

# Die Bedeutung der Hyalinzellen im Torfmoosblatt.

Von L. Dietzow.

(Mit 6 Abbildungen im Text, gezeichnet nach Russow von E. Boehm.)

## I.

Seit jeher haben die Torfmoose (*Sphagna*) einmal als Verlandungsförderer bei Seen und Sümpfen, dann aber besonders wegen ihres eigenartigen äußeren Aufbaues und mehr noch wegen ihrer bewundernswerten inneren Ausgestaltung das Interesse der Forscher erregt. Mit großem Eifer sind diese daher auch stets bestrebt gewesen, die Geheimnisse des Torfmooskörpers zu enthüllen; doch konnte ihnen ein wesentlicher Erfolg natürlich erst beschieden sein, als das „Göttergeschenk des Mikroskops“ ihnen einen tieferen Einblick in die anatomischen Verhältnisse der Pflanze ermöglichte. Schon am Beginn des 19. Jahrhunderts erkannte *M o l d e n h a w e*<sup>1)</sup>, daß das Torfmoosblatt aus zweierlei Zellen, den grünen, chlorophyllführenden, und den wasserhellen, leeren, zusammengesetzt ist, und *H. v. M o h*<sup>2)</sup> konnte dessen Beobachtungen bestätigen. Was diese und andere nach ihnen zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Torfmoose beigetragen haben, faßte *W. Ph. Schimper* dann mit den Ergebnissen seiner eigenen Untersuchungen zusammen in dem „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose“ In dieser 1858 erschienenen ausgezeichneten Monographie zeigt *Schimper* in Wort und Bild, daß die Grundzüge der Sphagnologie damals schon festgestellt waren. Er weiß schon (p. 15), daß bei der jungen Pflanze in den ersten Blättern alle Zellen Blattgrün enthalten und dann erst die Differenzierung in Chlorophyll- (Chlz.)- und Hyalinzellen (Hylz.) erfolgt, indem aus den letzteren der Zellinhalt schwindet und in den Wänden derselben sich „Fasern“ und Löcher bilden. Er kennt weiter (p. 20), den Unterschied zwischen Stamm- (Stbl.) und Astblättern (Astbl.) hinsichtlich ihrer Form und ihres Zellnetzes und ihrer spiralförmigen Anordnung an Stengel und Ästen.

1) Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. 1812.

2) Anatomische Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum*. 1854.

Er geht (p. 39) mit Hinweis auf Hofmeister<sup>1)</sup> und Schacht<sup>2)</sup> auf die Entstehung und Ausbildung der Blätter durch Zellteilung ein und beschreibt (p. 42) im Anschluß an H. v. Mohl genau das Zellnetz der Blätter, den Querschnitt und die Lagerung der Chlz. zwischen den Hylz. Doch hat er offensichtlich von der Beschaffenheit der Ring- und Spiralfasern noch nicht die richtige Vorstellung erlangt, denkt sich dieselben vielmehr nur als zarte, der Innenwand der Hylz. anliegende Fasern von etwa quadratischem oder halbkreisförmigem Querschnitt, die den Zweck haben, die Zellwand auszusteifen. Dagegen weist er deutlich darauf hin, daß zu jeder Zellmasche etwa 6 Chlz. gehören und daß diese Masche nicht selten statt einer Hylz. deren mehrere umschließt, die dann also durch Teilung aus einer hervorgegangen sind. Weiter hat er nicht bloß die wulstigen Ringverdickungen um die Poren der Zellwand erkannt, sondern auch manche dieser Ringe als „Conturen nicht gebildeter Löcher“ (p. 44) richtig gedeutet.

Nach Schimpers Zeit ist die Erforschung der anatomischen und morphologischen Verhältnisse des Torfmoosblattes besonders eifrig durch Edm. Russow gefördert worden, und dabei versuchte dieser Forscher zugleich eine Deutung der verschiedenen Einrichtungen des Blattes zu finden und über ihren Zweck Klarheit zu erlangen. Schon 1865 erschienen seine „Beiträge zur Kenntnis der Torfmoose“, worin er Schimpers Darlegungen in einigen Punkten ergänzen konnte. Unter Anwendung von färbenden Reagentien fand er, daß bei allen damals angenommenen Torfmoosarten die Poren zahlreicher und formenreicher vorhanden seien, als man bis dahin angenommen hatte, daß ferner die Chlz. in den Fruchtblättern „unbehöfte Tüpfel“ aufweisen und daß in diesen Blättern sowie in den Rändern der Stamm- und Astbl. die Chlz. ohne Hylz. auftreten. Endlich konnte er noch auf die „Kammfasern“ des *Sphagnum imbricatum* hinweisen. In gleicher Weise bemühte sich um jene Zeit S. O. Lindberg um die Klärung der Torfmoos-anatomie und konnte auf die „Papillen“ bei *Sphagnum papillosum* aufmerksam machen.

Zwanzig Jahre später ging Russow nochmals mit besseren Instrumenten an die Arbeit und trat nun wiederholt mit Veröffentlichungen hervor. Von besonders hervorragender Bedeutung für die Anatomie des Torfmoosblattes ist sein Beitrag „Zur Anatomie der Torfmoose 1887.“, der sich in Wort und Bild der Schimpers-

1) Vergleichende Untersuchungen.

2) Pflanzenzelle.

schen Monographie würdig zur Seite stellt. Russow konnte hierin auf zwei sehr wichtige Einrichtungen der Hylz. hinweisen, die bis dahin von allen übersehen, wenigstens aber nicht erörtert worden waren. Die eine derselben betrifft die Ring- und Spiralfasern in den Wänden der Hylz., die er sich vordem als „wenig in das Lumen der Zelle hineinragende Leisten von etwa halbkreisförmigem oder quadratischem Querschnitt mit etwas abgerundeten Kanten“ vorgestellt hatte, die er nun aber als „bald mehr, bald weniger breite Platten oder Bänder, die mit (einer) ihrer scharfen Kanten der Zellmembran rechtwinklig ansitzen“, erkannte. Er stellt dabei fest, daß diese Bänder im oberen Teil der Blätter am breitesten sind und daher hier am weitesten in das Zellumen hineinragen und daß sie nach dem Grunde des Blattes zu an Breite abnehmen, bemerkt aber,

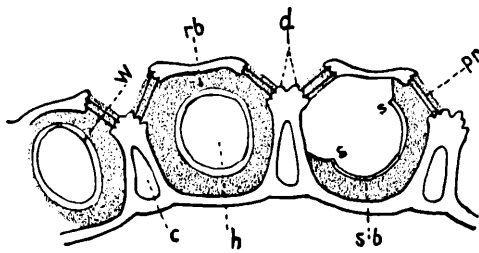


Fig. 1 (11).

*Sphagnum robustum* Röll. (= *Sph. Russowii* Wtl.).

Querschnitt durch das obere Drittel eines Astblatts. c = Chlorophyllzelle, h = Hyalinzelle, rb = Ringband derselben, w = wulstiger Innenrand des Ringbandes, sb = Spiralband (bei s durchschnitten), pr = Porenring, d = Leisten und Furchen des durchschnittenen Porenringes.

Er sagt darüber (p. 16): „Nach den Beschreibungen zu urteilen, hat man bisher wohl allgemein die den Porus umgebende Ringfaser für eine nur wenig ins Lumen der Hylz. hineinragende Leiste oder Faser von ringförmiger Gestalt gehalten.“ Mit Hinweis auf seine Abbildungen 10 bis 12 und weitere fährt er dann fort: „Es werden an diesen (Blattquerschnitten) sogleich die merkwürdigen, trichterartigen, nach außen ebenso wie nach innen zart gewulsteten oder richtiger von einem häutigen Doppelsaum umgebenen Löcher in die Augen springen.“ Und weiter unten erklärt er dann: „Die Wandung des Loches verläuft nicht glatt, sondern zeigt zwei Einbuchtungen, die durch einen mittleren Vorsprung getrennt werden, oder mit anderen Worten: die Lochwandung wird von drei ins Lumen (des Loches) vorspringenden Ringen eingengt, zwischen denen sich zwei Einbuchtungen in die Lochwand befinden.“ Diese Erklärung kann man erst verstehen, wenn man Russow's Abbildung Fig. 11, die einen Astblattquerschnitt von *Sphagnum robustum* darstellt, vor Augen hat. (Vgl. Fig. 1 dieser Abhandl.)

Was zu Russows Zeit von Schliephacke<sup>1)</sup> und anderen noch zur Anatomie des Torfmoosblattes festgestellt worden ist, kann hier füglich übergangen werden, womit nicht gesagt sein soll, daß diese Untersuchungen schon als abgeschlossen gelten können, sie werden aber mit anderen Hilfsmitteln und aus anderen Gesichtspunkten zu unternehmen sein.

Wie oben bereits erwähnt worden ist, versuchte Russow auch, sich über die Bedeutung der Einrichtungen des Torfmoosblattes Klarheit zu verschaffen, also den Zweck derselben zu erforschen. Er ging dabei von dem Gesichtspunkt der Mechanik aus. Wenn er in seiner „Anatomie“ (p. 2) sagt, daß er die Einrichtungen der Hylz. „aus physiologischem Gesichtspunkt“ zu behandeln beabsichtigt, so beschränkt er sich weiterhin doch auf die Bemerkung, daß die Chlz. das assimilatorische oder ernährungsphysiologische System darstellen und gesteht den Hylz. nur mechanische Funktionen zu, und darum kann seine „Deutung“ den Sachkundigen nicht voll befriedigen. Aber er selber ist von seiner Theorie auch nicht ganz befriedigt, wie er mehrmals eingesteht; cf. p. 11 bei *Sphagnum molle* Sull. und p. 19 bei „Form der Umwallung“ der Löcher. Man kann eben zu vollem Verständnis der Wandverdickungen und -perforationen der Hylz. und zu einer lückenlosen, voll befriedigenden Erklärung derselben nur gelangen, wenn man diese Einrichtungen nicht bloß von dem Gesichtspunkt der Mechanik, sondern auch von dem der Ernährungsphysiologie aus betrachtet. In dieser Richtung sind nun neuerdings Untersuchungen angestellt worden, die interessante Feststellungen ergeben haben. Zunächst wollen wir aber dem Gedankengang Russows folgen.

## II.

Russow meint (p. 4), daß die Hylz. wegen ihrer Dünnwandigkeit einer besonderen Aussteifung bedürfen und daß diesem Bedürfnis am besten durch die Ring- und Schraubenplatten genügt wird. Hierzu bemerkt schon Loeske<sup>2)</sup> (p. 57): „Die Spiralbänder werden als aussteifende Mittel behandelt, eine Funktion, die sich ja auch aufzudrängen scheint. Es ist doch aber sehr auffällig, daß die exotische Gruppe der Sericea ganz ohne diese Spiralfasern auskommt und daß sie auch bei den Leucobryaceen und allen andern Moosen mit weitlichtigen Wasserzellen fehlen.“ Ich möchte diesem Satz Loeskes noch den Schluß hinzufügen: „ohne daß ihnen

<sup>1)</sup> Beiträge zur Kenntnis der Sphagna. 1865.

<sup>2)</sup> Zur Morphologie und Systematik der Laubmoose.

daraus ein Schaden erwächst.“ Soll nun aber die Aussteifungsthese R u s s o w s gelten, so müßten die festigenden Bänder an den Stellen der Zellwand, die etwaigem Zusammenfallen oder schädigenden Einflüssen am meisten ausgesetzt sind, also auf der Außen- und Innenseite des Blattes, am stärksten, an den Stellen aber, die eines solchen Schutzes weniger oder gar nicht bedürfen, nämlich da, wo sich die Hylz. mit den Chlz. berühren und durch diese in jeder Hinsicht geschützt sind, am schwächsten ausgebildet sein. Das Umgekehrte trifft aber, wie jeder Kenner weiß, in vielen Fällen zu. Am deutlichsten kann man dies bei *Sphagnum compactum* erkennen. Ein Astblattquerschnitt, wie R u s s o w ihn in den Fig. 58, 60 und 61 abbildet, zeigt in voller Deutlichkeit, daß die Bänder neben den Chlz. sehr breit und mit wulstig verdicktem Rande auftreten, daß

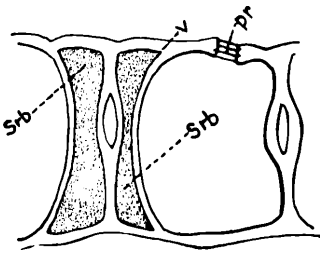


Fig. 2 (60). *Sphagnum compactum*  
De C. (= *Sph. rigidum* Schpr.).

Querschnitt durch die Astblattmitte.  
srb = sichelförmige Ringbänder neben  
der Chlorophyllzelle, v = Übergang  
des Ringbandes in die Ringfaser,  
pr = Porenring mit 3 Leisten und  
2 Furchen (im Querschnitt).

sie aber an den freien Außenwänden der Hylz. wesentlich schmaler werden und die wulstige Verdickung verlieren oder soweit hinschwinden, daß von ihnen nur eine zarte Faser übrig bleibt. Diesen Bildern entspricht denn auch genau der mikroskopische Befund bei selbstgefertigten Querschnitten, wenn man sie mit Kalilauge oder Schwefelsäure behandelt. Es steht also die tatsächliche Ausgestaltung der Ring- und Spiralplatten von *Sph. compactum* in schroffem Gegensatz zu R u s s o w s Aussteifungsthese. Und ähnliches finden wir bei vielen Arten der *Sphagna*

*cuspidata*. Unter diesen stößt man häufig auf Pflanzen, bei denen die Bänder der Hylz. nur an den Stellen, an welchen diese mit den Chlz. verwachsen sind, normal ausgebildet sind, an den freien Außenwänden dagegen erscheinen sie neben den Chlz. nur als „Faseraufänge“, die plötzlich abbrechen und in äußerst zarte Fasern übergehen. Es erinnern diese Faserstummel neben den Chlz. lebhaft an die „Kammfasern“ des *Sphagnum imbricatum*, welche sich von jenen nur dadurch unterscheiden, daß sie enger beieinander stehen und auf den freien Außenwänden der Hylz. völlig erlöschen. Diese beiden Ausgestaltungen der Hylz. lassen sich also auch nicht mit der Aussteifungsthese R u s s o w s in Einklang bringen, sprechen im Gegenteil direkt gegen dieselbe. L o e s k e spricht (p. 58) die Meinung aus, daß durch eine gleichmäßige Verdickung der Hyalinzellwand an den freien Außen-

seiten des Blattes eine Aussteifung und Festigung derselben auf einfachere Weise zu erzielen gewesen wäre als durch den komplizierten Apparat der Ring- und Spiralbänder. Dieser Ansicht schließe ich mich an, gehe aber einen Schritt weiter und sage, daß diese Art der Aussteifung, falls sie für das Blatt überhaupt notwendig wäre, nicht bloß einfacher, sondern auch zweckmäßiger wäre. R u s s o w ist zwar der Meinung, daß diese Bänder ein wahres Meisterstück der Technik seien, allein vom Gesichtspunkt der Mechanik aus betrachtet, kann dies nicht gelten. Legt man ein Torfmoosblatt mit der konvexen Außenseite auf den Objektträger des Mikroskops, so daß die Innenseite desselben mit dem Deckgläschen bedeckt wird, und übt einen gewissen Druck auf letzteres aus, so reißen die Hylz. der Längsmediane des Blattes der Länge nach auf, und mit der Zellwand reißen auch die Bänder nach dem Grundsatz „Biegen oder Brechen!“ Wären die Bänder nicht da, so könnte die Zellwand dem Druck nachgeben, und das ganze Blatt würde sich flach auf den Objektträger legen ohne zu bersten. Nun aber bildet das ganze Blatt ein festgefügtes, zusammenhängendes Gerüst, das nur in beschränktem Grade dem Druck nachgeben kann. Der Mechaniker würde also diese Bänder als unzweckmäßig beseitigen, und der Sphagnolog würde dann bei seinen Untersuchungen nicht so oft auf Blätter mit eingerissenen Zellwänden stoßen. Weiter hält R u s s o w aus dem Gesichtspunkt der Mechanik es für zweckmäßig, daß die Hylz., sobald sie wasserleer geworden ist und trocknet, in Spannung erhalten bleibt und daß aus diesem Grunde die aussteifenden Einrichtungen notwendig seien. Das ist aber theoretisch wohl ein Fehlschluß und praktisch verkehrt. Wenn nämlich die Torfmoospflanze über dem Wasser wächst, das Blatt also von Luft umgeben ist, können die Hylz. bei trockenem Wetter nach und nach wasserleer werden, die Zellwand wird schrumpfen und nach und nach schärfer gespannt werden. Da in diesem Falle die Bänder nicht nachgeben können, kann die straff gespannte Wand bei heftiger Erschütterung oder durch Druck, Stoß oder Stich leicht springen oder verletzt werden; denn eine straff gespannte Blase ist der Verletzung immer mehr ausgesetzt als eine schlaaffe. Es ergibt sich aus diesen Darlegungen also, daß die erwähnten Einrichtungen der Hylz. aus dem Gesichtspunkt der Mechanik betrachtet nicht als zweckmäßig bezeichnet werden können und daß daher insoweit R u s s o w s Aussteifungsthese abzulehnen ist.

Es fragt sich nun, ob diese These hinsichtlich der weiteren Verdickungserscheinungen der Hylz. gelten kann. Zu denselben gehören die Ringporen, deren Beschaffenheit R u s s o w, wie oben

bereits erwähnt, genau erkannte und beschrieb. Über die Bedeutung der wulstigen Umwallung dieser Poren sagt er (p. 16): „Der Zweck der Ringfaser als eines Schutzmittels gegen Einreißen der Löcher und mithin einer nachteiligen Vergrößerung der Öffnungen in der Zellhaut ist evident, da bei allen (. . . . .) von Luft und nicht von Wasser umspülten Arten die Löcher umwallt sind.“ L o e s k e (a. a. O., p. 54) bemerkte dazu: „Die Autorität R u s s o w s hat andere Autoren zu der gleichen Auffassung geführt. Sie wird aber eigentlich schon durch die R u s s o w s c h e n P s e u d o p o r e n widerlegt, bei denen innerhalb des Ringwalles die Porenbildung unterbleibt. Was soll hier gegen „Einreißen“ geschützt werden? Aber auch bei ausgebildeten Poren wird durchströmendes Wasser im Einreißen mehr zu leisten imstande sein als die Luft. Damit trifft L o e s k e den Nagel auf den Kopf; wir können aber sogleich noch ein zweites Beispiel hinzufügen, indem wir an R u s s o w s H o f p o r e n erinnern, bei denen innerhalb des Ringwalles ein Kreisring von Zellmembran nicht resorbiert ist, also stehen geblieben ist, ohne daß seinen inneren, freien Rand ein besonderer Wall geschützt hat. Und weiter kann hier auf die echten oder wahren Poren hingewiesen werden, bei denen überhaupt kein Ringwall zur Ausbildung kommt und die dennoch die Porenform beibehalten. Es ist also wohl „evident“, daß der Ringwall mit dem Schutz der Poren gegen Einreißen gar nichts zu tun hat. Außerdem sind ja die M e m b r a n l ü c k e n , die bisweilen nur „Pseudofasern“ von der Zellwand übrig lassen, ein deutlicher Beweis dafür, daß selbst die weitestgehende Resorption der Zellwand dem Blatt und der Pflanze nichts schadet, sondern dieser unter Umständen Bedürfnis sein kann.

### III.

Wie oben bereits erwähnt, ist R u s s o w bei der Begründung seiner Theorie nicht immer von der Richtigkeit derselben überzeugt; sagt er doch z. B. (p. 19): „Eine bessere Begründung oder auch Widerlegung bleibe der Zukunft vorbehalten.“ Wir wollen nunmehr versuchen, die Bedeutung der Hylz. und den Zweck ihrer Ausgestaltung aus dem Gesichtspunkt der Ernährungsphysiologie zu erklären und vergegenwärtigen uns zu diesem Zweck zunächst den Ernährungsvorgang der Torfmoospflanze. Bekanntlich entnimmt dieselbe ihren Nährstoffbedarf teils dem Bodenwasser, soweit es ihr in Sümpfen und Seen zur Verfügung steht, teils den Niederschlägen, die ihr als Regen, Tau und Nebel zugänglich sind. Das Bodenwasser saugen die hängenden Äste im Verein mit der Stammrinde, die L o e s k e als Hyalodermis bezeichnet, gleich einem Lampendocht kapillar

hoch und geben es an die abstehenden Äste weiter, die es durch ihre Hyalodermis wieder den Astblättern zuleiten. In diesen fließt es nun von Zelle zu Zelle von der Basis des Blattes bis zur Spitze, indem in der einzelnen Zelle neben der Kapillarität auch die Schwerkraft wirkt, weil die Blätter mit der Spitze nach unten gerichtet sind. Durch die Löcher in der Wand der Hylz. kann das Wasser dann wieder austreten, indem es entweder abfließt oder verdunstet. Es ist festgestellt, daß ein Hochmoor fünfmal soviel Wasser verdunstet als ein offenes Wasser von gleicher Fläche. Damit die Wasserbewegung in der Zelle bei hohem Wasserstand nicht zu sehr beschleunigt wird, nötigen die Spiralbänder die Flüssigkeit zu spiraligem Lauf und erst recht verlangsamen die Ringbänder das Fließen, wodurch beide aber nur einen Nebenzweck erfüllen. Damit das nach unten gerichtete obere Ende der Hylz. nicht zu einer „Sackgasse“ wird, die einen Rest des sonst abfließenden Wassers für immer festhält, findet sich hier selbst bei solchen Moosen, deren Blattaußenseite äußerst porenarm ist, stets das sogenannte obere Spitzenloch: eine ebenso einfache wie praktische Sache. Das Niederschlagswasser tritt natürlich direkt durch die Poren in die Zelle, und zwar geschieht dies so lange, bis die Zellen gefüllt sind. Die Adhäsion der Zellwand und der Bänder läßt es wohl kaum zu einem völligen Austrocknen der Hylz. kommen, weil diese sich auch bei trockener Witterung allabendlich an Tautropfen sättigen können. Man findet daher auch selbst auf dem schattenlosen Hochmoor kaum eine völlig trockne Moospflanze in dem noch lebenden, geschlossenen Rasen.

Wir kommen nunmehr zu dem Ernährungsvorgang selber. Darüber bringen auch die neuesten sphagnologischen Werke nicht mehr, als Schimper und Russow schon gewußt und gesagt haben, nämlich daß die Chlz. das assimilatorische Element im Blatt darstellen und daß die Hylz. jenen die Nährflüssigkeit mechanisch zuführen. Nun haben aber die Hylz. neben dieser mechanischen Aufgabe noch eine sehr wichtige physiologische zu erfüllen; sie haben nämlich aus der Nährflüssigkeit diejenigen Stoffe auszuscheiden, welche die Chlz. für die Assimilation braucht. Und dazu sind sie nach den Feststellungen von Baumann und Gully<sup>1)</sup> befähigt, weil die Zellwand eine Kolloidsubstanz enthält, die imstande ist, die basischen Bestandteile der Nährsalze zu absorbieren. Man hat die Hylz. für tot gehalten; das ist insofern berechtigt, als sie wegen Mangel an jeglichem Zellinhalt nicht imstande sind zu assimilieren, es ist aber insofern unrichtig, als sie die Fähigkeit haben zu

<sup>1)</sup> Die freien Humussäuren des Hochmoores. 1910.



absorbieren. Es läßt sich mit Hilfe des Polarisationsmikroskops feststellen, daß die Mizellarstruktur der Hyalinzellwand an der Stelle, an welcher sie mit der Chlorophyllzellwand zusammenstößt, völlig derjenigen der letzteren gleicht. Wenn diese also imbibitionsfähig ist, so muß erstere es auch sein: Es liegt dies ja auch so nahe, da die Hylz., wie schon Schimper wußte, im ersten Jugendstadium der Chlz. völlig geglichen hat. Wenn sie nun auch bei der Weiterentwicklung ihren Inhalt abgestoßen und andere Funktionen übernommen hat, so braucht ihre Wand noch nicht ohne weiteres abgestorben, d. h. physiologisch völlig unwirksam geworden sein. Wie sollte auch wohl die Chlz. in den Besitz der Stoffe gelangen, die sie für die Assimilation braucht, wenn ihr die Hylz. dabei nicht dienstbar wäre? Beide Zellen bilden ein organisch verbundenes Ganzes. Versuchen wir, uns von den Vorgängen, die sich dabei abspielen, ein Bild zu machen: Unter dem Einfluß von Licht und Wärme erregt das Plasma der Chlz. in den Blattgrünkörpern (bildlich gesprochen) einen Hunger nach Assimilationsstoffen (Kohlenstoff, Wasserstoff, Kalium, Kalzium, Magnesium, Phosphor, Eisen usw.) in aufnehmbarer Form. Diese Stoffe befinden sich aber teils gelöst, teils ungelöst in der Hylz. Wie werden sie gelöst, und wie werden sie von hier nach der Chlz. befördert? Da die Wand der Hylz. sauer reagiert, werden die Säuren imstande sein, die Lösung der mineralischen Bestandteile, die mit dem Regenwasser in die Zelle gelangen, zu bewirken; die meisten derselben werden aber im Bodenwasser schon gelöst sein und in diesem Zustand in die Hylz. gelangen. Die Beförderung nach der Chlz. aber kann nur osmotisch durch die beiden Zellwände geschehen, indem die Spannung zwischen dem Inhalt beider Zellen wirksam wird, weil der Inhalt der Hylz. übersättigt, derjenige der Chlz. ungesättigt ist. Und diesen Zustand hat man sich fortdauernd zu denken, auch wenn der Ausgleich schon eingesetzt hat. Dabei wird die Hylz. Mühe haben, den Ansprüchen der Chlz. zu genügen, weil die ihr zu Gebot stehende Flüssigkeit arm, oft sogar sehr arm an Nährstoffen ist. Sie wird sich aus diesem Grunde so ausgestalten müssen, daß ihre absorbierende Fläche, also die Innenwand, möglichst erweitert und dadurch die Absorptionskraft verstärkt wird. Das kann aber nur in der Weise geschehen, daß die Innenwand Falten in den Zellraum vorstülpt. Dies ist denn auch tatsächlich geschehen: die notwendigen Falten stellen sich als Ring- und Spiralbänder oder als Kammfasern, Faseranfänge und Papillen oder auch als Porenringe, deren Lochwand sogar Falten aufweist, dar. So haben wir in der Hylz. des Torfmoosblattes ein Analogon zu dem sogenannten Buchmagen der Wiederkäuer, der in ähnlicher

Weise Falten oder Blätter in den Innenraum vorstülpt, um aus dem nährstoffarmen Futter genügend Nährstoffe für die Verdauung zu gewinnen. Hiernach bildet also die Hylz. alle ihre oben erwähnten Einrichtungen zu dem Zweck, um ihre Hauptaufgabe, nämlich die Absorption des Assimilationsmaterials, erfüllen zu können.

#### IV.

Wir haben nun noch den Nachweis zu führen, daß sich die verschiedenen Ausgestaltungen der Hylz. mit der vorstehenden Absorptionsthese in Einklang bringen und durch dieselbe erklären lassen. Wir beginnen mit der ringförmigen Umwallung der Poren, für die R u s s o w vergeblich nach eine Erklärung suchte. Diese Umwallung entsteht als Verdickung der Zellwand schon vor der Perforation, das beweisen die Pseudoporen; sie ist also unabhängig von der Lochbildung. Das meint auch R u s s o w , wenn er (p. 19) sagt: „Die Form der Umwallung ist unabhängig von der Resorption.“ Diese erfolgt ja bei den Hofporen auch gar nicht bis zu der Umwallung, weshalb von einem Schutz gegen Einreißen der Membran nicht die Rede sein kann. Wir müssen daher die ringförmige Wandverdickung zunächst für sich allein betrachten. R u s s o w s schöne Abbildungen 10, 11, 12, 18 und 19 lassen sehr deutlich Schnitte erkennen, die jeden Ring zweimal treffen. Aus diesen ist zu ersehen, daß die innere Wand des Ringes, welche also die Pore begrenzt, nicht glatt ist wie bei einem Fingerring, sondern zwei Furchen aufweist, zwischen und neben denen drei Leisten umlaufen. Auf diese Weise ist die Ringwand gefaltet wie ein Streifen Wellblech, der zu einem Ringe gebogen ist. Es ist leicht einzusehen, daß durch diese Faltung der Ringwand die Fläche eine Vergrößerung auf gleichem Raum erfährt, und diese Vergrößerung dient wieder der Verstärkung der Absorption. Eine derartige Flächenvergrößerung bewirkt die Hylz. überall, wo sich irgendeine Gelegenheit dazu bietet, wie wir das weiter unten noch sehen werden. Die erwähnten Abbildungen zeigen alle nur Vertreter aus der Gruppe der *Sphagna acutifolia*, bei denen die prismatischen Chlz. auf der Innenseite des Astblattes mit einer Seite frei liegen und auf der Blattaußenseite von den Hylz. überwölbt werden. Diese Lagerung der Chlz. muß auf die Assimilation hemmend wirken, weil das Licht durch die wassererfüllte Hylz. abgeschwächt wird. Dafür muß wieder ein Ausgleich geschaffen werden, und den stellen die Ringporen dar. Bei ihnen tritt die Nährflüssigkeit aus der Zelle, hier muß also noch der letzte Rest von Assimilationsmaterial ausgelaugt werden; hier tritt aber auch das Niederschlagswasser ein, und die Ringwände haben

bei demselben den Absorptionsprozeß zu eröffnen. Sie spielen also bei der Absorption eine wichtige Rolle und schaffen die Möglichkeit, daß die Chlz. durch Darbietung reichlicher Quanten Assimilationsmaterials noch imstande sind, unter den ungünstigsten Umständen ihre Aufgabe zu erfüllen.

Für den Zusammenhang der Ringporen mit der Absorption spricht aber nicht nur ihre Form, sondern auch ihre Lage in der Zelle und im Astblatt. R u s s o w weist (p. 16 und 17) darauf hin, daß die Umwallung der Ringporen von der Basis des Blattes bis zur Spitze hin an Mächtigkeit zunimmt und ebenso die Größe der Poren, freilich nicht absolut, sondern nur im Verhältnis zur Größe der Zellen, ebenso finden wir in jedem sphagnologischen Buch ähnliche Angaben. R u s s o w erklärt diese Tatsache damit, daß jedes Blatt in seiner unteren Hälfte durch das nächstuntere Blatt bedeckt und dadurch geschützt ist. Mit Recht fragt L o e s k e (p. 54): „Was soll hier gegen Einreißen geschützt werden?“, worauf W a r n s t o r f<sup>1)</sup> darauf hinweist, daß „die Herbst-, Winter- und Frühlingsstürme unserer Breiten“, dann „das durch Sturm aufgepeitschte Wasser“ und endlich „die Zerrung der Blätter durch die Eisbildung“ wohl eine „Gefahr“ für die zarten Torfmoosblätter werden können. Ja, schweres Geschütz, aber kein Treffer! Sehen wir nun zu, ob sich die Verteilung der Ringporen auf die unbedeckte Blatthälfte mit Hilfe der Absorptionsthese einfacher und dazu einwandfrei erklären läßt. Assimilation kann nur stattfinden, wo das Licht auf die Chlz. wirkt; sind diese irgendwie bedeckt, so daß ihnen das Licht entzogen wird, so verlieren die Chloroplasten ihre grüne Farbe, werden „bleichsüchtig“ und stellen ihre Tätigkeit ein; die Spannung zwischen Chlz. und Hylz. hört auf, und diese hat keinen Anlaß, auf die Ausgestaltung der absorbierenden Ringwälle hinzuwirken. Daher sind in dem unteren, bedeckten Blatteil die Ringwälle nicht oder sehr schwach ausgebildet. In den oberen zwei Dritteln des Blattes dagegen, die unbedeckt sind, auf welche das Sonnenlicht daher einwirken kann, findet Assimilation und Absorption statt; die Ringwülste sind daher hier vollkommen ausgestaltet. In der Zelle befinden sich Ringporen bei den genannten Arten immer in der Nähe der Chlz. und bilden hier oft geschlossene Reihen; auch das deutet darauf, daß zwischen ihrer Betätigung als Absorptionsorgane und den Bedürfnissen der Chlz. als Assimilationsorgan des Blattes enge Beziehungen bestehen. Derselbe Gedanke drängt sich uns auf, wenn wir sehen, daß z. B. bei *Sphagnum Warnstorffii* die

1) Sphagnologia universalis, p. 21.

kleinen stark beringten Poren in den Zellecken des oberen Blattdrittels als Zwillinge oder Drillinge auftreten; jede von ihnen dient hier an wichtiger Stelle zwei Chlz. zugleich. Und noch mehr fällt bei *Sphagnum compactum* auf (Fig. 58 bei R u s s o w), daß die Hylz. sogar im Blattinneren Ringporen bildet. R u s s o w beschreibt diese (p. 18) wie folgt: „Unter allen Arten steht *Sph. rigidum* (*compactum*) einzig da in bezug auf Porenbildung, insofern hier die Löcher nicht nur an den Außenwänden auftreten, sondern auch in den zweien Hylz. gemeinsamen Wänden große umwallte Löcher gebildet werden, so daß die Hylz. untereinander in offene Communication treten.“ Aus der Abbildung ist zu ersehen, daß die Umwallung bei dieser Pore nur zwei Leisten und eine Furche aufweist.

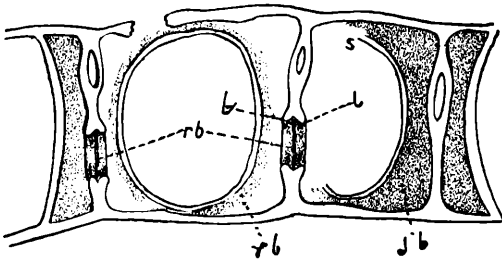


Fig. 3 (58). *Sphagnum compactum* De C.

Querschnitt durch die Astblattmitte (3 Chlorophyllzellen, 2 Hyalinzellen). *rb* = Ringband, *sb* = Spiralband (bei *s* durchschnitten), *rp* = Ringporen zwischen zwei sich berührenden Hyalinzellen im Blattinnerenraum, *l* = die beiden Leisten und dazwischen die Furche des Porenringes.

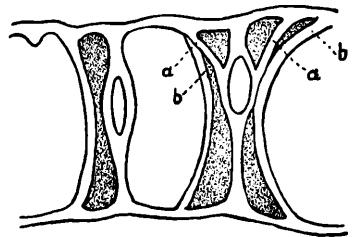


Fig. 4 (61). *Sphagnum compactum* De C.

Querschnitt durch die Astblattmitte (2 Chlorophyllzellen, 1 Hyalinzelle). *a* und *b* = die beiden Leisten des wulstig verdickten Innenrandes der Ringbänder an der Übergangsstelle in die Ringfaser und in die seitlich abzweigenden Ringswulste der Ringporen bzw. Pseudoporen.

Die Einrichtung bestätigt aber, wie oben bereits bemerkt, daß die Hylz. im Interesse der Absorptionsverstärkung überall Ringporen anlegt, wo sich eine geeignete Stelle findet. Die Lage ist hier besonders günstig, weil durch die Pore Flüssigkeit aus einer Zelle in die andere strömt, und weil die Absorptionsstoffe direkt in die dicht dabei liegende Chlz. übertreten können.

An dieser Stelle möge gleich eine Einrichtung erörtert werden, die R u s s o w im Zusammenhang mit den Spiralbändern als Aussteifungsvorrichtung betrachtet, die aber im Zusammenhang mit den Ringporen als Absorptionsverstärkung aufgefaßt werden muß. Es ist in Abschnitt II bei *Sphagnum compactum* mit Hinweis auf R u s s o w s Fig. 60 dargelegt worden, daß die sichelförmige („meniskusartige“) Platte bei ihrem Übergang in die Außenwand der Zelle und des Blattes sich unvermittelt in eine schmale Faser verjüngt.

An dieser Stelle zweigen sich nun, wie Fig. 61 bei R u s s o w zeigt, jederseits, also nach links, auch nach rechts noch je zwei Fasern ab, die R u s s o w (p. 10 mit Hinweis auf seine Fig. 3, 4, 5 und 8 als „Queranastomosen“ bezeichnet und als „komplizierte Steifungsvorrichtung“ deutet. Er hält also diese seitlichen Abzweigungen für S t r e b e n, die ein Verschieben der Hylz. gegen die Chlz. verhindern sollen. Wenn wir diese seitlichen Abzweigungen der Spiralplatte aber im Mikroskop in der Aufsicht des Blattes betrachten, wie Fig. 5 (8) zeigt, sehen wir, daß sie sich in einem dem Halbkreis genäherten Bogen über die freie Hyalinzellwand bis zur nächsten Spiralplatte hinziehen und je eine Pore einschließen. Diese vermeintlichen

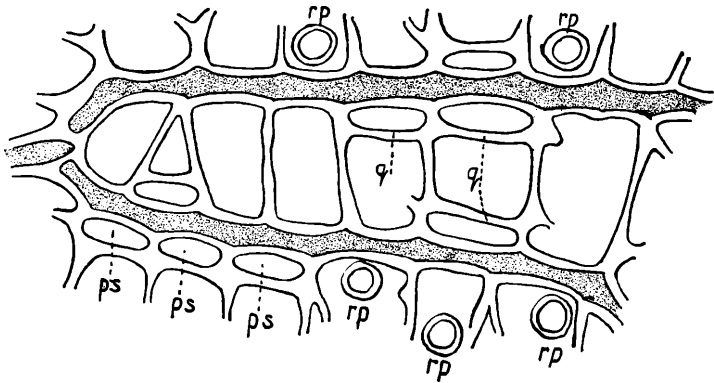


Fig. 5 (8). *Sphagnum cyclophyllon* Sull. et Lesqu.  
Teil einer Hyalinzelle und der benachbarten Chlorophyllzellen von der Außenseite des Astblatts. *rp* = Ringporen, *ps* = Pseudoporen, *q* = Russows „Queranastomosen“ = seitliche Abzweigungen der Ringbänder zu Porenringen.

Doppelstreben sind also in Wirklichkeit die beiden L e i s t e n einer gefalteten Umwallung der Pore, die sie einschließen. Die Pore kommt nicht in allen Fällen zur Ausbildung; die Perforation kann auch unterbleiben, und wir haben es dann mit einer Pseudopore zu tun. Die Fig. 8 bei R u s s o w zeigt deutlich diese Verhältnisse mit Ring- und Pseudoporen; R u s s o w hat dabei die Porenringe (bei *q*) nicht als Bogen, sondern als Gerade gezeichnet; wahrscheinlich ist die Zelle, die ihm beim Zeichnen vorgelegen hat, stark gewölbt gewesen, so daß der Bogen, von der Seite gesehen, sich mehr als Gerade, denn als solcher dargestellt hat. Bei Fig. 3 hat er die Bogen richtig gezeichnet. Ähnlich wie bei *Sph. compactum* liegen diese Verhältnisse bei den Vertretern der *Sphagna subsecunda*, nur verschmelzen hier die einzelnen Verdickungsbogen zu einem ununter-

brochen neben der Chlz. fortlaufenden Verdickungsstreifen, in dem die Poren reichlich mit Pseudoporen wechseln. Es ist hier die Frage zu erörtern, warum gerade bei dieser Torfmoosgruppe Pseudoporen so häufig auftreten.

Die *Sphagna subsecunda* wachsen in dem nährstoffreichen Flachmoor; doch gestalten sich die Wasserverhältnisse im Laufe der Vegetationsperiode sehr verschieden. Im regenreichen Frühjahr und meist auch im Herbst ist der Wasserstand hoch und die Moose wachsen eingetaucht, auch wohl untergetaucht; in der trocknen Jahreszeit dagegen verschwindet das Wasser teilweise oder auch gänzlich, und die Moose stehen nur noch mit ihrem untersten Teil

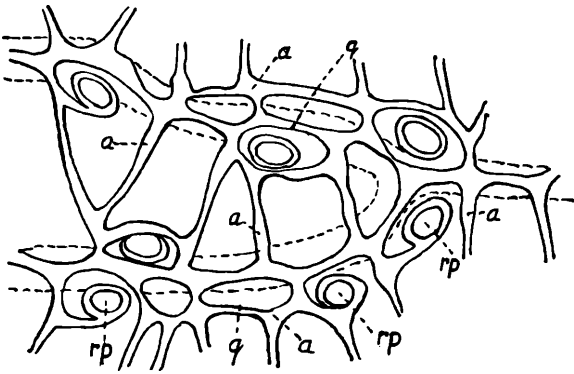


Fig. 6 (3). *Sphagnum compactum* De C.

Teil einer Hyalinzelle und der benachbarten Chlorophyllzellen von der Innenseite des Astblatts. Die punktierten Linien deuten die Ausdehnung der Chlorophyllzellen auf der Blattoußenseite an. *rp* = Ringporen, *q* = Russows „Queranastomosen“, *a* = Abzweigungsstelle der Porenringe von den Bändern.

unter Wasser. Mit diesem Wechsel des Wasserstandes hält nun ein Wechsel des Ernährungsvorganges Schritt, insofern als bei hohem Wasserstand das Saugesystem der Stammhyalodermis und der hängenden Äste teilweise oder auch gänzlich ausgeschaltet wird, während es bei niedrigem Wasserstand wirksam sein muß. In dem letzteren Falle wandert die Nährflüssigkeit zuletzt durch die Hylz., und sie muß, wie dies im Abschnitt III bereits dargelegt ist, alle ihre Absorptionsorgane völlig ausgestalten, also auch die Ringporen. Anders aber gestaltet sich dies alles bei hohem Wasserstand. Dann sind nämlich die Chlz. in der Lage, ihren Bedarf an Assimilationsstoffen teilweise selber, also ohne volle Beteiligung der Hylz. zu decken. Bekanntlich haben die Chlz. dieser Gruppe trapezischen oder rechteckigen Querschnitt und liegen auf beiden Blattseiten frei;

sie treten hier mit dem nährstoffreichen Wasser direkt in Verbindung und können ihm endosmotisch Nährstoffe entziehen. Dagegen bleiben die Hylz. auffallend in ihrer Ausgestaltung zurück. Ihr Durchmesser von einer Blattoberfläche zur andern übersteigt den der Chlz. nicht wesentlich; die Bänder und Porenringe sind zwar noch ausgebildet, absorbieren also auch noch, aber die Resorption der Membran innerhalb der Ringe erfolgt nicht, da die Wasserbewegung fast ganz aufhört. Es ergibt sich hieraus, daß das Unterbleiben der Membranresorption mit dem Ausbleiben oder Nachlassen der Wasserbewegung in der Hylz. und weiterhin mit dem Ernährungsvorgang in engem Zusammenhang steht. Eine Stütze findet vorstehende Annahme in der Tatsache, daß man im Hochsommer oft Pflanzen aus dieser Gruppe findet, die in ihrem unteren, dem Frühjahr entstammenden Teil reichlich Pseudoporen und große fibröse Stammbblätter aufweisen, während im oberen, kompakter gewachsenen Teil die Pseudoporen fehlen, die Stammbblätter kleiner sind und weniger Fasern zeigen.

Im Gegensatz zu den Vertretern der *Sphagna acutifolia* sind bei den *Cuspidaten* die dreikantig prismatischen Chlz. so gelagert, daß eine Seite auf der Blattaußenseite frei liegt und dem Sonnenlicht ausgesetzt ist. Wir dürfen daher annehmen, daß bei diesen Pflanzen die Assimilation energisch vor sich gehen wird und demzufolge die Hylz. behufs ausreichender Beschaffung von Assimilationsmaterial ihre Absorptionsorgane recht vollkommen ausgestalten werden. Das ist denn in der Tat auch der Fall; die Ring- und Spiralplatten ragen, wie Blattquerschnitte zeigen, in den unbedeckten Astblatteilen weit in das Lumen der Zellen, und zahlreiche Poren gestatten der Nährflüssigkeit Ein- und Austritt; ja, es fehlt auch nicht ganz an Ringporen, wenngleich sie nicht so häufig auftreten als bei den Acutifolien. Wie bei den Subsecunden macht sich auch bei dieser Gruppe der Einfluß des Nährstoffgehalts im Medium in der Ausbildung der Absorptionsorgane der Hylz. deutlich bemerkbar, freilich in etwas anderer Weise. Wächst z. B. *Sphagnum recurvum* im eutrophen Flachmoor, so gehen die Chlz. aus dem dreieckigen Querschnitt in den trapezischen über, die Hylz. aber bilden sich so weit zurück, daß die Chlz. sich fast berühren. Auch dies beweist, daß im nährstoffreichen Medium die Chlz. die Assimilationsstoffe direkt endosmotisch aufnehmen und die Hylz. weitgehend ausgeschaltet werden. Wächst diese Art dagegen in oligotrophem Hochmoor, so findet man die Hylz. weit aufgeblasen, mit normalen Ring- und Spiralbändern, mit zahlreichen Poren, und sogar die Ringporen fehlen nicht; bei *Sph. parvifolium* und *Sph. balticum* treten sie sogar in Reihen auf; diese beiden Arten können wir heute allerdings nicht

mehr ganz dem Formenkomplex des *Sph. recurvum* zurechnen. Nun darf man die soeben begründete Regel nicht ganz verallgemeinern, sie läßt sich vielmehr nur auf Arten anwenden, die sich in jeder Moorformation vorfinden. So z. B. zeigen *Sph. obtusum* und *Sph. Dusenii* in normaler Ausbildung immer reichlich Poren auf der Blattaußenseite auch im Flachmoor; aber diese Arten finden wir auch nicht im Zwischen- und Hochmoor. Hiernach werden also Porenarmut und -reichtum nicht nur durch den Nährstoffgehalt des Substrats bedingt, sondern auch durch die Eigenart der Spezies, die sich vererbt. Wir stimmen R u s s o w in bezug hierauf gern zu, wenn er (p. 27) sagt, daß „je nach dem Bedürfnis, d. h. nach den Anforderungen, welche an die physiologischen Leistungen eines Organs gestellt sind, der anatomische Bau abändert, daß aber bei allen Abänderungen doch etwas Stabiles übrig bleibt, das sich unserem Verständnis durchaus entzieht“ Welträtsel!

Wir haben nun noch zu R u s s o w s Auffassung über den Zweck der Papillen und Kammfasern Stellung zu nehmen. Dem, was er (p. 23) über das Lichtschutzbedürfnis der Cuspidaten und über diesen Schutz durch die dachartige Zuspitzung der freien Außenwand der Chlz. und die Kräuselung des Blattes sagt, kann man uneingeschränkt zustimmen. Wenn er aber die Papillen bei *Sph. papillosum*, *S. squarrosum*, *S. teres* und *Sph. Wulfianum*, wie auch die Kammfasern bei *Sph. imbricatum* für eine „ganz exquisite Lichtschutzvorrichtung“ erklärt, so erheben sich dagegen doch Bedenken. Wenn Moose sonst ihren Zellinhalt gegen zu grelles Licht schützen wollen, so kutikularisieren sie die belichteten Wände oder sie bedecken sie mit Warzen, falls Pigmentieren allein nicht genügt. Nun wenden die Cuspidata dies Mittel an, und es genügt ihnen, obwohl sie der Belichtung ebensosehr ausgesetzt sind als die andern Gruppen. Auch *Sph. medium*, *Sph. rubellum*, *Sph. Warnstorffii*, *Sph. fuscum* schützen ihre Chlz. durch Rot oder Braun, und es genügt ihnen, obwohl die Wände ihrer Chlz. sehr dünn und zart sind. Nun haben die mit Papillen und Kammfasern ausgestatteten Arten wesentlich dickere Chlorophyllzellwände, sind meist auch noch durch Farben geschützt, so daß die Papillen und Kammfasern einen andern Zweck haben müssen. Schon ihre Stellung an den Innenseiten der Hyalinzellwände neben den Chlz. weist darauf hin, daß sie an der Beschaffung und Beförderung des Assimilationsmaterials ebenso wie die Ring- und Spiralbänder beteiligt sind. L o e s k e ist auf dem richtigen Wege, wenn er (p. 53) diese Ausgestaltungen der Hylz. als „Niederschlagsfilter mit vergrößerter Oberfläche“ bezeichnet; er denkt aber dabei offensichtlich nur an ein rein mechanisches



Filtrieren, nicht an Imbibition und Diosmose, überhaupt nicht an den Absorptionsprozeß. Wir können aber in diesen Gebilden nur Erweiterungen der Zellwand sehen, die die Absorption fördern sollen. Als Lichtschutzorgane müßten sie auf der belichteten Zellwand stehen, nicht aber innerhalb der Hylz. in gedeckter Stellung. Es lassen sich nach diesen Darlegungen die Hylz. passend mit den Saugwurzeln der Gefäßpflanzen vergleichen. Wie diese zur Erhöhung ihrer Absorptionskraft ihre Oberfläche durch Anlage von Wurzelhaaren vergrößern, so die Hyalinzellwand durch Vorstülpungen der Kammfasern und Papillen.

## V

Wir fassen nun die Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen zusammen:

1. Die Ausgestaltungen der Hyalinzelle im Torfmoosblatt, nämlich,

- a) die Ringverdickungen um die Poren,
- b) die Ring- und Spiralbänder,
- c) die Kammfasern und Papillen,

kann man vom Gesichtspunkte der Mechanik aus nicht einwandfrei, einheitlich und lückenlos erklären, wohl aber aus dem Gesichtspunkt der Ernährungsphysiologie.

2. Die assimilierenden Chlorophyllzellen stehen mit den Hyalinzellen in so engem organischen Zusammenhang, daß diese auf die Einwirkungen jener reagieren; unter diesen Einwirkungen entziehen die Hylz. durch Absorption der sie durchströmenden Nährflüssigkeit die Assimilationsstoffe und führen sie diosmotisch den Chlz. zu.

3. Zur Verstärkung der Absorptionskraft vergrößern die Hylz. die Innenfläche ihrer Wand durch Ausstülpungen derselben nach dem Innenraum in den zu 1 bezeichneten Formen an allen irgendwie geeigneten Stellen, soweit die Enge des Raumes es gestattet.

4. Die mehr oder weniger weitgehende Vollkommenheit dieser Ausbildung hängt ab von der quantitativen und qualitativen Beschaffenheit des Mediums, in dem das Torfmoos steht.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1932

Band/Volume: [72\\_1932](#)

Autor(en)/Author(s): Dietzow I.

Artikel/Article: [Die Bedeutung der Hyalinzellen im Torfmoosblatt  
155-172](#)