

Über die Anordnung der Zellen in der Astrinde der Torfmoose (*Sphagnum*)

Von *Hans Huber*, Riehen bei Basel

Manuskript eingereicht am 8. März 1967

Schon Schimper (1858) hat darauf hingewiesen, dass die Rinde der Seitenäste bei *Sphagnum* aus zweierlei Arten von Zellen aufgebaut ist: gewöhnlichen Rindenzellen, welche denjenigen der Stammrinde ähnlich sind, und aus grösseren, flaschenförmigen, sog. Retortenzellen, welche an der Spitze oft etwas nach aussen gebogen und dort mit einem Loch versehen sind. Schimper hat auch bemerkt, dass gewöhnlich je eine dieser Zellen auf eine Blattinsertion fällt. Besonders deutlich sind diese Retortenzellen bei *Sphagnum tenellum* Brid. ausgebildet (Fig. 2), bei den übrigen Arten sind die Unterschiede gegenüber den gewöhnlichen Zellen weniger stark ausgeprägt und bei den *Cymbifolia* und den *Rigida* sind die Unterschiede derart verwischt, dass hier kaum noch verschiedene Zellen unterschieden werden können, wenn blos auf deren Gestalt geachtet wird.

Es ist nun offenbar den Untersuchern entgangen, dass die Zellen der Astrinde bei den Torfmoosen eine ganz bestimmte Gesetzmässigkeit der Anordnung aufweisen. Einzig bei Suzuki (1955) ist diese gesetzmässige Anordnung wenigstens auf den Abbildungen richtig dargestellt worden, ohne dass aber der Autor im Text darauf hinweist. Bei den übrigen Abbildungen, welche mir zu Gesicht gekommen sind, ist jedoch die Anordnung der Zellen durchwegs falsch dargestellt worden, in gewissen Fällen sogar derart verzerrt, dass sie nur durch wiederholtes Abzeichnen aus andern Werken ohne Vergleich mit der Natur entstanden sein können.

Untersuchungsmethode.

Zum Studium der Anordnung der Zellen ist es notwendig, die Blättchen zu entfernen. Dies geschieht am einfachsten durch Abzupfen mit einer feinen Pinzette (am besten eignen sich die von den Uhrmachern verwendeten Pinzetten). Herbarmaterial muss vorher in Wasser eingeweicht werden. Leichtes Anfärben der äusseren Zellschicht erleichtert die Beobachtung. Geeignet sind basische Farbstoffe wie z. B. Methylviolett oder Safranin. Am einfachsten ist es, einen Tropfen Wasser auf einem Objekträger mit einem Tintenstift anzufärben. Durch zu langes Verweilen in der Farblösung werden auch die tiefer gelegenen Schichten gefärbt, wodurch die Klarheit der mikroskopischen Bilder stark leidet.

Allgemeine Gesetzmässigkeiten

Die Figuren 1–7 zeigen die Anordnung der Rindenzellen bei verschiedenen *Sphagnum*-Arten. Allen Fällen sind folgende Gesetzmässigkeiten gemeinsam: In den Achseln jedes Blattes beginnt eine Längsreihe von Zellen, welche grösser als die übrigen Zellen sind. Die unterste Zelle (manchmal auch weitere Zellen dieser Reihe) ist gewöhnlich als Retortenzelle ausgebildet, weshalb diese Reihe im folgenden als «Retortenzellreihe» bezeichnet werden soll. Sie beginnt nicht in der Mitte des tragenden Blattes, sondern in der Nähe des einen Seitenrandes der Blattinsertion, und zwar auf der Seite, welche dem nächstfolgenden Blatt der Blattspirale (Fig. 8, Blatt 1) zugewendet ist. Die Insertion dieses nächstfolgenden Blattes berührt die Retortenzellreihe etwa in der Mitte, und zwar entweder von rechts oder von links, je nach dem Umlaufsinn der Spirale. Das folgende Blatt der Spirale (Fig. 8, Blatt 2) hingegen berührt die Retortenzellreihe an ihrem obern Ende von der andern Seite her. An dieser Stelle beginnt nun über der Retortenzellreihe eine Doppelreihe von Zellen. Der Punkt, wo diese drei Zellreihen zusammenstossen (Fig. 8, i) ist morphologisch ganz besonders ausgezeichnet: an dieser Stelle können Seitenäste entspringen, und bei den männlichen Aestchen stehen hier die Antheridien. Die Doppelreihe wird oben durch Blatt 3 begrenzt. Seitlich schliessen sich an die Doppelreihe eine oder zwei Zellreihen an, welche oben und unten von Blatt 3 und Blatt 2 begrenzt sind und auf der vierten Seite an diejenige Retortenzellreihe anschliessen, welche auf Blatt 2 aufsitzt. Diese Zellreihen sollen im folgenden als Zwischenzellreihen bezeichnet werden (Fig. 8, Z).

Die Zellen der Astrinde bilden also ein regelmässiges Muster. Dieses Muster ist in Fig. 8 schematisch dargestellt worden. Man sieht hier, dass das Zellmuster ausgezeichnet in die Blattsegmente hineinpassen, wie sie von van Iterson (1907, S. 235, «Berindung des Stengels durch die Blattbasen») dargestellt worden sind. Die Retortenzellreihe würde demnach morphologisch nicht zu dem Blatt gehören, auf welchem sie aufsitzt, sondern zu demjenigen Blatt, welches das betreffende Segment oben abschliesst (Blatt 3).

Der Umlaufsinn der Spirale ist am gleichen Spross verschieden. Wenn in einem Astbüschel nur zwei Äste abstehen, so ist regelmässig der eine abstehende Ast rechts und der andere links gedreht.

Besondere Ausbildung bei den verschiedenen Arten

Der eben beschriebene allgemeine Bauplan kann verschiedene Abwandlungen erfahren. Diese Abwandlungen betreffen einerseits die Anzahl der Zellteilungen, welche nötig sind um den ausgewachsenen Zustand zu erreichen und andererseits die Differenzierung in zwei Formen von Zellen: mit Poren versehene Retortenzellen und porenlöse gewöhnliche Rindenzellen. Die einfachsten Verhältnisse sind bei *Sphagnum lenense* H. Lindb. verwirklicht. Bei dieser Art kommt es vor, dass jede der oben beschriebenen Zellreihen aus einer einzigen Zelle besteht (Fig. 1). Sehr häufig ist aber bereits hier die Zellenzahl durch Querteilung vergrössert worden. In den meisten Fällen besteht die Retortenzellreihe aus zwei bis drei Zellen, sie kann aber auch bis zu acht Zellen umfassen. Längsteilungen der

Retortenzellen kommen seltener vor, sie sind besonders bei Arten mit verhältnismässig dicken Ästchen an der Basis der Ästchen anzutreffen (z. B. *Sphagnum squarrosum* Crome, Fig. 7, und *Sphagnum riparium* Ångstr.).

Es wurden nun die in Europa vorkommenden Arten der Gattung *Sphagnum* daraufhin untersucht, ob im Zellmuster der Astrinde Unterschiede aufzufinden sind, welche bei der Bestimmung der Arten benutzt werden können. Dies ist deshalb von Bedeutung, weil bei dem grossen Formenreichtum dieser Gattung die Bestimmung ziemlich schwierig ist, und jedes gute Merkmal, welches bei der Unterscheidung der Arten mithelfen kann, willkommen ist. Die Ergebnisse sind in den folgenden Abschnitten dargestellt. In Bezug auf Nomenklatur wurde im wesentlichen Isoviiita (1966) gefolgt, nötigenfalls wurden die früher gebräuchlichen Namen als Synonyme beigelegt.

Die Retortenzellen sind am deutlichsten bei *S. tenellum* Brid. (= *S. molluscum* Bruch) differenziert. Der Hals der Retortenzellen ist hier am deutlichsten vortretend und die Größenunterschiede zwischen Retortenzellen und gewöhnlichen Zellen am stärksten ausgeprägt: die Retortenzellen sind bei dieser Art meist etwa 5 bis 8 mal so lang wie die übrigen Zellen, während sie bei den übrigen Arten der Gattung in der Regel höchstens 2–3 mal so lang werden. Am schlechtesten ist die Differenzierung bei der Gruppe der *Cymbifolia* und bei *S. compactum* DC. (Fig. 5 und 6). In beiden Fällen lassen sich die Zellen der Retortenzellreihe nur durch ihre Lage zwischen den Blättern und durch ihre Grösse von den übrigen Rindenzellen unterscheiden.

Die Anzahl der Zellen der Retortenzellreihe ist zwar schon bei einem Individuum nicht konstant, doch ergibt bereits die Auszählung von 10 bis 15 Retortenzellreihen eines Aestchens einen für die betreffende Probe ziemlich zuverlässigen Wert. Durch Untersuchung mehrerer Aestchen derselben Probe kann diese Zuverlässigkeit wesentlich gesteigert werden.

Einzelige Retortenzellreihen konnten nur in der Gruppe der *Cuspidata* und bei *S. Wulfianum* Girg. beobachtet werden. Sie treten regelmässig auf bei *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. (= *S. recurvum* var. *parvifolium* Sendtn. ex Warnst.), *S. flexuosum* Dozy et Molk. (= *S. recurvum* subsp. *amblyphyllum* Russ.), *S. fallax* Klinggr. em. Isoviiita (= *S. recurvum* subsp. *mucronatum* Russ.) und *S. balticum* (Russ.) C. Jens.; bei *S. angustifolium* sind sie sogar wesentlich häufiger als zweizellige Retortenzellreihen, was, soweit bis jetzt beurteilt werden kann, ein ziemlich zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal von den übrigen Sippen der Kollektivart *S. recurvum* (nämlich *S. flexuosum* und *S. fallax*) abgibt.

Dreizellige Retortenzellreihen überwiegen bei *S. obtusum* Warnst. Dies ist bereits von Suzuki (1955) an japanischem Material beobachtet worden. Auch bei *S. riparium* Ångstr. sind 3–4 zellige Retortenzellreihen die Regel.

In der Gruppe der *Acutifolia* zeichnen sich *S. Girgensohnii* Russ. und *S. Russowii* Warnst. durch ein Überwiegen von 3–4-zelligen Retortenzellreihen aus. Bei allen andern Arten dieser Gruppe sind zwei Zellen die Regel.

Eine besonders hohe Zahl von Zellen in der Retortenzellreihe findet man in der Gruppe der *Cymbifolia*, und zwar meist 4–7 Zellen. Es ist dies aber nur von geringem diagnostischem Wert, weil die *Cymbifolia* leichter und sicherer durch andere Merkmale von den übrigen Vertretern der Gattung unterschieden werden.

Zwischenzellreihen sind meistens nur in Einzahl vorhanden. Bei *S. Girgensohnii* überwiegen jedoch 2 Zwischenzellreihen. Dies ist ein sehr gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *S. Russowii*: bei je 52 Proben von *S. Girgensohnii* und *S. Russowii* wurden jeweilen 10-20 Segmente eines Ästchens untersucht und das arithmetische Mittel der Anzahl der Zwischenzellreihen bestimmt. Das Ergebnis ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1

Anzahl der Zwischenzellreihen
(Arithmetisches Mittel aus 10-20 Segmenten)

	1.0-1.3	1.4-1.6	1.7-2.5
<i>S. Girgensohnii</i>	1	5	46
<i>S. Russowii</i>	52	0	0

Divergenzwinkel

Die regelmässige Anordnung von Zellen in der Astrarinde erlaubt schliesslich noch eine exakte Bestimmung der Divergenzwinkel. Die Retortenzellreihe steht ja in einer festen Lagebeziehung zu den einzelnen Blättern und der Punkt i (Fig. 8), in welchem Seitenäste oder Antheridien entstehen können, lässt sich genau feststellen. Ausserdem erleichtert die gesetzmässige Anordnung der Zellen sehr die Feststellung des Umlaufsinnes der Blattspirale und damit auch die Orientierung auf den Ästchen. Die Messung der Divergenzwinkel ist deshalb von Interesse, weil mehrere Arten der Gattung sich durch eine deutliche Anordnung der Blätter in 5 Orthostichen auszeichnen (*S. quinquefarium* (Braithw.) Warnst., *S. Warnstorffii* Russ. und *S. pulchrum* (Braithw.) Warnst.), während die Blätter anderer Arten keine derartige regelmässige Anordnung erkennen lassen. Das Prinzip der Bestimmung ist in Fig. 9 schematisch dargestellt. Diese zeigt Grund- und Aufriss eines Stückes des Astzyinders. Unter dem Mikroskop sieht man den Zylinder im Aufriss und kann dann leicht den Abstand d eines Punktes P von der Mittellinie und ausserdem den Durchmesser $2r$ messen. Der Winkel α , der die Abweichung von der Mittellinie misst, ergibt sich dann aus der Beziehung

$$\sin \alpha = \frac{d}{r}$$

Die Genauigkeit ist umso grösser, je näher P der Mittellinie liegt, da dann einem kleinen Winkelunterschied ein relativ grosser Unterschied von d entspricht. Man wählt daher einen passenden ersten Messpunkt so aus, dass die obige Forderung möglichst erfüllt ist. Da die Blätter bei *Sphagnum* angenähert in 2/5-Stellung stehen, wird man nach zwei Umläufen der Blattspirale einen dem ersten Messpunkt entsprechenden zweiten Punkt ebenfalls in der Nähe der Mittellinie finden. Bei exakter 2/5-Stellung sollte für diesen Punkt der gleiche Wert des Winkels α gefunden werden, wie für den ersten Punkt. Aus der Differenz der

beiden Winkel kann der Divergenzwinkel berechnet werden. Tabelle 2 stellt die gefundenen Winkelwerte für je drei Proben verschiedener Herkunft von *S. quinquefarium*, einer Art mit 5-zeiligen Blättern, und *S. nemoreum*, einer nahe verwandten Art ohne deutlich in Reihen angeordneten Blättern, dar.

Tabelle 2

Mittlere Divergenzwinkel und Standardabweichungen der Einzelwerte bei *Sphagnum quinquefarium* und *S. nemoreum*.

S. quinquefarium

	1. Probe	2. Probe	3. Probe
Mittelwert	145.0 °	144.8 °	143.9 °
Standardabweichung	2.9 °	1.2 °	1.2 °
Anzahl Messungen	12	8	12

S. nemoreum

	1. Probe	2. Probe	3. Probe
Mittelwert	144.9 °	143.9 °	144.5 °
Standardabweichung	4.0 °	1.6 °	3.3 °
Anzahl Messungen	13	9	6

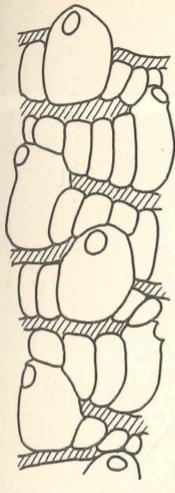
Die Divergenzwinkel der beiden Arten unterscheiden sich nicht voneinander. Sie weichen nur wenig von der 2/5-Stellung (144 °) ab. Die Standardabweichung variiert von Probe zu Probe stark und dürfte wohl kaum eine für die Art charakteristische Grösse sein. Vermutlich ist die deutliche Stellung der Blätter in 5 Orthostichen nicht nur durch einen bestimmten Divergenzwinkel, sondern ebenso sehr durch eine gleichmässige Form der Blätter, welche auch die Blattspitzen ausgerichtet erscheinen lässt, bedingt.

Zitierte Literatur

- 1966 Isoviita, P.: Studies on Sphagnum L. I. Nomenclatural revision of the European taxa. Ann. Bot. Fenn. S. 199-264.
- 1907 Iterson, G. van: Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena.
- 1858 Schimper, P. W.: Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose (Sphagnum) und einer Monographie der in Europa vorkommenden Arten dieser Gattung. Stuttgart.
- 1955 Suzuki, H.: A list of Sphagnum species from Hokkaido with descriptions of the new addition to the Japanese flora. Journ. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. II, Bd. 7, S. 63-89.

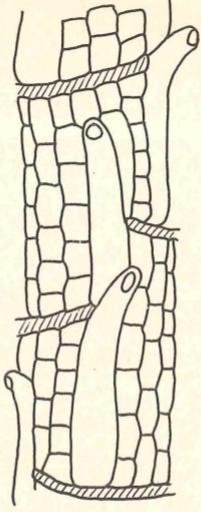
Die vorliegenden Resultate beruhen zum grossen Teil auf Untersuchungen, welche im Jahre 1954 dank eines Stipendiums des Schweiz. Nationalfonds in den Herbarien des Botanischen Instituts der Universität Helsinki und des Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris ausgeführt werden konnten. Den Herren Prof. R. Heim, Paris und Prof. A. Kalela, Helsinki danke ich herzlich dafür, dass sie mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellten, Herrn Prof. R. Toumikoski, Helsinki für seine Ratschläge zum Studium der Torfmoose und Herrn Prof. O. Schlüepp, Basel für Beratung in morphologischen Fragen.

Als Separatabdruck ausgegeben am 20. August 1967



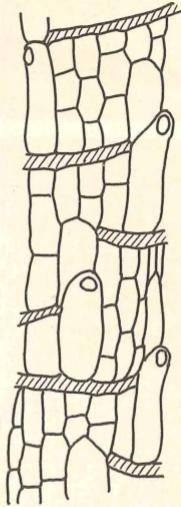
0.1 mm

Fig. 1 *S. lenense* H. Lindb.



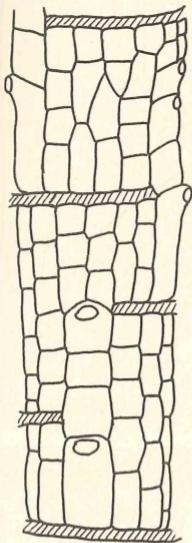
0.1 mm

Fig. 2 *S. tenellum* Brid.



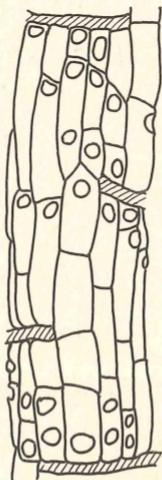
0.1 mm

Fig. 3 *S. nemoreum* Scop.



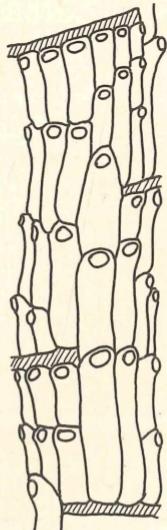
0.1 mm

Fig. 4 *S. Girgensohnii* Russ.



0.1 mm

Fig. 5 *S. palustre* L. em. Lindb.



0.1 mm

Fig. 6 *S. compactum* DC.

Fig. 1-7 Anordnung der Astrindenzellen bei verschiedenen *Sphagnum*-Arten. Blattinsertion schraffiert.

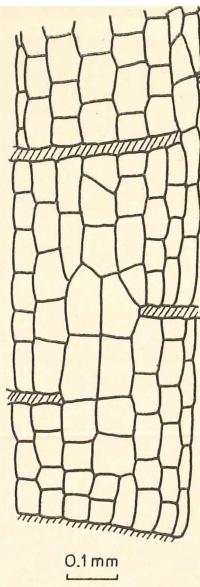


Fig. 7 *S. squarrosum* Crome

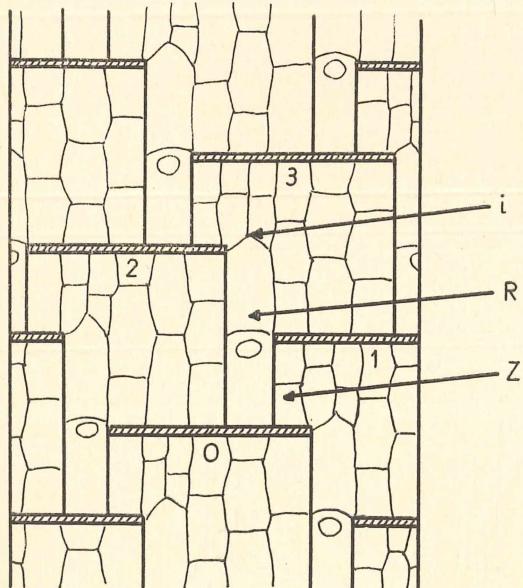


Fig. 8. Schematische Darstellung eines Stücks der Mantelfläche eines Astzylinders. Die dickeren Linien stellen die Grenzen der Blattsegmente dar.

i Stelle, an der Seitenäste oder Antheridien gebildet werden können.
 R Retortenzellreihe
 Z Zwischenzellreihe

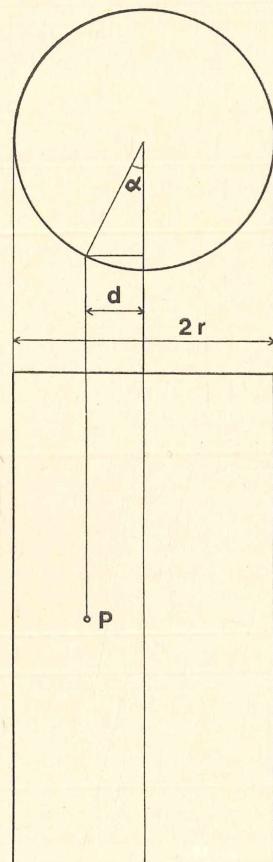


Fig. 9

Fig. 9. Bestimmung des Winkels einer Abweichung von der Mittellinie als Grundlage für die Divergenzwinkelbestimmung. Vgl. die Erläuterungen im Text.