs diese Hüllen durch Jodlösungen und Cochenille gefärbt wurden, und dafs sie in ver-

1) Pfeffer, l. c. pag. 20, 21.

dünnten Säuren und Alkalien unlöslich sind. Hieraus schliefst er auf eine proteinartige Substanz, welche die Hülle bilden soll.

Nach von Küster[1]) sind diese Hüllen nur Kunstprodukte, welche durch Einwirkung der verschiedenen Reagentien entstehen. Zuerst bemerkt er, dafs von den Hüllen in den lebendigen Zellen auch bei sehr starker Vergröfserung nichts zu sehen ist, während solche doch nach Anwendung verschiedener Reagentien auftreten. Wurden die Ölkörper fixiert, was für die meisten Arten am besten mit 1 proz. Osmiumsäure, für *Radula* mit 1 proz. Chromsäure gelingt, so konnte eine geeignete Färbung mit in Wasser löslichen Farbstoffen nicht erreicht werden. Die in Osmiumsäure fixierten Präparate vertragen aber die Einwirkung von Alkohol ziemlich gut, die Bildung von Hüllen unterbleibt. Werden nun solche fixierte Ölkörper gefärbt mit einer alkoholischen Lösung von Gentianaviolett (und zwar ein Tropfen gesättigter alkoholischer Gentianaviolettlösung in 15—20 ccm 50 proz. Alkohol), so zeigen sich die von der Osmiumsäure gebräunten Öltröpfchen in einer violetten Grundmasse eingelagert, während auch jetzt von einer Hülle nichts zu sehen ist. Hierdurch kommt von Küster zu seiner Meinung, dafs die Ölkörper aus einem Stroma bestehen, worin das Öl eingelagert ist.

Das Stroma gibt keine Proteinreaktion oder doch nur äufserst schwach. Die Hüllen geben verschiedene Proteinreaktionen zwar auch nicht deutlich, aber doch in viel stärkerem Mafse. von Küster meint nun, dafs die Hülle als Niederschlagsmembran (durch Wechselwirkung der Stoffe vom Plasma und vom Stroma) oder als Gerinnungsmembran aus den Stoffen des Stromas, in beiden Fällen unter den geeigneten Umständen entstehen. Als Beweis, dafs die Hüllen wirklich Kunstprodukte sind, führt er noch an, dafs man, wenn durch 50 proz. Alkohol um die Ölkörper von *Radula* und *Mastigobryum* Hüllen gebildet sind, durch absoluten Alkohol um den innerhalb dieser Hüllen liegenden Öltröpfchen noch eine zweite Hülle gebildet wird.

Wie schon gesagt, hat Wakker durch Anwendung der abnormalen Plasmolyse gezeigt, dafs die Ölkörper immer im Plasma liegen. Die Möglichkeit ist nach Pfeffer[2]) nicht ausgeschlossen, dafs sie zwar im Protoplasma entstehen, später aber in die Vakuolen zu liegen kommen, wogegen von Küster[3]) anführt, dafs es sich nach

1) von Küster, l. c. pag. 18, 19.

2) Pfeffer, Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abt. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 1890 Bd. 16 pag. 180.

3) von Küster, l. c. pag. 15—17.

Behandlung mit verschiedenen Farbstoffen und Fixierungsmitteln, darunter z. B. Pikrinsäure, immer zeigt, dafs die Ölkörper im Protoplasma liegen oder an Protoplasmafäden aufgehängt sind. Wir werden hierauf weiter unten noch zurückkommen.

Welche Bedeutung die Ölkörper für die Pflanze haben, ist noch völlig unbekannt. Pfeffer erkannte, dafs sie keine Assimilationsprodukte sind. Denn wenn Pflänzchen von *Mastigobryum trilobatum, Plagiochila asplenioides* und *Jungermannia albicans* während drei Monate im Dunkeln kultiviert wurden, fanden sich Ölkörper in den neugebildeten Blättern, zugleich aber waren diejenigen in den älteren Blättern unverändert geblieben. Hieraus ging hervor, dafs das Öl auch nicht als Bildungsmaterial für die Pflanze verbraucht wird.[1]) Pfeffer kommt zu dem Schlufs, dafs das Öl ein Exkret der Lebermoose ist, in den Ölkörpern aufgespeichert wird und weiter für die Pflanze keine Bedeutung mehr hat.

Auch von Küster[2]) erblickt in den Ölkörpern Organe, welche einmal gebildet, sich bis zum Tode der Zelle nicht mehr ändern. In toten Zellen fand er mehrmals noch gut erhaltene Ölkörper. Derselbe Autor zeigt weiter noch, dafs die Entstehung der Ölkörper von der Assimilation unabhängig ist, er kultivirte von den Jungermanniales Arten von *Pellia, Lophocolea, Radula* und *Plagiochila* fünf Monate lang in 0,2 % Knop'scher Nährlösung, untergetaucht und bei gänzlichem Lichtabschlufs. Wie Pfeffer fand er Ölkörper in den neugebildeten Teilen und konnte er keine Veränderungen an den Ölkörpern der älteren Teile erblicken, und Kulturen von denselben Arten im Halbdunkel und ebenfalls in Knop'scher Nährlösung (0,2 %) zeigten nach vier Monaten normalen Ölkörper. Das Gleiche gilt für *Fossombronia angulosa*, welche aus Sporen im Halbdunkel gezogen war. Stahl[3]) sieht in den Ölkörpern der Lebermoose Schutzorgane gegen Schneckenfrafs.

Zum Schlusse will ich hier noch auf eine Eigenschaft der Ölkörper aufmerksam machen, welche aber erst bemerkbar wird, wenn bestimmte Änderungen in der Zelle stattfinden, nämlich die Molekularbewegung der Öltröpfchen. Dieselbe zeigt sich nach Einwirkung von verschiedenen Reagentien, z. B. von verdünntem Alkohol, von Kalilauge, Natriumkarbonat usw., und ist dann immer ein Zeichen be-

---

1) Pfeffer, Ölkörper, l. c. pag. 42.
2) von Küster, l. c. pag. 28.
3) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

ginnender Desorganisation. Aber auch durch andere Einflüsse tritt die Molekularbewegung ein. Wir werden hierauf noch zurückkommen.

Hiermit ist das Hauptsächlichste unserer jetzigen Kenntnis der Ölkörper kurz zusammengestellt. Im folgenden werde ich meine Beobachtungen mitteilen und hoffentlich einiges daranfügen können.

Entwicklungsgeschichte der Ölkörper.

Wie schon einleitend erwähnt, gibt es über die Entstehung der Ölkörper drei Auffassungen: entweder entstehen sie durch Zusammenfügung von zahlreichen, in der Zelle entstehenden Öltröpfchen (Pfeffer) oder das Öl wird gebildet in Elaioplasten, welche sich durch Teilung vermehren und für metamorphosierte Chlorophyllkörner gehalten werden [Wakker][1]) oder auch das Öl entsteht in einem proteinartigen Stroma, das aber in jeder Zelle neugebildet wird, nicht fixiert werden kann und unfähig ist, sich zu teilen (von Küster). Hier mufs auch berücksichtigt werden eine beiläufige Bemerkung von Hieronymus[2]), wonach die Ölkörper von *Calypogeia trichomanis* in einer protoplasmatischen Hülle am Zellkern entstehen.

Augenscheinlich mufste es nicht schwierig sein, die Entwicklung der Ölkörper genau zu verfolgen. Wenn man namentlich junge Blätter aus der Nähe des Vegetationspunktes irgend welcher Art bei mittlerer Vergröfserung beobachtet, so zeigt sich immer ein Bild, das von Wakker schon beschrieben wurde. Er sagt[3]): „Bei *Scapania* und *Radula* gelingt es leicht, in der Nähe der Stengelspitze Blätter aufzufinden, an deren Spitze die Ölkörper schon völlig ausgebildet sind, während die Basalzellen noch keine Spur davon zeigen. An der Grenze zwischen diesen beiden Teilen finden sich die Entwicklungszustände. Bei *Scapania* treten sie ziemlich plötzlich als schlauchförmige, scharfumgrenzte Organe auf, in welchen noch kein Öl zu sehen ist. Das nämliche geschieht an gleichem Orte bei *Radula complanata*. Hier ist alles wegen der Gröfse der betreffenden Teile viel besser zu beobachten. Die jüngsten Zustände zeigen sich hier als scharfumgrenzte, dunkelkonturierte Stellen, in denen sich kleine Tröpfchen, in lebhafter Molekularbewegung begriffen, zeigen. Mehr nach der Spitze des Blattes hin werden die Tröpfchen immer zahlreicher, bis sie sich zuletzt als stellenweise zu grofsen Tropfen zusammengeflossen zeigen. Die Wand hat sich einstweilen bis zum

1) Wakker, l. c. pag. 487.

2) Hieronymus, Beiträge z. Morphologie und Biologie d. Algen. Cohns Beiträge Bd. 5 pag. 468.

3) Wakker, l. c. pag. 486.

doppelten Volumen gedehnt und ist weiter mit kleinen Tröpfchen dicht erfüllt. Die Kontur, welche bei den jüngsten Zuständen ziemlich unregelmäfsig ist, bekommt ihre gewöhnliche, öfters sehr regelmäfsige elliptische Gestalt und weitere Veränderungen treten nicht mehr ein."

Einen fast vollkommen mit dieser Beschreibung übereinstimmenden Eindruck bekommt jeder, welcher frische, lebendige Präparate untersucht. Es ist mir aber bei meiner Untersuchung von 29 Arten deutlich geworden, dafs lebendige Zellen in keinem Falle ein Bild liefern, das zu sicheren Resultaten führen kann. Das Protoplasma der Lebermooszelle ist meistens wasserhell, so dafs nur in wenigen, günstigen Fällen der Zellinhalt genau sichtbar wird. Es gibt freilich Ausnahmen: so ist z. B. *Jungermannia crenulata* ziemlich geeignet für Untersuchung in lebendigem Zustande, weil das Protoplasma hier zahlreiche, deutlich sichtbare Mikrosomen in sich einschliefst. Doch werden auch hier die am lebendigen Material gewonnenen Resultate wesentlich durch Beobachtung von fixiertem Material ergänzt.

Zwar ist Pikrinsäure zur Fixierung der erwachsenen ölreichen Ölkörper ungeeignet und werden dieselben nach kürzerer oder längerer Zeit desorganisiert; für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ist jedoch eine konzentrierte wässerige Pikrinsäurelösung sehr geeignet. Sie ist zu empfehlen vor allen anderen in der Literatur über die Ölkörper und Elaioplasten erwähnten Fixierungsmitteln.

Die von mir hauptsächlich benützten Arten: *Scapania nemorosa, Calypogeia trichomanis* und *Radula complanata* verhalten sich der Hauptsache nach gleich, wie verschieden das Äufsere der Ölkörper dieser Pflanzen auch sein möge. Doch ziehe ich es vor, die Arten gesondert zu besprechen.

Schneiden wir die Stengelspitze einer Pflanze von *Scapania nemorosa* ab und bringen wir dieselbe in Wasser oder in 10 proz. Zuckerlösung, so kann durch Andrücken und Verschieben des Deckglases ein Präparat hergestellt werden, worin alle Entwicklungszustände der Lebermooszelle zu finden sind. Die jüngeren Zellen sind sehr dünnwandig und häufig noch in Teilung begriffen. Die jüngsten Zellen eines noch sehr jungen Blattes zeigen deutlich die Anlagen der Chlorophyllkörner, welche häufig die grüne Farbe schon zeigen. Übrigens bemerkt man zahlreiche kleine Tröpfchen, welche bisweilen zitternde Bewegungen ausführen. Bei Anwendung eines Immersionsobjektives und bei günstiger Beleuchtung sieht man sehr schwach auch das Protoplasma. In ganz jungen Blättern zeigen alle Zellen den angegebenen Bau, etwas ältere Blätter zeigen an ihrer Spitze

und an den Rändern die Anlagen der Ölkörper. Schon an diesem unfixierten und ungefärbten Präparate ist deutlich zu sehen, dafs die jungen Ölkörper keine schlauchförmigen Gebilde sind, vielmehr sind es etwas unregelmäfsig verbogene, wellige Gegenstände, welche meistens eine konvexe und eine konkave Seite besitzen. Sie zeigen eine dunkle, scharfe Kontur. In etwas älteren Zellen sind die Ölkörper getrübt, ihre Gestalt ist etwas weniger verbogen und unregelmäfsig, während noch ältere Zellen die vollständigen, von zahlreichen, gleich grofsen Öltröpfchen gefüllten Ölkörper von anscheinend ovaler oder ellipsoidischer Gestalt einschliefsen.

Setzt man zu einem solchen Präparate konzentrierte Schwefelsäure hinzu, so findet eine allgemeine Quellung aller Teile statt, welche alsbald zur Desorganisation führt.[1]) In den älteren Ölkörpern fliefst das vorhandene Öl zu einem grofsen Tropfen zusammen, welcher weiter keiner Veränderung unterliegt. Die zahlreichen kleinen Tröpfchen, welche schon in den jüngsten Zellen zu sehen sind, quellen erst stark auf, um sich danach zu lösen. Sie bestehen also nicht aus Öl, und aus ihnen können gewifs die Ölkörper nicht aufgebaut werden.[2]) Auch in den Ölkörper besitzenden Zellen finden sich diese Tröpfchen noch, wenn auch nicht immer in gleich grofser Zahl oder gleich deutlich.

Bei Anwendung von 1proz. Osmiumsäure zeigt sich der zunehmende Ölgehalt der Ölkörper durch den verschiedenen Grad der Bräunung. Die jüngsten Zustände bleiben ganz farblos, ebenso die soeben erwähnten Tröpfchen.

Bringt man ein Präparat von sehr jungen Scapaniablättern in konzentrierte, wässerige Pikrinsäurelösung, so färbt sich alsbald der Zellinhalt gelb und zugleich treten alle Einzelheiten deutlich hervor. Man darf die Pikrinsäure nicht länger als etwa eine Minute einwirken lassen, da sonst eine Desorganisation des Zellinhaltes eintritt, die zwar nicht sofort aber doch bald die Beobachtung stört.

Im Pikrinsäurepräparat tritt der Zellkern, welcher im frischen Präparate kaum oder nicht bemerkbar war, deutlich hervor, er füllt fast die Hälfte der Zelle aus. In ganz jungen Zellen, hart am Vegetationspunkte, ist das Übrige der Zelle meistens so dicht vom Protoplasma gefüllt, dafs in den meisten Fällen eine Unterscheidung von etwaigen Einzelheiten auch bei stärkster Vergröfserung unmöglich ist. In etwas älteren Zellen ist der Zellkern meistens an einer Seite der Zelle gelegen und macht sich eine grofse Vakuole bemerkbar, deren farbloser Inhalt sich deutlich vom gelben Plasma abhebt.

---

1) Wakker, l. c. pag. 483.

2) von Küster, l. c. pag. 25.

In dem den Zellkern umgebenden Protoplasma zeigen sich nun, und zwar in vielen Zellen ganz deutlich, in anderen nur durch die ungünstige Lage unsichtbar, noch einige kleine, adventive Vakuolen. Ihre Zahl beträgt in jungen Zellen etwa 3—5. In gefärbten Präparaten sind diese kleinen, adventiven Vakuolen meistens nicht leicht bemerkbar, nur in einigen mit Chromsäure fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten konnte ich sie deutlicher als in den Pikrinsäurepräparaten beobachten.

Diese adventiven Vakuolen sind die jüngsten Zustände der Ölkörper. Sie werden aber erst deutlich bemerkbar, auch in frischen Präparaten, wenn die Vakuolenwand schon diejenigen Änderungen erlitten hat, welche die Vakuole in einem jungen Ölkörper verwandelt. Das Öl (oder wenigstens die Stoffe, welche in Öl übergeführt werden, worüber ich nicht näher berichten kann) wird von der Vakuolenwand ausgeschieden, während die Vakuolenwand es natürlich wiederum dem umgebenden Protoplasma entnehmen kann.

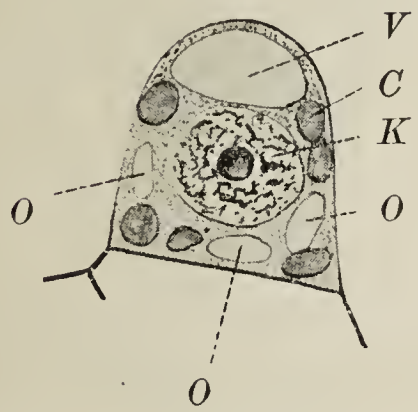

Fig. 1. Randzelle eines Blattes von *Scapania nemorosa*. Erklärung im Texte.

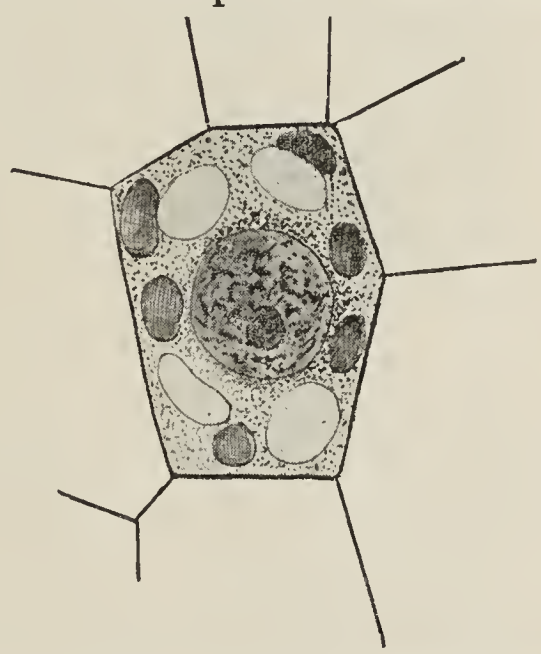

Fig. 2. Zelle aus dem Blatte von *Scapania nemorosa*. Die weifsen Blasen sind die späteren Ölkörper.

Fig. 1 [1]) stellt einen jungen Randzahn eines Scapaniablattes dar, gezeichnet nach einem Pikrinsäurepräparat. Hierin ist *V* die normale Vakuole, welche in älteren Zellen den gröfsten Raum einnimmt. Die Chlorophyllkörner *C* sind dunkelschraffiert (auch in den meisten übrigen Figuren), das Protoplasma ist punktiert, während die adventiven Vakuolen *O*, die späteren Ölkörper, weifs gelassen sind. In der Mitte befindet sich der Zellkern *K*. Eine noch etwas ältere Zelle ist in Fig. 2 abgebildet. Hier war auch die Lage des Zellinhaltes eine andere. Die normale Vakuole ist hier nicht zu sehen, weil sie sich tiefer nach unten befindet; wir sehen vier adventive Vakuolen, wovon

1) Diese und die folgenden Figuren sind mit Hilfe der homog. Imm. $^1/_{12}$ von Leitz und $^1/_{18}$ von Reichert gezeichnet.

eine, die links untere, schon die Form annimmt, welche die ersten Zustände der Ölkörper kennzeichnet.

Wie in den Pikrinsäurepräparaten deutlich zu beobachten ist, befinden sich die jungen Ölkörper immer in der Nähe des Zellkerns (Fig. 3); die konkav-konvexe Form, welche die jungen Ölkörper häufig zeigen, wird durch die Nähe des Zellkerns versursacht. Bevor wir weiter auf die Vakuolennatur der Ölkörper eingehen, werden wir erst die Entstehung derselben bei *Radula complanata* beschreiben.

Die erwachsenen Zellen der Blätter dieser Pflanze zeigen meistens einen einzigen (selten mehrere) grofsen Ölkörper, mitten in der Zelle gelegen. Im wandständigen Protoplasma befinden sich die Chlorophyllkörner, während der Ölkörper durch mehrere zarte Protoplasmafäden aufgehängt ist. Die jüngsten Zellen zeigen ein Bild, das mit

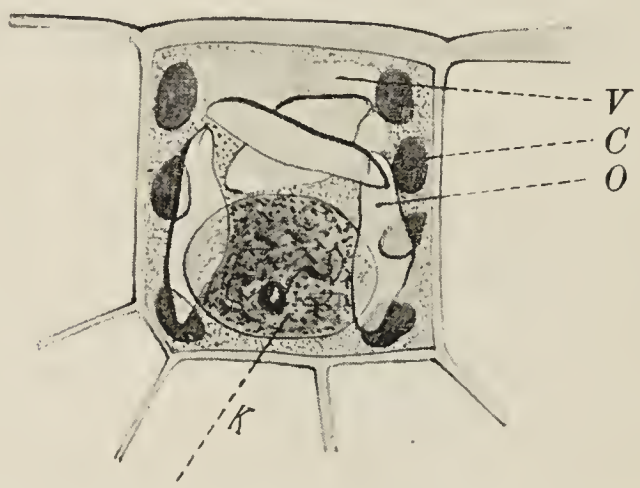

Fig. 3. Aus der Mitte eines jungen Scapaniablattes. *V* Vakuole, *O* die sehr jungen Ölkörper, *C* die Chlorophyllkörner, *K* der Kern.

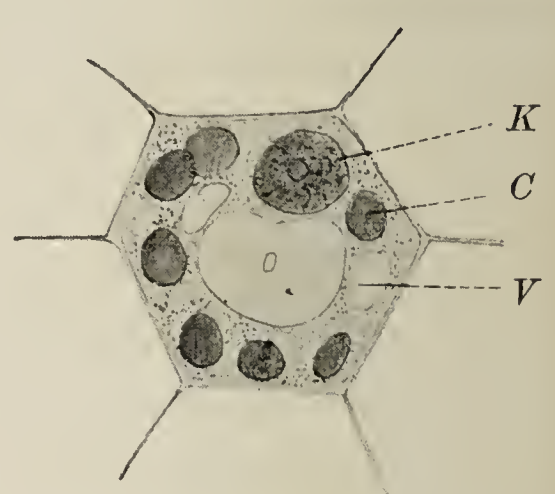

Fig 4. Junge Zelle von *Radula complanata*. Erklärung im Text.

dem der Scapaniazellen fast gänzlich übereinstimmt. Auch hier findet man nur einige winzige Tröpfchen, welche nicht aus Öl bestehen, während die Chlorophyllkörner schon deutlich bemerkbar sind. Läfst man Pikrinsäurelösung zu dem Präparate zutreten, so tritt Gelbfärbung ein und der grofse Zellkern tritt scharf hervor. In älteren Zellen bemerkt man die Vakuolen und zwar eine gröfsere und einige kleinere. Während nun bei *Scapania* die kleinen adventiven Vacuolen zu Ölkörpern werden, wandelt sich bei *Radula* die grofse Vakuole in einen Ölkörper um, die kleineren Vakuolen wachsen aus und bilden die in der erwachsenen Zelle vorhandenen Vakuolen.

Die Vakuolennatur des jungen Ölkörpers bei *Radula* läfst sich durch abnormale Plasmolyse mit 25 proz. Eosinkalisalpeter[1]) deutlich

1) Wie schon von Wakker beobachtet, hat der Zellsaft der Lebermoose einen sehr hohen isotonischen Koeffizienten. 10 proz. Salpeter plasmolysiert gar nicht, abnormale Plasmolyse wird erst durch 25—30 proz. Kalisalpeter verursacht.

machen. Werden ganz junge Blättchen in diese Lösung eingelegt, so zeigen einzelne Zellen deutlich abnormale Plasmolyse. Die meisten Zellen sind wahrscheinlich auch wohl abnormal plasmolysiert, aber es ist nicht möglich, die Vakuolen deutlich zu sehen. Dort, wo dies gelingt, sieht man die farblose, gespannte Vakuole und in einzelnen Fällen kann man dies auch bei den kleinen Vakuolen beobachten. Läfst man Pflänzchen von *Scapania* oder *Radula* in sehr verdünnter Methylenblaulösung, so färben sich die Zellwände schön blau, während in einzelnen Zellen auch der Inhalt der Vakuolen (auch des späteren Ölkörpers) sich schwach blau färbt. Das Protoplasma, der Zellkern und die Chlorophyllkörner bleiben (wie auch in den meisten Zellen die Vakuolen!) ungefärbt. Beiläufig sei hier schon bemerkt, dafs in einzelnen Zellen die Olkörper sich blau färben (zwar nicht das Öl in denselben).

In Fig. 4 ist eine junge Radulablattzelle nach Pikrinsäurebehandlung gezeichnet. *K* ist der Zellkern, *C* sind die Chlorophyllkörner, *V* sind die jungen Vakuolen, welche später zu den normalen Vakuolen auswachsen, schliefslich bezeichnet *O* die Vakuole, welche sich im Ölkörper umwandeln wird.

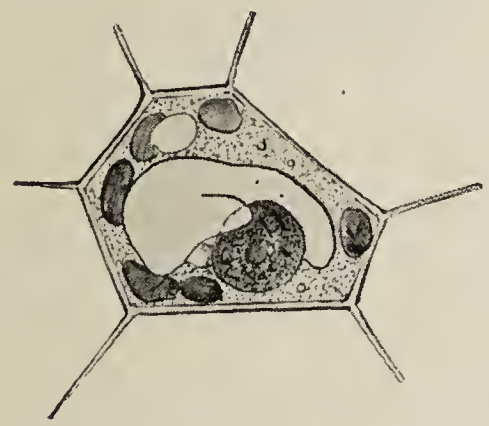

Fig. 5. Etwas älteres Stadium wie Fig. 4.

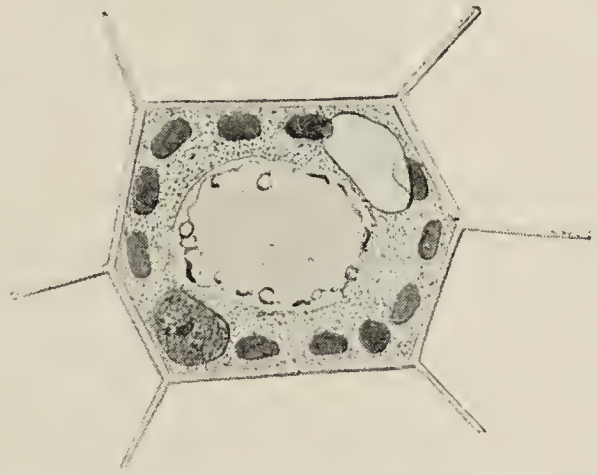

Fig. 6. Ein noch älteres Stadium. Das Öl fängt an sich zu bilden.

Ein etwas späteres Stadium ist in den Figg. 5 und 6 abgebildet. In beiden Zellen sind die gewöhnlichen Vakuolen nur noch wenig gewachsen. Die junge Ölvakuole beginnt sich etwas unregelmäfsig zu gestalten, sie liegt dicht neben dem Zellkern. In noch älteren Zellen werden die Umrisse des jungen Ölkörpers dunkler und schärfer, zugleich wird die Oberfläche runzlig. Das Öl beginnt sich jetzt deutlich zu bilden; Osmiumsäure bräunt den Inhalt. Wie bei *Scapania* wachsen die Ölkörper nach diesem Stadium schnell aus zum kompletten Zustande.

Schliefslich werden wir die Entstehung der Ölkörper von *Calypogeia trichomanis* besprechen. Die Ölkörper dieser Art sehen aus

wie komponierte Stärkekörner oder wie perlschnurartige Reihen von hellen Öltropfen. Pfeffer meint[1]), dafs bei *Alicularia,* dessen Ölkörper zwar nur aus wenigen „Teilstücken“ bestehen, die Abscheidungen zwischen den Teilen membranartig sind und von gleicher Beschaffenheit wie die nach Alkoholbehandlung zurückbleibende Hülle. Ich mache hier diese Bemerkung, weil die Meinung, dafs die Zwischenstreifen membranartig sind, wahrscheinlich bei *Alicularia* oder *Calypogeia* entstanden ist.

Das Bild einer mit Pikrinsäurelösung behandelten Zelle stimmt wiederum mit dem einer Scapaniazelle überein. Wir sehen eine grofse Vakuole und den meistens an einer Seite gelegenen Zellkern. Einige kleine Vakuolen in der Nähe des Zellkerns verwandeln sich später in Ölkörper. Wahrscheinlich hat Hieronymus dies auch beobachtet und hat seine Anmerkung in seiner zitierten Arbeit hierauf Beziehung.

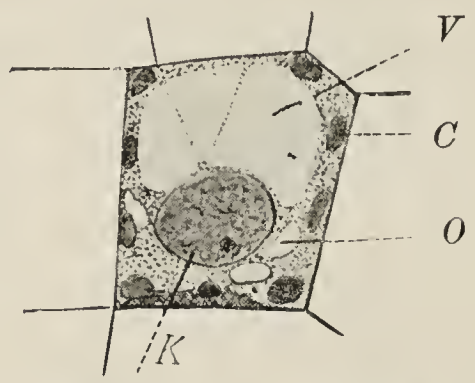

Fig. 7. Junge Zelle von *Calypogeia trichomanis.* *V* Vakuole, *C* Chlorophyllkörner, *O* die jungen Ölkörper.

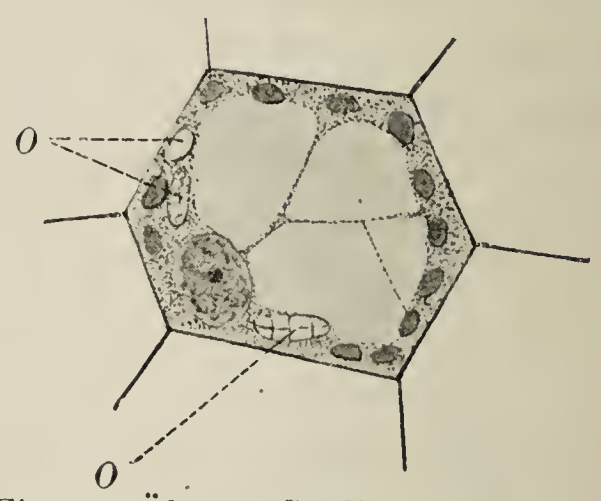

Fig. 8. Älteres Stadium einer Zelle von *Calypogeia.* *O* die jungen Ölkörper in drei verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 7 zeigt uns eine solche junge Zelle von Calypogeia. In Fig. 8 ist ein älteres Stadium gezeichnet. In der Bildebene befanden sich drei Ölkörper in verschiedenen Entwicklungszuständen. Das Öl tritt in den jungen Ölkörpern sofort in grofsen Tropfen auf, wodurch sie direkt das Aussehen komponierter Stärkekörner erhalten, freilich sind die jüngsten Ölkörper häufig viel mehr „zusammengesetzt“ als die älteren. Diese bestehen meistens aus ziemlich wenigen Teilstücken.

Dafs die Ölkörper der Jungermanniales Vakuolen sind, kann uns eigentlich nicht wundernehmen. Es ist schon längst bekannt, dafs unter dem Begriffe „Vakuole“ sehr verschiedene Gebilde zu verstehen sind, welche aber darin übereinstimmen, dafs sie von einer lebendigen, autonomen Wand, dem Tonoplasten, umgeben sind und

1) Pfeffer, l. c. pag. 21.

dafs die Eigenschaft des Tonoplasten bestimmend auf den Inhalt der Vakuole wirkt. So kennt man Eiweifs-, Gerbstoff-, Farbstoff-, Gas- und Kristallvakuolen, während jede Vakuole, welche in dieser Richtung nicht einseitig ausgebildet ist, doch Stoffe verschiedenster Art aufspeichern kann. Dafs auch nicht alle Vakuolen in einer Zelle in dieser Hinsicht gleich sind, ist schon ohne chemische Mittel bisweilen deutlich bemerkbar, z. B. durch verschiedene Färbung des Zellsaftes.[1]) Bei einigen Pflanzen findet man gerbstoffführende und gerbstoffreie Vakuolen nebeneinander in einer Zelle. Dafs also auch von den in einer Zelle enthaltenen Vakuolen einige ölhaltig werden und andere nicht, ist nicht etwas ganz Besonderes.

Bis jetzt wurde angenommen, dafs die Bildung von fettem Öl im Protoplasma stattfinde und zwar, wie in den Samen an beliebigen Stellen oder wie in den anderen Fällen in protoplasmatischem Stromata, den Elaioplasten.[2])

Ich will hier die Elaioplasten, wie sie aus zahlreichen Pflanzen bekannt geworden sind, nicht weiter besprechen, weise nur darauf hin, dafs Raciborski[3]) Elaioplasten und Tonoplasten als homologe Organe auffafst (von denen er zwar meint, dafs sie sich nur durch Neubildung vermehren können).

Während Wakker die Ölkörper zu den Elaioplasten rechnet, gibt von Küster[4]) in seiner Arbeit eine Vergleichung zwischen diesen Gebilden und kommt dann zu dem Schlufs, dafs zahlreiche Differenzpunkte bestehen. Das hauptsächlichste ist wohl, dafs bei den Elaioplasten ein protoplasmatisches Stroma mit deutlicher Proteinreaktion fixiert und isoliert werden kann, während ein solches Stroma von von Küster zwar angenommen, aber nicht fixiert und auch nicht isoliert werden kann. Er stützt sich dabei auf die Färbung mit Gentianaviolett von mit Osmiumsäure fixierten Ölkörpern; die braunen oder schwarzen Öltropfen liegen dann in einer violetten Masse eingebettet. Etwas ähnliches kann man, wie schon erwähnt, u. a. bei Scapania erzielen durch Eintragen von Blättern oder ganzen Pflanzen in Methylenblaulösung. Der Raum zwischen dem Öltröpfchen ist dann blau gefärbt, alles übrige in der Zelle ist ganz oder fast ganz farblos.

---

1) Vgl. z. B. Went, Die Vermehrung der Vakuolen durch Teilung. Pringsh. Jahrb. Bd. 19 pag. 295 ff. und insbesondere pag. 347, 348.

2) Wakker, l. c. pag. 492.

3) Raciborski, Über d. Entwicklungsgesch. d. Elaioplasten d. Liliaceen. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau 1893. 57. pag. 259 d. Separatabdrucks.

4) von Küster, l. c. pag. 29 ff.

Nehmen wir weiter an, dafs das Stroma von Küsters nicht fixierbar und isolierbar ist, dafs nach Lösung des Öls nur eine Hülle übrig bleibt und von einer Struktur innerhalb dieser Hülle nichts zu sehen ist[1]), dafs weiter die Zwischensubstanz nur sehr undeutliche Proteinreaktion gibt, so scheint mir die Annahme eines festen Stromas nicht gerechtfertigt. Vielmehr komme ich auf Grund der von Pfeffer, Wakker und von Küster angegebenen Reaktionen zu dem Schlufs, dafs die Zwischensubstanz der Ölkörper eine zähe Flüssigkeit ist, welche auch Eiweifsstoffe enthält.

Wenn aber die Ölkörper Vakuolen sind, so müssen sie von einer eigenen Wandung umgeben sein. Wir besprechen dies zugleich mit der Lage der Ölkörper in der Zelle.

Die Lage der Ölkörper in der Zelle und ihre Wandung.

Wer die Ölkörper in lebendigen Zellen beobachtet, kommt leicht zu der Meinung, dafs sie im Zellsaft liegen. Wakker[2]) konnte durch abnormale Plasmolyse mit 20proz. Eosinsalpeter zeigen, dafs sie immer

Fig. 9. Zelle von *Lepidozia reptans*. Nach Jodjodkaliumbehandlung.

Fig. 10. *Alicularia scalaris*. Eine Zelle mit Alkoholjodlösung behandelt.

im Protoplasma gelegen sind. Auch von Küster teilt diese Meinung und verteidigt sie gegenüber den von Pfeffer gemachten und schon früher erwähnten Bedenken. Die Entstehung der Ölkörper im Protoplasma steht jedenfalls fest. Nehmen wir aber an, dafs die Ölkörper Vakuolen sind, so müfsten sie im jüngsten Zustande vom Tonoplasten umgeben sein, und diese Wandung mufs sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch später erhalten.

---

1) Pfeffer, l. c. pag. 6 beobachtete einmal ein Erhaltenbleiben der Zwischensubstanz nach Alkoholbehandlung bei *Alicularia scalaris*.

2) Wakker, l. c. pag. 482, 483.

Von allen 29 von mir kultivierten Spezies habe ich Blätter mit Bezug auf die Lage der Ölkörper untersucht, und zwar sowohl frisch wie nach Behandlung mit Alkohol, alkoholischer Jodlösung, Jodjodkalium und alkoholischer Cyaninlösung. Es zeigen sich dann die Ölkörper deutlich an Protoplasmafäden aufgehängt. In allen Fällen zeigen sich diese Protoplasmafäden nach Einwirkung von Reagentien, in einigen Fällen wie z. B. bei *Jungermannia crenulata* auch im frischen Zustande, weil die Protoplasmafäden hier zahlreiche, in zitternder Be-

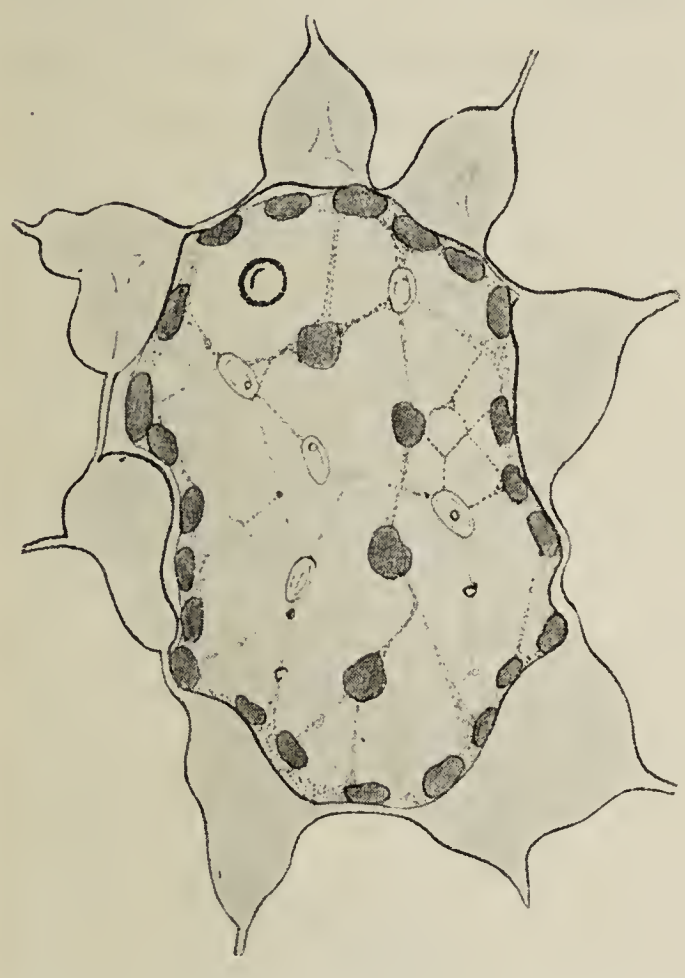

Fig. 11. Zelle von *Ptilidium ciliare*. Die dunklen Körper sind Chlorophyllkörner.

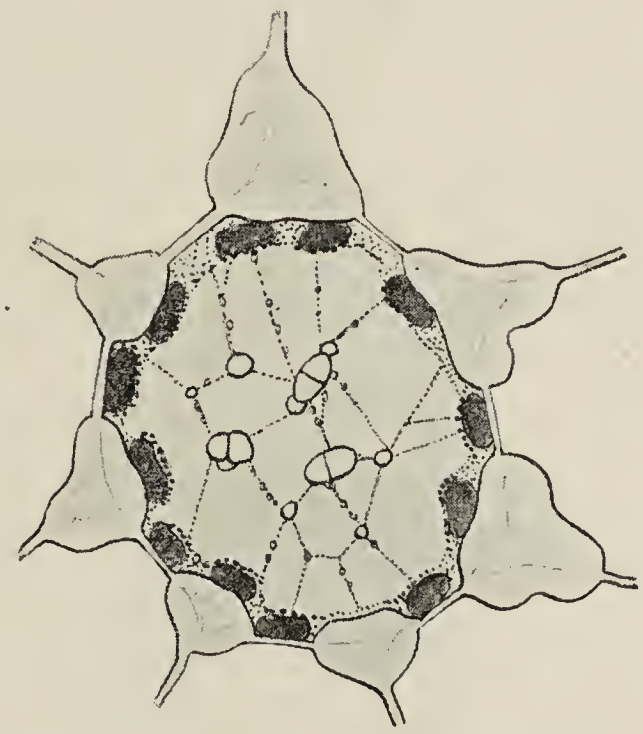

Fig. 12. Etwas jüngere Zelle als Fig. 11 mit komponierten Ölkörpern.

wegung begriffene Mikrosomen einschliefsen. Läfst man auf das Präparat Reagentien einwirken, wodurch das Öl gelöst wird, so bekommt man netzartige Bilder, worin es bisweilen nicht einmal leicht ist, die Hüllen der Ölkörper von den protoplasmatischen Anhängefäden zu unterscheiden. Benützt man starken Alkohol oder eine starke alkoholische Jodlösung, so kann es mitunter stattfinden, dafs einige oder mehrere Anhängefäden wahrscheinlich durch die schnelle Wasserentziehung reifsen. Man bekommt dann Bilder wie z. B. in Fig. 9 für *Lepidozia reptans*, in Fig. 10 für ein älteres Blatt von *Alicularia scalaris* angegeben ist. Wird das Öl nicht so schnell entfernt, so bekommt man Bilder wie in Figg. 11 und 12 für *Ptilidium ciliare,* in Fig. 13 für ein ganz junges Blatt von *Alicularia,* in Fig. 14 für *Jungermannia*

crenulata, in Fig. 15 für *Frullania dilatata* und in Fig. 16 für ein älteres *Alicularia*-Blatt gezeichnet worden ist. Die Ölkörper sind in allen von mir untersuchten Fällen an verschiedenen Seiten mit dem wandständigen Protoplasma verbunden und in den meisten Fällen bekommt man den Eindruck, dafs sie nicht allseitig frei von der Vakuole umgeben, sondern an einer Seite dem wandständigen Protoplasma genähert sind.

Fig. 13. Junge Zelle von *Alicularia* nach Behandlung mit alk. Jodlösung.

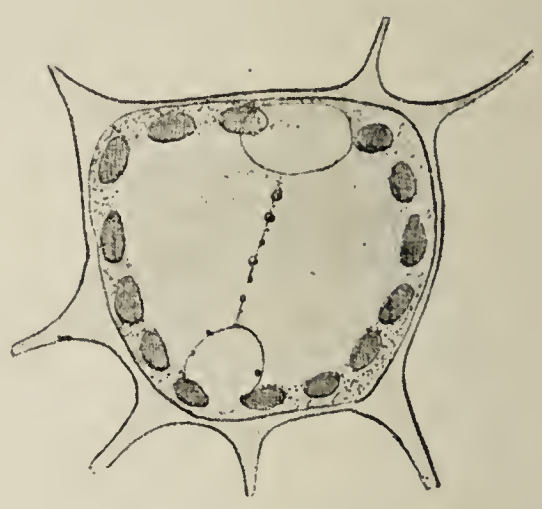

Fig. 14. Zelle von *Jungermannia crenulata* nach Alkoholbehandlung.

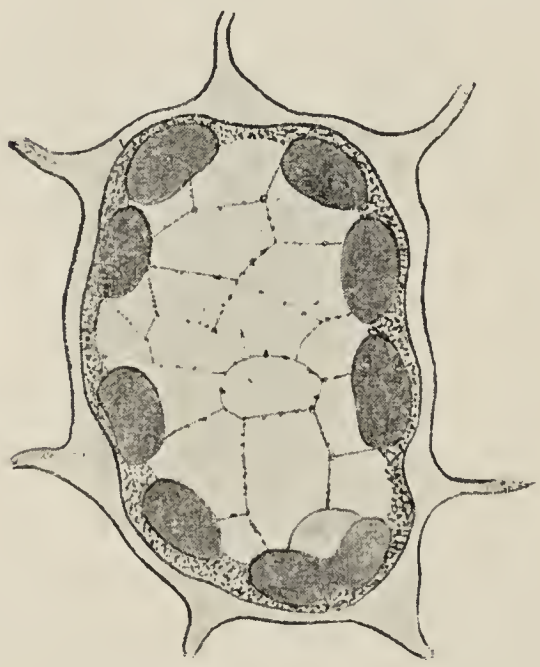

Fig. 15. Zelle von *Frullania dilatata* nach Jodjodkaliumbehandlung.

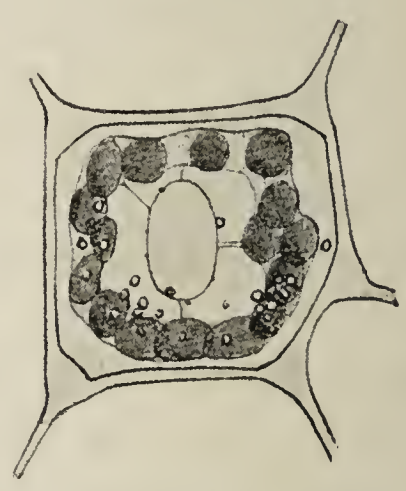

Fig. 16. Zelle von *Alicularia scalaris* mit Jodjodkalium behandelt.

Ich vermag nicht anzugeben, wann und wie das protoplasmatische Netz, das die Ölkörper aufnimmt, gebildet wird. Das Material eignet sich niemals zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen dieser Art. In weitaus den meisten Fällen aber schwindet das Netz, wenn man genau auf den optischen Querschnitt einstellt, um, wenn auch undeutlicher, bei tieferer Einstellung wieder hervorzutreten. Meiner Ansicht nach liegen denn auch die Ölkörper nicht etwa mitten

in der Vakuole, sondern, vielleicht mit Ausnahme von *Radula complanata,* ziemlich oberflächlich.

Wenn die Ölkörper eigentlich nur metamorphosierte Vakuolen sind, so müssen sie wie jede andere Vakuole auch eine eigene Wand haben. Die Frage nach dieser Wand wäre als gelöst zu betrachten, wenn man die nach Einwirkung von Alkohol usw. überbleibende Hülle mit Pfeffer als solche erblicken wollte. von Küster jedoch hält diese Hülle, wie schon einleitend gesagt, für ein Kunstprodukt und stützt diese Meinung auf die Tatsache, dafs er die Hülle in lebendigem Zustande nicht beobachten konnte und sie nur nach Einwirkung von Reagentien oder nach physikalischen Eingriffen entstehen sah. Weiter beobachtete er wie Pfeffer bei einigen Arten doppelte Hüllen, wenn er den Rückstand einer Lösung des Öls in schwachem Alkohol in starkem Alkohol löste.

Diese letzte Beobachtung führt gewifs zu der Annahme, dafs auch die erste äufsere Hülle nur als Niederschlagsmembran oder Gerinnungsmembran aufzufassen sei; die Tatsache aber, dafs eine Membran der Ölkörper nicht beobachtet werden konnte, beweist noch nicht, dafs sie nicht bestehe.

Es ist nicht schwierig, das Auftreten der Hülle durch Druck (auch durch Erhitzen) z. B. bei *Radula* zu beobachten. Werden erwachsene Blätter auf einem Objektglase in Wasser gelegt und das Deckglas fest aufgedrückt, so tritt Hüllenbildung ein. Zwar sind die gebildeten Hüllen äufserst zart, doch sind sie deutlich zu beobachten. Die Tatsache des Auftretens von Hüllen durch Druck beweist, dafs die Hülle jedenfalls nicht als Gerinnungsmembran, sondern als Niederschlagsmembran aufzufassen ist. Der Niederschlag entsteht durch Austreten von Stoffen aus dem Ölkörper in den Zellsaft, welcher bei allen Arten mehr oder weniger gerbstoffreich ist; und da die Flüssigkeit zwischen den Öltropfen im Ölkörper jedenfalls Eiweifsstoffe enthält, würde die gebildete Hülle aus gerbsaurem Eiweifs bestehen können, was durch die Reaktionen nicht widersprochen wird. Auch wenn die Hülle durch Alkohol usw. gebildet wird, ist sie meiner Meinung nach eine Niederschlagsmembran, entstanden durch Wechselwirkung von Stoffen aus dem Ölkörper und dem Zellsaft.

Die Hüllen entstehen, wie gesagt, immer nur durch gewisse physikalische oder chemische Eingriffe, welche schädigend oder tötend auf die lebendige Substanz einwirken. In ganz unbeschädigten Zellen entstehen die Hüllen nicht. Das kann nur daher rühren, dafs eine lebendige Abscheidung zwischen Ölkörper und Vakuole da ist, welche

die Wechselwirkung der Stoffe zwischen beiden Organen verhindert. Nur wenn diese Abscheidung getötet ist, oder auch wenn durch Gewalt ein Übertreten der Stoffe aus dem Ölkörper in die Vakuole erzeugt wird, treten die Hüllen auf.

Diese lebendige Abscheidung zwischen Ölkörper und Vakuole ist einerseits der Tonoplast der normalen Vakuole, andrerseits eine Wandung, welche sich aus der Vakuolenwand des jungen Ölkörpers entwickelt hat.

Vielleicht wird man meinen, dafs diese „doppelte" Wand denn doch etwas sichtbar zu machen sein müfste. Man kann aber auch die Vakuolenwand nicht sichtbar machen (nur indirekt durch abnormale Plasmolyse), auch ist z. B. die Kernwand meistens nur unter sehr günstigen Bedingungen zu sehen. Vielleicht auch wird die Wandung der Ölkörper durch die verschiedenen Reagentien so angegriffen, dafs sie nach Lösung des Öls nicht mehr zurückbleibt, sondern von den austretenden Öltropfen und das Lösungsmittel mitgerissen wird.

Pfeffer[1]) beobachtete, dafs wasserentziehende Mittel die Ölkörper verkleinerten, und dafs damit häufig auch Formänderungen verknüpft waren. Auch ich habe das bei mehreren Arten mit grofsen Ölkörpern beobachten können. Die Ölkörper lassen sich also gleichsam plasmolysieren. Konnte auch hier eine abnormale Plasmolyse hervorgerufen werden, so wäre damit die Frage nach der eigenen Wand zu erledigen. Da aber der ganze Zellinhalt bei der Plasmolyse zusammenschrumpft, ist die wahre Sachlage nicht deutlich und sicher zu ermitteln. Bemerkenswert ist jedenfalls die auch von von Küster[2]) beobachtete Tatsache, dafs bei abnormaler Plasmolyse mit Eosinsalpeter zwar das Protoplasma rot gefärbt wird, nicht aber die Zwischensubstanz der Ölkörper. Dies beweist, dafs die lebendige Wand der Ölkörper gleichwie die Vakuolenwand nicht beschädigt wurde.

Im allgemeinen glaube ich, dafs die Beobachtungen das Vorhandensein einer Wand wahrscheinlich machen; das Einzige, freilich Wichtige, was dagegen spricht, ist, dafs man dieselbe bis jetzt nicht mit Sicherheit zu sehen bekommen kann.

Die Bewegungserscheinungen in den Ölkörpern.

Völlig normale und intakte Ölkörper zeigen keine oder doch nur äufserst geringe Änderungen an ihrem Äufsern.[3]) Ihre Lage in

1) Pfeffer, l. c. pag. 19, 20.

2) von Küster, l. c. pag. 17.

3) Wakker hat z. B. in seiner Beschreibung der jungen Ölkörper (l. c. pag. 486, zitiert in dieser Arbeit) solche beobachtet, welche durch die Präparation

der Zelle bleibt stundenlang ungeändert, auch in ihrem Innern sind keine Veränderungen zu sehen.

Doch gibt es Umstände, welche vielleicht in der Natur nur selten oder fast niemals vorkommen, aber welche vom Experimentator gegeben werden können, wodurch Änderungen wenigstens bei einigen Arten auftreten. Wir werden hierauf noch zurückkommen (pag. 468). Innerhalb des Ölkörpers führen die Öltröpfchen nach chemischen oder physikalischen Eingriffen Bewegungen aus, am häufigsten die Molekularbewegung. Die Molekularbewegung der Öltröpfchen, welche bei allen Arten zu beobachten ist (bei einigen mit anscheinend homogenen Ölkörpern, wie *Alicularia* u. a. nach vorhergehendem Zerfall der Ölmasse in zahlreichen Tröpfchen) ist meistens die erste Andeutung angefangener Desorganisation. In älteren Blättern findet man neben abgestorbenen Zellen solche, welche im Absterben begriffen sind und darin bisweilen (nicht immer) Ölkörper mit Molekularbewegung der Öltröpfchen. Die Erscheinung tritt immer ein, wenn der Ölkörper viel Wasser aufnimmt, also wenn man es in reinem Wasser und im allgemeinen in eine Lösung bringt, die, ohne zu töten, in ihren isotonischen Koeffizienten stark vom Zellsaft abweicht. Freie Ölkörper, welche aus einer Zelle ausgefallen und ins Wasser geraten sind, zeigen daher immer nach kurzer Zeit die Molekularbewegung in ihrem Innern.

Die Einwirkung vieler Chemikalien in verdünnter Lösung hat ebenfalls diese Erscheinung zur Folge, dann aber meistens nach vorhergehender Spaltung oder Zusammenfliefsung der vorhandenen Öltröpfchen; geht die Einwirkung des Reagens so weit, dafs der Ölkörper desorganisiert wird, dann setzt sich die Molekularbewegung der Öltröpfchen im Zellsaft fort. Die Bewegung der Tröpfchen stellt sich, wie auch von Küster beobachtete, nach Druck ein bei *Radula complanata*. Dasselbe gilt für andere Arten; die Ölkörper sind bei diesen aber so viel kleiner, dafs die Erscheinung schwieriger auszulösen ist. Die Möglichkeit der Molekularbewegung innerhalb des Ölkörpers beweist meiner Meinung nach, dafs, wenn sie auch nur nach Aufnahme von Wasser eintritt, die Zwischensubstanz der Ölkörper nicht fest ist. Ich will hier nicht unerwähnt lassen, dafs die Molekularbewegung schon bei äufserst geringer Erwärmung schneller wird.

Es gibt noch eine andere Erscheinung, welche für die flüssige oder halbflüssige Natur der Zwischensubstanz spricht; dieselbe ist aber nur bei Arten mit gröfseren Ölkörpern, etwa *Radula* oder *Ali-*

gelitten hatten. In jungen, intakten Ölkörpern findet niemals Molekularbewegung statt, wie auch von Küster erkannte.

cularia zu beobachten. Sucht man in einem Radulablatte eine Zelle aus mit einem Ölkörper, das eine oder mehr gröfsere Öltropfen enthält, so kann man durch einseitigen Druck auf die Zelle, z. B. mit einer Präpariernadel von geeigneter Form, bewirken, dafs die gröfseren Öltropfen nach der anderen Seite des Ölkörpers gedrängt werden. Dies geschah ohne grofse Formänderung des Tropfens. Die Beobachtung mufs bei mittlerer Vergröfserung gemacht werden und ist daher immer schwierig, weil eine richtige Handhabe der Präpariernadel nicht leicht gelingt. Ich habe auch versucht, Deckglassplitter u. a. mit unter das Deckglas zu legen; es gibt dann wohl immer einige Zellen, welche zur Hälfte von diesen Splittern bedeckt sind. Doch machen die Lichtbrechungserscheinungen an den Rändern der Splitter die Beobachtung so gut wie unmöglich. Mit Hilfe einer Präpariernadel ist es mir aber einige Male gelungen, ein libellenartiges Hin- und Herspielen eines gröfseren Öltropfens innerhalb eines Ölkörpers zu beobachten.

Die Vermehrung der Ölkörper.

Die Ölkörper teilen sich nicht, ebensowenig wie z. B. die Aleuronkörner. Doch sind darum die Aleuronkörner noch nicht als Neubildungen in der Zelle zu betrachten; sie haben sich als Vakuolen von Zelle zu Zelle vermehrt. Ebenso die Ölkörper.

In normalen Fällen teilen sich die Zellen, welche schon gut ausgebildete Ölkörper enthalten, nicht mehr. In den ganz jungen Zellen, welche sich noch energisch teilen, sind aber die Ölkörper nur noch als Vakuolen enthalten und es ist seit den Untersuchungen Wents genügend bekannt, dafs die Vakuolen der beiden Töchterzellen durch Teilung derjenigen der Mutterzelle entstehen. Überdies können sich die Vakuolen in jeder Zelle noch teilen; die beiden Töchterzellen brauchen daher später nicht gleich viele Ölkörper zu enthalten.

Ich habe die Zellteilung beobachtet bei *Alicularia scalaris*, einer auch zur Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Ölkörper sehr geeigneten Art. Die Zellteilung findet hier, wie bei den meisten Lebermoosen, hauptsächlich abends und über Nacht statt. Stellt man die Pflanzen kalt (in einem von Eis umgebenen Glasgefäfs), so kann man aber die Zellteilung am folgenden Tage beobachten. In zwei Fällen habe ich die Teilung der kleinen Vakuolen direkt beobachten können; in allen anderen Fällen war jedoch (nach Behandlung mit gesättigter wässeriger Pikrinsäurelösung) eine Vermehrung der Vakuolen zu sehen.

Es ist möglich, dafs in einer Zelle, welche ursprünglich eine bestimmte Zahl Ölkörper einschliefst, später mehrere auftreten. In den meisten Fällen erhält man den Eindruck, dafs die beigekommenen Ölkörper die Stelle des alten Ölkörpers vertreten müssen, denn dieses zeigt meistens mehr oder weniger weitgehende Änderungen, welche auf Desorganisation hinweisen. Bei *Radula* beobachtet man dies am leichtesten, ich sah es übrigens auch bei *Alicularia*. Die meisten Radulablattzellen enthalten nur einen Ölkörper, an den Rändern der Blätter findet man aber sehr häufig Zellen, welche deren 2—3 einschliefsen. Bisweilen sind nur die beiden oder die drei Ölkörper einander gleich; meistens ist eines oder sind zwei merklich kleiner und mehr kugelförmig, während der gröfste Ölkörper häufig runzelig, unregelmäfsig geformt oder gar halb oder ganz desorganisiert ist.

Fig. 17. Ein Ölkörper von *Radula complanata* mit seitlichem Auswuchs.

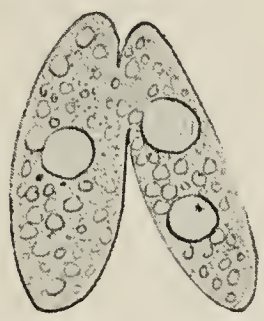

Fig. 18. Zwei „verwachsene“ Ölkörper von *Alicularia minor*.

Ich bin nicht imstande anzugeben, unter welchen Umständen die „adventiven“ Ölkörper entstehen, jedenfalls geschieht dies schon früh, wenn die Ölkörper des Blattfufses noch in ihrer Entwicklung begriffen sind. Zellen mit mehreren Ölkörpern findet man bei *Radula* meistens in Reihen oder Gruppen. In einem Falle sah ich die in Fig. 17 abgebildete Knospung; etwas ähnliches für *Alicularia minor* (aus einem Blatte aus der Nähe des Calyx) zeigt Fig. 18. Hier sind gleichsam zwei Ölkörper verwachsen, sie sind schon zu Ölkörpern ausgewachsen bevor die Trennung der Töchterhälften einer Muttervakuole sich ganz vollzogen hatte.

Zum Schlufs wollen wir kurz erwähnen, dafs dort, wo sekundäre Meristeme sich bilden, die Zahl der Ölkörper immer eine gröfsere als die gewöhnliche ist. von Küster sah dies schon bei der Entwicklung der Brutknospen von *Radula*; ich konnte es bei derselben Pflanze und überdies bei *Alicularia* und *Scapania* beobachten, wenn durch irgendwelche Ursache nachträgliche Teilungen in einer Blattfläche auftraten. Willkürlich, wenn auch nicht immer sicher, konnten diese sekundären Teilungen hervorgerufen werden durch Einschneiden

des Blattrandes und Auflegen der verwundeten Blätter auf feuchte Rindenstückchen. Häufig tritt dann in der Nähe der Wunden Zellteilung ein, später bilden sich häufig Brutknospen, bisweilen Rhizoiden, welche bei *Radula* an den Blättern vorkommen. Bei diesen Teilungen entstehen Zellen mit 4—7 kleinen Ölkörpern. Die Untersuchung von Pikrinsäurepräparaten zeigte, dafs in diesen Fällen immer auch ursprünglich mehrere Vakuolen da waren.

Die Bedeutung der Ölkörper.

Mit einigen Worten will ich dieses Thema berühren, leider kann ich dem einleitend Gesagten kaum etwas zufügen. Ich kultivirte 29 Arten und habe viele davon unter den verschiedensten Bedingungen gezogen. Weder reichliche noch schwache Düngung des Bodens, weder Überflufs noch Armut oder Mangel an Stickstoff- oder Kaliumverbindungen üben auf den Ölkörper Einflufs aus. Licht oder Finsternis, Dürre oder Feuchtigkeit, Wärme oder Kälte, alles ist einerlei. Die Pflanzen ändern ihr Äufseres unter diesen verschiedenen Bedingungen, sie zeigen sich sogar sehr plastisch, aber die Ölkörper bleiben unverändert, die neu entstandenen sehen aus wie die, welche unter ganz anderen Bedingungen sich entwickelt hatten. Auch Pfeffer und von Küster haben dies bemerkt und es ist daher wahrscheinlich, dafs Pfeffer recht hatte, als er das Öl in diesem Falle als Exkret betrachtete, welches vielleicht nur die von Stahl angegebene biologische Bedeutung hat. Über die Stoffwechselprozesse, welche die Bildung des Öls in den Ölvakuolen verursachen, wissen wir bis jetzt noch nichts.

Eine vereinzelte Beobachtung will ich noch mitteilen. Ich habe *Alicularia scalaris* absolut feucht und dunkel kultivirt; die Ölkörper dieser Pflänzchen waren granuliert, das Öl war in kleinen und grofsen Tropfen verteilt, etwa wie bei *Radula*. Dies ist auch der einzige Fall, dafs ich eine deutliche Abweichung vom Typus habe konstatieren können.

Werden *Alicularia*-Pflanzen von Pilzen befallen, so werden die Ölkörper desorganisiert. Sie teilen sich dabei in zahlreiche kleinere, statt 2—5 findet man häufig 10—18 Ölkörper. In allen Fällen runden sie sich ab und sehen öfter gewöhnlichen Vakuolen ähnlich.

Das Vorkommen der Ölkörper bei den verschiedenen Arten.

Wie Pfeffer und von Küster nachwiesen, kommen die Ölkörper bei einer Art, welche überhaupt solche besitzt, in allen Teilen vor, nur normalerweise nicht, wie Pfeffer für *Lophocolea* angibt und

ich auch bei *Calypogeia* und *Jungermannia albicans* sah, in den Rhizoiden. Ich war bisher nicht in der Lage, Sporen in gröfserer Zahl zu untersuchen, glaube aber, dafs ihnen die Ölkörper fehlen. In den Brutkörnern von *Aneura, Jungermannia exsecta* und *ventricosa, Lophocolea heterophylla, Calypogeia trichomanis, Sarcoscyphus Funckii* kommen sie aber vor, ebenso in den Brutknospen von *Radula complanata,* hier aber, wie wir gesehen haben, in gröfserer Zahl.

Bei allen von mir untersuchten Arten waren die Ölkörper im Stengel pro Zelle zahlreicher, meist auch kleiner als in den Blättern, bei *Radula* z. B. führt jede Stengelzelle bis acht, in einzelnen Fällen sogar bis zwölf Ölkörper.

Stellen wir die Arten der Jungermanniales zusammen, für welche Gottsche, Pfeffer, von Küster oder ich das Vorkommen oder Fehlen von Ölkörpern konstatiert haben, so bekommen wir folgende Übersicht:

a) mit Olkörpern [1]):

*Sarcoscyphus Funckii.
* „ Ehrharti.
*Alicularia scalaris.
* „ minor.
Plagiochila asplenioides.
*Scapania irrigua.
* „ nemorosa.
*Jungermannia albicans.
* „ exsecta.
* „ crenulata.
* „ hyalina.
* „ inflata.
* „ ventricosa.
„ incisa.
„ sphaerocarpa.
„ Mülleri.
* „ attenuata.
„ quinquedentata.
* „ trichophylla.
*Lophocolea bidentata.
*Lophocolea heterophylla.
* „ minor.
Chiloscyphus polyanthus var. rivularis.
*Calypogeia trichomanis.
*Lepidozia reptans.
Mastigobryum trilobatum.
Trichocolea tomentella.
*Ptilidium ciliare.
Lejeunia serpyllifolia.
„ calcarea.
*Madotheca platyphylla.
*Frullania dilatata.
* „ tamarisci.
Fossombronia angulosa.
*Pellia epiphylla.
* „ calycina.
*Aneura multifida.
„ palmata.

1) Die mit * versehenen Arten habe ich in Kultur und untersucht.

b) ohne Ölkörper:

Jungermannia Michauxii.	Jungermannia setacea.
* „ divaricata.	*Metzgeria furcata.
* „ bicuspidata.	„ pubescens.
* „ connivens.	

In systematischen Arbeiten findet man die Ölkörper entweder gar nicht oder nur beiläufig erwähnt.[1]) Wenn auch von geringerem diagnostischen Wert, können die Ölkörper doch hin und wieder Dienste leisten. So kommen z. B. von *Sarcoscyphus Funckii* äufserst zarte Formen vor, welche von *Jungermannia divaricata* fast nicht zu unterscheiden sind; erstere hat aber immer Ölkörper, letztere nicht. Auch einige verwandte oder ähnliche Arten können auch durch ihre Olkörper unterschieden werden. So hat *Jungermannia trichophylla* Olkörper, *Jungermannia setacea* nicht, *Alicularia scalaris* hat homogene Olkörper, *Alicularia minor* solche, welche emulsioniert scheinen, wie diejenigen von *Radula*. Eigentümlich ist noch, dafs die grofsen Randzellen der Blätter von *Jungermannia crenulata* keine Ölkörper einschliefsen. Ebenso fehlen sie den „Oberhautzellen" von *Aneura*. Im allgemeinen kann eine Beschreibung eines Lebermooses leicht durch die Beschreibung der Ölkörper komplettiert werden, da eine genaue Bestimmung doch mikroskopische Untersuchung fordert.

Zusammenfassung.

1. Die Ölkörper der Jungermanniales entstehen aus Vakuolen.
2. Die Öltröpfchen liegen wahrscheinlich in einer halbflüssigen Zwischensubstanz.
3. Die Ölkörper besitzen eine eigene Wandung, den ursprünglichen Tonoplasten.
4. Die Ölkörper vermehren sich in jungem Zustande durch Teilung; sind sie einmal ausgebildet, so bleiben sie unverändert.
5. Die Hülle der Ölkörper ist ein Kunstprodukt und besteht wahrscheinlich aus gerbsaurem Eiweifs.
6. Die Möglichkeit einer Bewegung der Öltröpfchen innerhalb des Olkörpers ist ein Beweis für die Halbflüssigkeit des Inhalts.
7. In sekundären Meristemen entstehen immer mehrere Ölkörper.

---

1) Die grofse Lebermoosflora von Grofsbrittannien und Irland von Pearson habe ich nicht einsehen können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

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

Artikel/Article: Die Ölkörper der Jungermanniales. 457-482