
Zum Bau und histologischen Terminologie von Laubmoosstämmchen

Jan-Peter Frahm
mit Mikrofotos von Rolf-Dieter Müller

Zusammenfassung: Es wird ein historischer Abriss der Geschichte der anatomischen Forschung an Moosen gegeben, der Aufbau von Laubmoosstämmchen skizziert und speziell die unterschiedliche Terminologie der Gewebetypen diskutiert. Der weit verbreitete Ausdruck Epidermis kann nicht auf Moose angewandt werden, weil die äußerste Schicht des Stämmchens nicht die Definition des Begriffes erfüllt, verdickt und längsgestreckt ist. Sie gehört zur äußeren Sklerodermis. Längsgestreckt ist auch das sog. Parenchym oder Mark, das als Zentralgewebe (central tissue) bezeichnet wird.

Insgesamt wird eine Gliederung in Hyalodermis, äußere und innere Sklerodermis, Zentralgewebe und Zentralstrang vorgenommen, wobei die englumige Sklerodermis durch weitlumige eine Rinde (Cortex) ersetzt sein kann

Summary: An account of the history of the anatomical research in bryophytes is presented. The structure of the stem anatomy of mosses is outlined and the terminology of the tissues is discussed.

Die Geschichte der histologischen Untersuchung von Moosen

Die Erforschung der Anatomie der Moose setzte erst Mitte des 19. Jahrhunderts ein. Zunächst fehlten bis dahin einmal entsprechende qualitativ leistungsfähige Mikroskope. Dann muss man zu Gute halten, dass das erste Augenmerke der Erforschung der Moose bei der Inventarisierung der Arten lag und man erst eine gewisse taxonomische Grundlage haben musste. Folgerichtig kam erst dann die anatomische Untersuchung dran, andere Disziplinen wie Pflanzengeographie oder Ökologie folgten sogar erst noch später, ebenso alle phylogenetischen, evolutorischen, cytologischen und auch weitreichendere physiologische Gedankengänge geschweige denn Arbeitsrichtungen.

Die Erforschung der Moosanatomie begann mit Schimper (1848). Nur drei Jahre später erschien die bahnbrechende Arbeit Hofmeisters (1851), in der er die kryptogamische Natur der Niederen Pflanzen und ihren evolutorischen Zusammenhang mit den Blütenpflanze darlegte, und zwar auf Grundlage der vergleichenden Pflanzenanatomie. Umfangreichere anatomische Studien lieferte Lorentz (1866-68) in seinen „Grundlinien zur einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose“. Auf Lorentz gehen diverse Termini wie Deuter und Socii zurück. Die Arbeiten von Lorentz wurden von Haberlandt (1886) in seinen „Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der

Laubmoose“ fortgeführt und - wie im Titel ausgedrückt - zeitgemäß um ökologische Anpassungen ergänzt. Im 19. Jahrhundert gab es vorherrschend anatomische Einzelbeschreibungen von Arten. Erste zusammenfassende Darstellungen der Moosanatomie folgten im 20. Jahrhundert.

Ogleich Goebel (1915) wohl den umfangreichsten Abriss der Moosanatomie gegeben hat und unter dem Titel der „Organographie“ eine genauere Beschreibung des Moosstämmchens enthalten sein sollte, hat der Autor keine genaue Darstellung gegeben sondern statt dessen den Bau der Laubmoose nach ökologischen Gesichtspunkten („Die Wasserversorgung; Einrichtungen zum Festhalten des Wassers“) behandelt.

Ruland (1924) gibt in der Beschreibung der Laubmoose einen allgemeinen Überblick über deren Anatomie. Den „Randpartien“ des Stämmchens sagt er nach, dass sie mit den Stereiden Höherer Pflanzen übereinstimmen, ohne ihnen einen Namen zu geben. Nach innen gehen diese in ein „markartiges Parenchym“ über, das einen Zentralstrang enthalten kann. Der Bau des Zentralstranges mit engen prosenchymatischen Zellen mit schrägen Querwänden hat dazu geführt, dass dieses Gewebe als „ein dem Gefäßbündel der Höheren Pflanzen analoges Gebilde“ angesehen wurde, welches zur „Saftleitung besonders tauglich“ ist (Unger 1861). Haberlandt (1886) bezeichnete sie als „mit wasserleitenden Tracheiden höherer Pflanzen gleichwertig“. Nach außen schließt sich eine Schicht an, die er „mit Rücksicht auf die Analogie mit höheren Pflanzen“ als Epidermis bezeichnet. Bei Sphagnum wird die äußere Schicht als „spongiöse Außenrinde“ bezeichnet. Sie wird nicht als Wasserspeicher- sondern als Wasseraufnahmeorgan gedeutet. Gesondert behandelt werden die komplexeren Verhältnisse bei Polytrichum-Arten, die von einer Reihe von Autoren untersucht worden waren, wobei den Hydroiden eine Wasserleitungsfunktion unterstellt wird. Dass dies nicht zutrifft, hätte man mit den alten Schimperschen Versuch („Moos welkt im Glase Wasser...“) überprüfen können.

Zuletzt gab Lorch (1931) einen nochmals durch eigene Untersuchungen stark erweiterten Abriss der Laubmoosanatomie.

Van der Wijk (1932) versucht eine generalisierende Beschreibung der Laubmoosstämmchen, benutzt dieselben Termini aber in einer anderen Umschreibung. Für ihn ist die Epidermis die Sklerodermis (Cortex) älterer Autoren, eine Differenzierung der äußeren Schicht wird nicht durchgeführt, es sei denn, es handelt sich um eine Hyalodermis. Diese Neudefinition ist besonders schwerwiegend, weil diese Schicht oft vielschichtig ist und eine Epidermis bei Höheren Pflanzen als einschichtig, nur ausnahmsweise zweischichtig bekannt ist. Dafür wird das, was sonst als Grundgewebe oder Leitparenchym bezeichnet wird, als Rinde bezeichnet. Es schließt sich in bestimmten Fällen der Zentralstrang an. Besonders schwerwiegend ist, dass dieser Gebrauch der Termini in einem Handbuch benutzt wird und später kritiklos von jüngeren Autoren (z.B. Vanderpoorten & Goffinet 2009, Buck & Goffinet 2000) so übernommen wird. Die Verhältnisse der Polytrichidae werden separat behandelt.

Seitdem ist die Erforschung der klassischen Histologie der Moose nur noch von Kawai (1970-91) weitergeführt worden, der erstens eine Vielzahl von Moosen aus unterschiedlichsten Verwandtschaftsgruppen untersucht hat, zweitens aber auch eine erste Tyifizierung der Stammquerschnitte vorgenommen hat.

Schofield & Héban (1984) gliedern die Moosgewebe nach ihrer Funktion, was für histologische Zwecke nicht so günstig ist, und unterscheiden u.a. Protection cells. Sie argumentieren, dass alle Oberflächen mit einer Epidermis überzogen sind und dieser Begriff insofern sinnvoll ist, als zahlreiche Moose eine Kutikula oder wenigstens Oberflächenwachse besitzen, welche die Verdunstung als auch die Wasserbenetzung verhindern sollen. Sie unterscheiden ferner Supporting cells, Stereiden, in der Gesamtheit Stereom. Conducting tissue. Storage tissue, Conducting parenchyma. Water conducting cells. Alle wasserleitenden Elemente werden als Hydroiden, in der Gesamtheit als Hadrom bezeichnet.

Frey (1981) geht in seiner Behandlung der Anatomie der Laubmoose beim Stämmchen nur auf die Leitgewebe und dort speziell nur auf die Polytrichidae ein.

Wie in so vielen wissenschaftlichen Arbeitsrichtungen nicht nur in der Biologie waren die aktuellen Forschungsrichtungen nur angedacht und bei weitem nicht abgearbeitet. Der Drang zu neuen Forschungsdisziplinen geht aber immer in neue Bereiche voran und hinterlässt noch viele Fragen. Im Falleⁱ der Moosanatomie hat man sich anfänglich die meiste Zeit nur mit der Schilderung von Einzelfällen beschäftigt, wobei vielfach dann auch immer noch dieselben Arten studiert wurden (Polytrichum, Dawsonia pp.), man zu unterschiedlichen Beobachtungen und Schlüssen kam und im Stil der damaligen Zeit fleißig hypothetisierte, verbale Zweikämpfe ausfocht und Spekulationen mit Adjektiven wie „zweifello“ etc. bekräftigte. Auch die letzte zusammenfassende Darstellung von Lorch (1931) gehen nicht über die Darstellung von Einzelfällen hinaus und lassen jede Systematisierung, Klassifizierung oder etwa evolutorische Aspekte vermissen. Bis heute bleiben vielerlei spezielle Details in der Anatomie der Moose wie die von Lorch dokumentierten eigenartigen Wandverdickungen in den epidermalen Schichten einiger Laubmoosarten unerklärt. Auch die Funktion vieler Strukturen bleibt unerforscht. Eigenartigerweise fehlen auch weitgehend Färbeversuche oder Untersuchungen in polarisiertem Licht, die Aufschluss über die Abgrenzung von Gewebetypen geben könnten. Systematische Untersuchungen an Vertretern von bestimmten Verwandtschaftskreisen sind nur von Kawai (1970-91) durchgeführt worden. Er hat in immensem Fleiß Querschnitte, zum Teil auch Längsschnitte, von hunderten Arten gezeichnet und klassifiziert. Untersuchungen von morphologischen Typen wie z.B. der Bäumchenmoose bleiben die Ausnahme (Henseler & Frahm 2000). Zurückgeblieben ist ein Wust von unterschiedlichen Termini. So wird ein und derselbe Stämmchenquerschnitt mit Äußerer Cortex, Cortex, Grundparenchym und Zentralstrang, derselbe von anderen Autoren mit Epidermis, Rinde, Grundgewebe, Hadrom oder wieder von anderen mit Hyalodermis, Stereom, Grundgewebe und Zentralzylinder bezeichnet (vgl. Tabelle 1).

Der Bau des Laubmoosstämmchens

An der Peripherie des Stämmchens befindet sich eine ein- bis vielzellige Schicht verdickter Zellen, die im Längsschnitt prosenchymatisch sind. Lorentz nannte diese in Analogie zu den Bastfasern der Gefäßpflanzen Stereiden, mit denen sie funktions-, bildungs- und gestaltgleich sind, in der Gesamtheit Stereom. Die Funktion dieses Hohlzylinders dient der Festigung. Das Gewebe wurde von Lorch (1931) als Rinde bezeichnet, im Englischen als cortex, von Frahm (2001) als Sklerodermis. In der Regel wird die äußerste Schicht als Epidermis bezeichnet.

Ein- bis mehrschichtige jedoch sehr dünnwandige Zellen außerhalb des Stereoms werden bei Torfmoosen traditionell als Hyalodermis bezeichnet. Sie zeichnen sich jedoch durch Verdickungsleisten aus und sind anders strukturiert als z.B., die auch Hyalodermis genannten äußeren Stämmchenschichten von manchen Drepanocladus- und Hypnum-Arten.

Ist das Stereom mehrzellschichtig, geht es allmählich (Abnahme der Zelldicke und der Zellwandimprägnierung) in ein Grundgewebe über.

Im Inneren der Stämmchen vieler Arten befindet sich ein Bündel wenig- bis vielzelliger langgestreckter Zellen mit schrägen Querwänden, denen der Ähnlichkeit mit den Tracheiden Höherer Pflanzen wegen Wasserleitungsfunktion unterstellt wurde und die daher teils als Zentralstrang (central strand), vielfach aber nicht immer auf die Polytrichiden beschränkt Hydroiden, in der Gesamtheit als Hadrom genannt wurden.

Die Typologie des Aufbaus von Moosstämmchen

Kawai (1987) war der erste, der Typen von Stämmchenquerschnitten klassifizierte. Er unterschied: I. Cortical layer und Central Strand kaum zu unterscheiden (Querschnitt annähernd homogen) II. Epidermis und Axial Cylinder.

III. Epidermis, Cortex und Central Tissue differenziert.

IV. Epidermis, External Cortex, Internal Cortex, Endodermis und Central Strand

V. Epidermis, Cortex, Endodermis, Leptom, Hadrom.

VI. Epidermis, Cortex, Endodermis, Leptom, Hydrom, Stereom

Die meisten Laubmoose besitzen den Typi III oder IV. Daneben hat Kawai noch diverse Ausprägungen (P-Typ, Q-Typ, E-Typ für Epidermis kleiner, gleich groß oder größer als das anschließende Gewebe usf.) definiert.

Dabei wird die Typologie in den 19 verschiedenen Arbeiten über die Stämmchenanatomie der Laubmoose nicht consistent gehandhabt. Mir ist nicht klar geworden, was Kawai als Endodermis bezeichnet, aber ungeachtet dessen wird der Begriff völlig abweichend von der Umschreibung des Begriffes bei Höheren Pflanzen benutzt. Als Hydrom wird das Hadrom und das Stereom bezeichnet, letzterer ein Ausdruck, der sonst für den Cortex benutzt wird. Die Terminologie variiert stark, mal wird bei Dicranum von einer Endodermis geschrieben (Studies 2), dann von einem Leptom (Studies 9). Bei Dicranaceae wird wie bei den Polytrichaceae mal ein Leptom und „Hydrom“ unterschieden, mal nicht. Die äußerste Zellschicht wird immer als Epidermis bezeichnet, egal, wie sie aussieht. Ein besonderes Problem sind die Akzentuierungen durch die Zeichnungen, wie Abb. 1 und 2 zeigen. Im Vergleich zu Mikrofotos wird in die Zeichnungen viel hineininterpretiert, was da nicht existiert.

Diskussion

Aufgrund der vielen unterschiedlichen Termini und ihrer oft konträren Anwendung soll hier ein Vorschlag zur Vereinheitlichung gemacht werden. Er muss folgende Prämissen erfüllen:

- Da die Arbeiten an der Anatomie der Moose überwiegend von Deutschen durchgeführt wurden, sind viele Termine deutsch, was im Sinne einer Internationalisierung vermieden werden sollte, z.B. Rinde.
- Die Termini dürfen nicht mit Organen von Gefäßpflanzen identisch sein, die andere Struktur und Funktion haben (z.B. Epidermis).
- Die Begriffe müssen mit allgemein gültigen Definitionen z.B. aus Wörterbüchern der Botanik konform sein.
- Die Gewebe müssen unterschiedlich anfärbbar oder optisch differenzierbar sein.
- Die Längsschnitte müssen bei der Beurteilung in Betracht gezogen werden.

Die Behandlung der Stämmchenanatomie muss nach Klassen getrennt verlaufen, weil diese unterschiedliche Evolutionslinien bei den Laubmoosen verkörpern.

TAKAKIOPSISIDA

Der Querschnitt besteht aus einer epidermalen Schicht, lockerem Grundgewebe und kleineren zentralen Zellen (Schofield 1985: 148).

ANDREAEOPSISIDA

Der Querschnitt besteht aus homogenen, verdickten, z.Tl. kollenchymatischen Zellen. (Abb. 7). Andreaebryum hat unterschiedliche Verhältnisse mit „thick-walled epidermal cells and enlarged thin-walled inner cells“ (Schofield 1985), was den Verhältnissen bei Takakia ähnelt. Die Gattung wird auch in eine eigene Klasse Andreaebryopsida gestellt.

SPHAGNOPSISIDA

Der Querschnitt besteht aus einer äußeren Hyalodermis, einer Sklerodermis und ist mit parenchymatischem Mark gefüllt (Abb..

POLYTRICHIDAE

Die Stammquerschnitte sind sehr heterogen. Bei den höchstentwickelten Vertretern ist der Zentralstrang durch ein Leptom mit Leptoiden und Hadrom mit Hydroiden ersetzt (Abb. 10). Letzteres wird von manchen Autoren auch als Hydrom bezeichnet. Die getrennte Behandlung von Polytrichidae und Bryidae ist durch Färbeversuche von Kawai (Studies 14) gerechtfertigt. Bei Ihnen färbten sich Hadrom bzw. Cortex von Polytrichum anders als Zentralzylinder und Cortex von Rhizogonium.

TETRAPHIDIDAE

Tetraphis hat eine ein- bis zweischichtige Sklerodermis und ein Grundgewebe mit Zentralstrang (Schofield 1985: 52) und ähnelt damit vielen Bryopsida.

BRYOPSIDA

Cortex, Rinde, Stereom, *Sklerodermis*

Als Rinde (Cortex) bezeichnet man „die äußeren Gewebeschichten verschiedener Organe, soweit sie sich deutlich von den inneren absetzen. In der Sproßachse befindet sich die primäre Rinde zwischen Epidermis und dem Leitgewebe.“ (Wagenitz 1996). (Die sekundäre Rinde bezieht sich auf Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum und braucht bei Moosen nicht in Betracht gezogen werden.)

Vielfach ist als äußeres Gewebe ein Hohlzylinder aus stereidalen (verlängerten, verdickten, kleinlumigen, im Alter abgestorbenen) Zellen ausgebildet, die als Stereom oder Sklerodermis bezeichnet werden, auch als äußere Rinde oder äußerer Cortex. Die Ausdrücke Stereom und Sklerodermis sind richtiger, sie bezeichnen ein mechanisches Festigungsgewebe. Zum Stereom gehören Faser, Steinzellen und Kollenchyme, zum Sklerenchym Fasern und Steinzellen (Schubert & Wagner 1988). Insofern könnten beide Termini als Synonym gelten. Ich bevorzuge den Begriff Sklerodermis, da er anschaulicher ist. Die Sklerodermis wird bei Ruland (1924) missverständlichlicherweise als Zentralzylinder bezeichnet.

Die sklerenchymatische Rinde kann zweischichtig sein und in eine äußere, kleinlumigere, gefärbte und eine innere, grolumigere, ungefärbte unterschieden sein (vgl. Abb. 13), die als äußere und innere Rinde bezeichnet werden müsste. Viele Autoren benutzen den Ausdruck innere Rinde aber für das Zentralgewebe.

Es gibt aber auch Fälle, in denen das periphere Gewebe aus kaum verdickten Zellen mit Chloroplasten darin bestehen (vgl. Abb. 9) Beides muss begrifflich getrennt werden. Für dieses Gewebe würde sich der Begriff Rinde (Cortex) anbieten, der aber von den meisten Autoren für die Sklerodermis benutzt wird, weil er der Rinde Höherer Pflanzen gleicht.

Für das anschließende Gewebe bis zum Zentralstrang wird der Ausdruck innere Rinde (internal cortex) verwendet. Dagegen spricht, dass dann der Cortex als „äußere Gewebeschichte“ (Wagenitz 1996) bis zum zentralen Leitgewebestrang reicht oder (bei dessen Fehlen) das ganze Stämmchen ausfüllt. In dem Fall würde der ganze Querschnitt nur aus Rinde bestehen. Zudem ist der äußere Cortex durch seine Gewebestruktur und Anfärbbarkeit von dem inneren Cortex unterschieden, das man beides schlecht als Cortex bezeichnen kann. Es sollte daher extra behandelt und benannt werden (vgl. nächster Absatz).

Parenchym, Leitparenchym, innerer Cortex, Mark, *Zentralgewebe, central tissue*

Da die Zellen des „inneren Cortex“ gar nicht parenchymatisch sind sondern länger gestreckt, ist der Ausdruck Parenchym auch nicht zutreffend und nicht anwendbar. Aus diesem Grunde habe ich (Frahm 2001) den Ausdruck Leitparenchym aufgegriffen, weil die gestreckten Zellen eine Stoffleitung suggerieren, obgleich bei Moosen ja Stoffleitung prinzipiell durch alle Zellen verläuft. Kawai (Studies 8, 9) gibt Abbildungen von Längsschnitten von vielen Gattungen, die zeigen, wie langgestreckt diese „Parenchym“zellen sind (und praktisch alle Zellen im Querschnitt, auch die der

Rinde und des Zentralstranges, lang gestreckt sind. Wenn man dem Zentralstrang eine Wasser leitende Funktion und dem Leitparenchym eine Assimilate leitende Funktion unterstellt, dann hätte man ein konzentrisches Leitbündel vorliegen. Unter dieser Voraussetzung würde aber das Leitbündel nach außen direkt an das äußere Festigungsgewebe (Sklerodermis), nach der Auffassung anderer Autoren sogar direkt an die Epidermis grenzen.

Auch der Ausdruck Mark (engl. medulla), der das innere Füllgewebe eines Stammes bezeichnet, kann zumindestens bei den Bryidae nicht angewandt werden. Das Mark (ein zentrales parenchymatisches Füllgewebe) ist isodiametrisch und ließe sich nur auf entsprechende Gewebe anwenden, wie sie z.B. bei Torfmoosen vorliegen. Auch Ruhland (1924) spricht bei Sphagnum von einem zentralen Mark. Schofield (1985) hat offenbar das Problem gesehen, sodass er dieses Gewebe als central tissue bezeichnet hat. Das wäre eine elegante Lösung, die mit dem central strand korrespondiert, nichts parenchymatisches impliziert und im Deutschen mit Zentralgewebe wiedergegeben werden könnte. Auch Kawai benutzt den Ausdruck central tissue, allerdings nur in Typ III, der nur aus Epidermis, Cortex und Zentralgewebe besteht, aber keinen Zentralstrang hat.

Epidermis

Eine Epidermis ist ein in der Regel einschichtiges primäres Abschlussgewebe des Sporophyten von Tracheophyten, welches mit einer Kutikula bedeckt ist und meist Spaltöffnungen hat (Wagenitz 1996). Insofern könnte das Abschlussgewebe der Sporophyten von Laubmoosen so bezeichnet werden. Spaltöffnungen fehlen im Gametophyten der Laubmoose. Manche Autoren argumentieren, dass es gelegentlich bei Laubmoosen auch wachsartige Überzüge gibt und daher der Ausdruck Epidermis zutrifft. Von der Funktion her ist eine Epidermis jedoch ein die Transpiration regelndes Gewebe, was auf den Laubmoosgametophyten nicht zutrifft. Der Ausdruck ist für Laubmoosstämmchen also nicht zutreffend und ohnehin unlogisch, da es ja keine darunter liegende „Dermis“ wie eine Hypodermis gibt, welcher diese Schicht aufliegt.

Kawai (1970-91), der in allen Fällen die äußerste Zellschicht des Stämmchens als Epidermis bezeichnet, liefert durch seine Längsschnitte selbst einen Gegenbeweis, da die sog. Epidermiszellen alle genauso längsgestreckt sind wie die anschließenden Rindenzellen (Abb. 4).

Die Epidermis bei Moosen liegt zwar topologisch an derselben Stelle wie bei den Gefäßpflanzen, ist aber weder bau- noch funktionsgleich. Lorch (1931) widerspricht sich selbst, wenn er einerseits von der Schicht schreibt „Fehlen ihr doch alle charakteristischen Eigenschaften, die wir an der Oberhaut höherer Pflanzen zu sehen gewöhnt sind“. Dann aber an anderer Stelle schreibt „Die Frage, ob es Laubmoose mit einer wirklichen Epidermis gibt, muss bejaht werden.“ Haberlandt (1886) bezeichnet diese Schicht als „Außenrinde“. Dieser Ausdruck kollidiert mit dem external cortex späterer Autoren. Ruhland (1924) bezeichnet sie „mit Rücksicht auf die Analogie mit höher entwickelten Pflanzen...als Epidermis. Lorch (1931) geht sogar so weit, die Hyalodermen der Torfmoose als Epidermis zu bezeichnen. Diese ergeben jedoch Zellulosereaktion, wohingegen die „Außenrinde“ dieselbe Farbreaktion wie die Sklerodermis ergibt. Die Konfusion der Termini geht auch darauf zurück, dass Lorch (1931) unterschiedliche Ausdrücke für dieselbe Struktur durcheinander benutzt und mal bei Meesia von einer „großlumigen hyalinen Epidermis“, dann bei Breutelia wieder als „Außenrinde“ und schließlich bei Sphagnum nur von einer Epidermis schreibt.

Als Argument gegen die Verwendung des Begriffs Epidermis bei Moosen wird gelegentlich gebracht, dass aus ihr Rhizoiden oder Paraphyllien sprossen. Etwas Ähnliches gibt es aber bei Höheren Pflanzen, wo aus der Epidermis Haare gebildet werden können.

Es stellt sich die Frage, ob Laubmoose überhaupt eine Epidermis haben oder ob nicht diese so genannte Schicht von der äußersten Schicht der Sklerodermis gebildet wird. Dies lässt sich durch Anfärbungen oder optischen Differenzierungsmethoden (z.B. Polarisation) entscheiden. In der Tat gibt es bei manchen Arten eine einschichtige periphere Schicht (vgl. Abb. 8), die sich farblich abhebt. Da in diesen Fällen nach innen das Zentralgewebe folgt, handelt es sich hier um eine einschichtige Sklerodermis. Eine Art epidermale Schichte gibt es bei Mnium sp. (Kawai 1986,

Studies 14, Abb. 5), die deutlich morphologisch differenziert außerhalb der Rinde liegt. Man dürfte sie aber nicht Epidermis nennen. Epicortex wäre eine sinnvolle Lösung.

In anderen Fällen (Polytrichum, Abb. 10) finden wir eine einschichtige besonders gefärbte Schicht, welche sich von den nach innen folgenden farblich aber nicht morphologisch abhebt. Die fehlende morphologische Differenzierung macht diese Schicht zur äußersten Schicht des Sklerodermis.

Hyalodermis

Torfmoose als auch gewisse pleurokarpe Laubmoose besitzen vor der Sklerodermis eine ein- bis mehrschichtige Lage großlumiger, zartwandiger Zellen, die offenbar eine Wasser speichernde Funktion haben. Sie zeigen neben der starken histologischen Differenzierung eine Zellulosereaktion und setzen sich bei Anfärbung daher stark von der Sklerodermis ab. Ruhland (1924) bezeichnet sie als „spongiöse Außenrinde. Ich würde sie nicht als Rinde bezeichnen, da die Hyalodermis eine Zellulosereaktion zeigt und daher einen anderen Zellwandchemismus aufweist, und die echte Rinde aus sklerenchymatischen Zellen besteht.

Zentralstrang

Der Zentralstrang ist ein nicht oder mehr oder weniger ausgeprägter Bereich aus englumigen Zellen. Dieses ist eine unkomplizierte Bezeichnung, die auch im Englischen ihre Entsprechung hat (central strand). Er wird von manchen Autoren als Hadrom bezeichnet, das aber andersartige Verhältnisse bei den Polytrichidae bezeichnet und nicht auf die Bryidae übertragen werden sollte.

Hadrom

Als Hadrom wird „der aus den Gefäßen und dem dazugehörigen Gefäßparenchym bestehende Gefäßteil des Leitbündels“ bezeichnet (Schubert & Wagner 1988). Es kann daher nicht auf den Zentralstrang der Bryidae bezogen werden, sondern allenfalls auf den Zentralzylinder der Polytrichidae. Für die ist der Begriff eingebürgert, auch wenn er hier auf einen Gametophyten angewandt wird (vgl. die Diskussion um Blätter und Phylloide). Das Hadrom besteht aus dickwandigen Zellen mit schrägen Querwänden, die Ähnlichkeit mit Tracheiden haben (Abb. 3), ist also völlig anders gebaut als der Zentralstrang der Bryidae, so dass der Ausdruck Hadrom nicht auf diesen angewandt werden darf, wie es manche Autoren tun (vgl. Tab. 1).

Leptom

Als Leptom wird das das Hadrom umgebende zartwandige Gewebe bei den Polytrichidae bezeichnet (Abb. 10). Es hat keine Entsprechung bei den Bryidae. Kawai (Studies 9) appliziert diese Gewebetypen auch bei Dicranaceae, zuvor hat er sie als Endodermis und Zentralstrang bezeichnet (Studies 2).

Endodermis, Perizykel

Kawai (Studies 2) benutzt diesen Begriff für eine Zellschicht, die den Zentralstrang umgibt. Daraus ergibt sich, dass er solche Termini topologisch benutzt, denn per definitionem ist eine Endodermis eine einschichtige Schutzschicht, welche den Zentralzylinder der *Wurzel* umgibt und einen *Casparyschen Streifen* besitzt. Das trifft auf ein Moosstämmchen absolut nicht zu. Zudem fällt es schwer, solche Endodermen im Querschnitt auszumachen. Sie ist auch nicht speziell anfärbbar, weswegen es sich dabei nur um die innersten Schicht des Zentralgewebes handelt. Später (Studies 9) wird diese Schicht als Leptom bezeichnet, was aus denselben Gründen abzulehnen ist. Dieser Ausdruck sollte nur bei Polytrichaceae angewandt werden.

Van der Wijk (1932) bezeichnet diesen Bereich als „primitiven Perizykel.“

Aus den Ausführungen ergibt sich folgendes Schema:

		äußere	
	Sklerodermis		
		innere	
(Hyalodermis)		Zentralgewebe	(Zentralstrang)
	Rinde (Cortex)		

Literatur

- Frey, W. 1981. Morphologie und Anatomie der Laubmoose. Pp. 379-478 in W. Schultze-Motel (ed.) *Advances in Bryology*. Vaduz.
- Goebel, L. 1915. *Organographie der Pflanzen* 2. Teil 1. Heft Bryophyten. Jena.
- Haberlandt, G. 1886. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. *Jahrb. Wiss. Bot.*
- Henseler, A., Frahm, J.-P. Untersuchungen zur Stämmchenanatomie dendroider Laubmoose. *Nova Hedwigia* 71: 519-538.
- Hofmeister, W. 1851. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farn, Equisetaceen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und die Samenbildung der Coniferen. Leipzig.
- Kawai, I. 1970-91. Systematic Studies on the Conducting Tissue of the Gametophyte in Musci 1-19. *The Science Reports of Kanazawa University* XV-XXXVI.
- Kawai, I. 1974-1981. Die systematische Forschung auf Grund der Zellteilungsweise für die Bryophyten I-IV. *The Science Reports of Kanazawa University* XIV, XXII, XXV, XXVI.
- Lorch, W. 1931. Anatomie der Laubmoose. *Handbuch der Pflanzenanatomie* II. Abteilung 1. Teil. Berlin.
- Lorentz, P.G. 1867. Studien zur vergleichenden Anatomie der Laubmoose. *Flora* 50: 241-248.
- Lorentz, P.G. 1868. Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. *Jahrbücher Wiss. Bot. (Berlin)* 6: 363-466.
- Lorentz, P.G. 1869. Studien zur Anatomie des Querschnittes der Laubmoose. *Flora* 52: 161-173 + Tafel II-VI.
- Ruhland, W. 1924. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 10. Band Musci, 1. Hälfte, Allgemeiner Teil. Berlin.
- Schimper, W.Ph. 1848. *Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses*. Strasburg.
- Schofield, W.B. 1985. *Introduction to Bryology*. New York.
- Schofield, W.B., Héban, C. 1984. The Morphology and Anatomy of the Moss Gametophore. Pp. 627-657 in R.M. Schuster (ed.) *New manual of Bryology*. Nichinan.
- Schubert, R., Wagner, G. 1988. *Botanisches Wörterbuch*. 9. Aufl. Stuttgart.
- Unger, F. 1861 Über den anatomischen Bau des Moosstammes. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien* XLIII:
- Wagenitz, G. 1996. *Wörterbuch der Botanik*. Jena.
- Wijk, R. van der 1932. Morphologie und Anatomie der Musci. Pp. 1-40 in F. Verdoor (Hrsg.) *Manual auf Bryology*. The Hague.

Online 22.5.2012

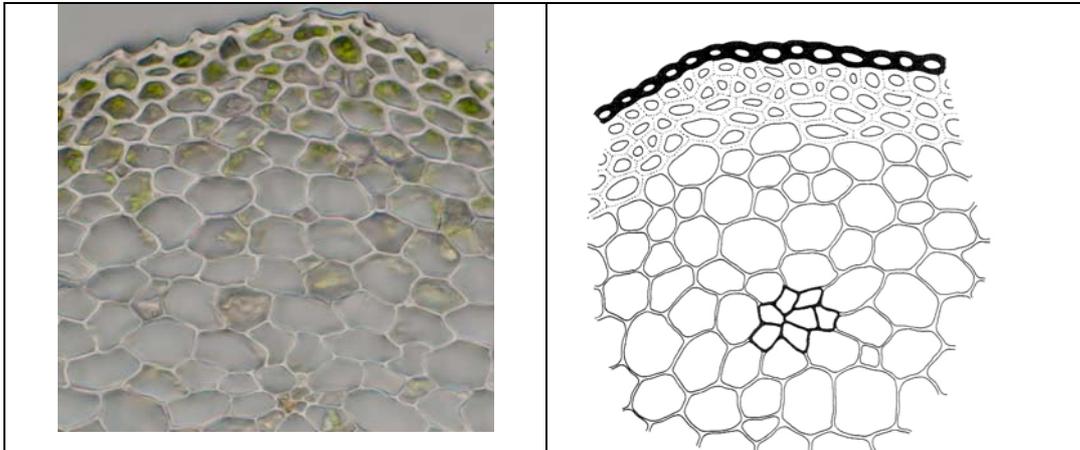


Abb. 1, 2: Ausschnitt aus dem Stämmchenquerschnitt von *Hypnum cupressiforme*. Links ungefärbter Querschnitt im Mikrofoto, rechts Zeichnung von Kawai. Die Gewebetypen werden stark akzentuiert. Kawai's Epidermis lässt sich im Original nicht finden, der äußere Cortex und der Zentralstrang sind überzeichnet.

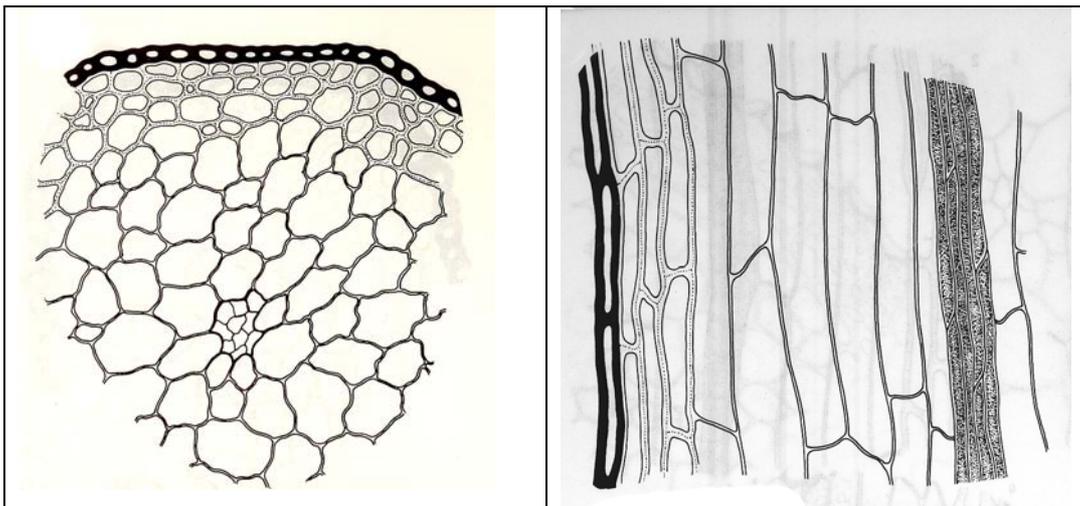


Abb. 3,4: Quer- und Längsschnitt durch das Stämmchen von *Leptodictyum riparium* (nach Kawai, Studies 8). Die äußerste, in schwarz als Epidermis gekennzeichnete Lage ist weder im Querschnitt noch im Längsschnitt von den anschließenden Rindenzellen unterschieden. Die Tatsache, dass diese Zellen längsgestreckt sind, disqualifiziert sie als Epidermiszellen.

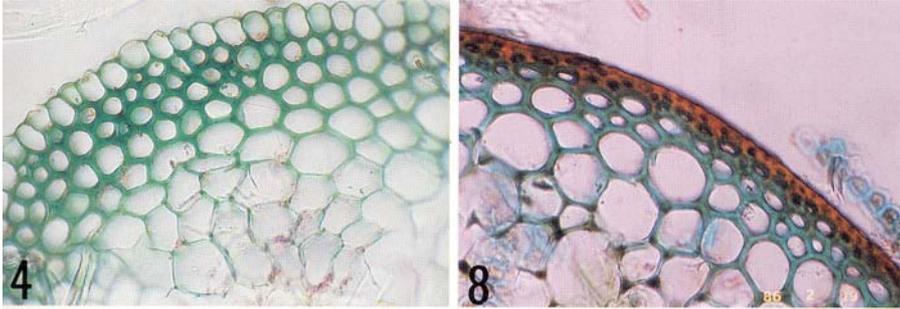


Abb. 5-6: Stämmchenquerschnitte von *Mnium* sp. (links) und *Rhizogonium* sp. (rechts) mit Methylgrünfärbung. Homologe Organe wie der Cortex geben bei verschiedenen Gattungen eine unterschiedliche Färbung.

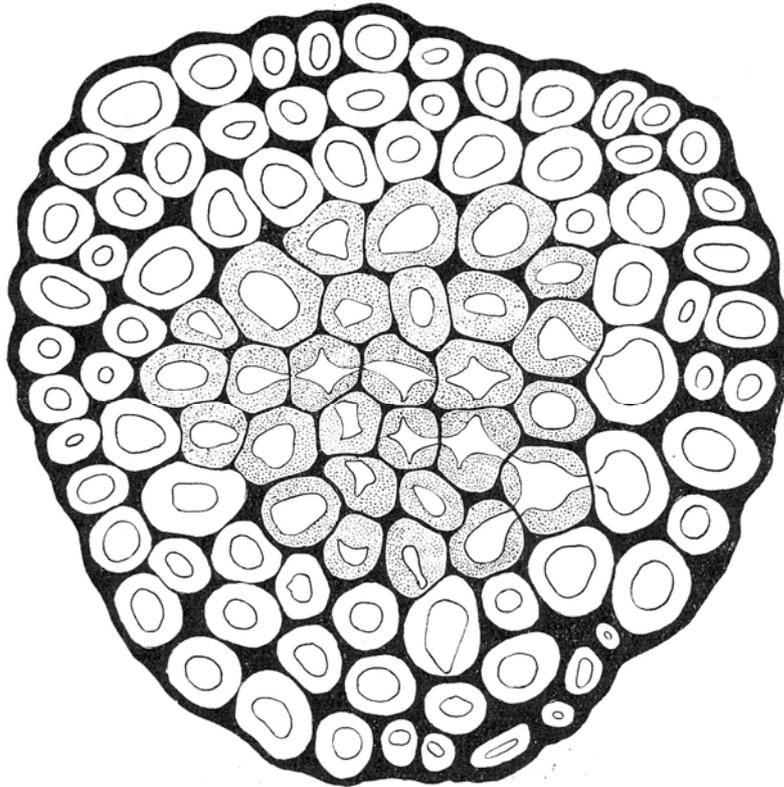


Abb. 7: Querschnitt durch das Stämmchen von *Andreaea petrophila* (aus Lorch 1931).

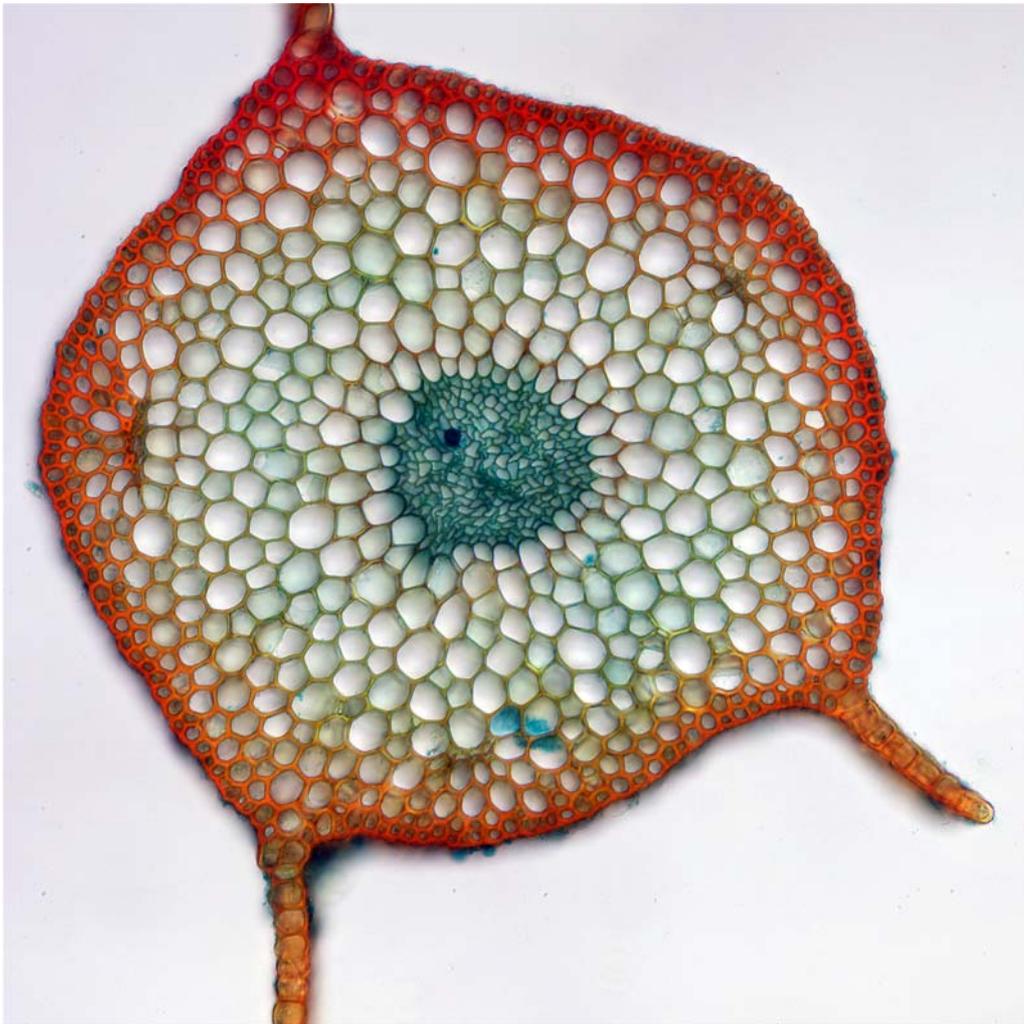


Abb. 8: Stämmchenquerschnitt von *Plagiomnium undulatum*, gefärbt mit W3A nach Wacker, einer Simultanfärbung mit den Farben Acridinrot, Acriflavin und Astrablau.. Die Wacker Färbung zeigt die Sklerodermis in rot, die Zellulosewände des Parenchym blau und den Zentralstrang in blau. Die Färbung zeigt, das es einen allmählichen Übergang von der Sklerodermis zum Parenchym gibt, anders als bei der Abgrenzung Parenchym – Zentralstrang.

Das Acridinrot gibt hier eine Färbung, wie sie bei Höheren Pflanzen bei Lignin auftritt, obgleich Moose kein Lignin besitzen. Sie dürfte hier auf Gerbsäuren reagieren. Astrablau färbt Zellulosewände in dem noch undifferenzierten Primordialgewebe und im Mark.. Außen eine rotbraune Sklerodermis, deren äußerste Schicht von vielen Autoren als Epidermis bezeichnet werden würde, aber offenbar aus denselben Zellwandchemismus hat wie die darunter liegenden Zellen. Bei 2, 6 und 9 Uhr Blattspurstränge einer 3/8 Blattstellung. Es schließt sich nach innen ein Grundgewebe an, von dem aus dem Querschnitt nicht hervorgeht, ob es ein echtes Parenchym mit isodiametrischen Zellen ist oder verlängerte Zellen hat (Leitparenchym). In der Mitte ein stark entwickelter Zentralstrang.

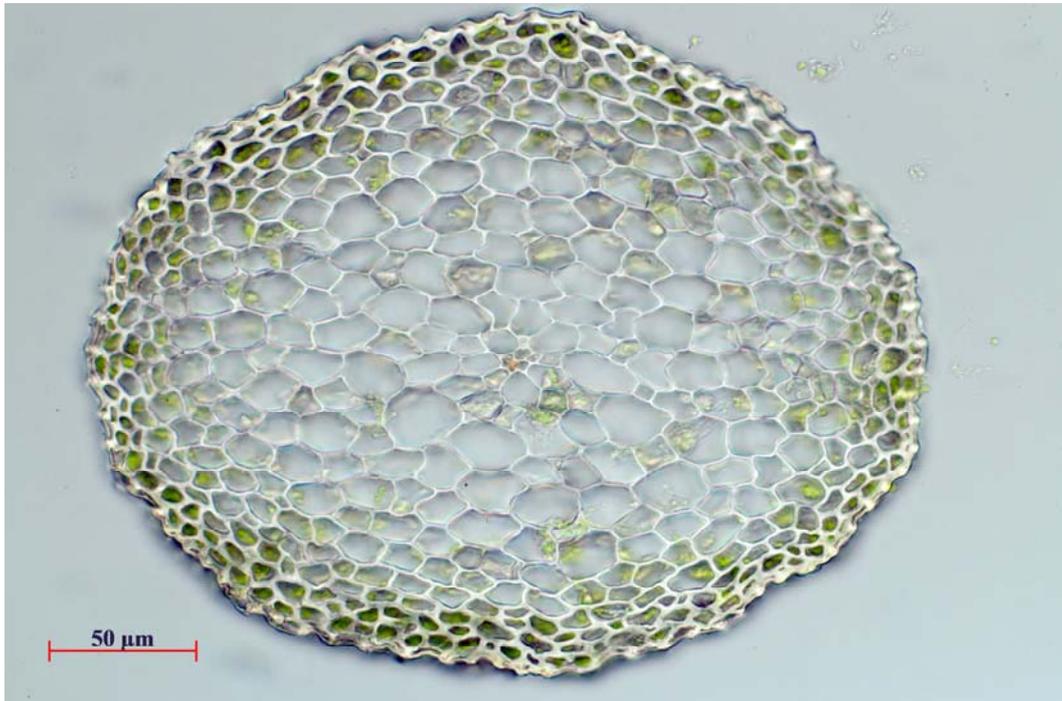


Abb. 9: Querschnitt durch das Stämmchen von *Hypnum cupressiforme*. Man erkennt außen eine mehrschichtige Lage kleinerer, aber mit Chloroplasten gefüllten Zellen. Diese entsprechen offenbar nicht der Sklerodermis in Abb. 1 oder 4, da sie weder stark verdickt noch tot sind. Auf ein solches Gewebe würde die Definition Rinde oder Cortex passen. Es schließt sich im Inneren ein Zentralgewebe an, von dem wir im Querschnitt nicht wissen, ob die Zellen isodiametrisch oder gestreckt sind, es sich also um Mark oder Leitgewebe handelt. Im Zentrum findet sich die Andeutung eines Zentralstranges.

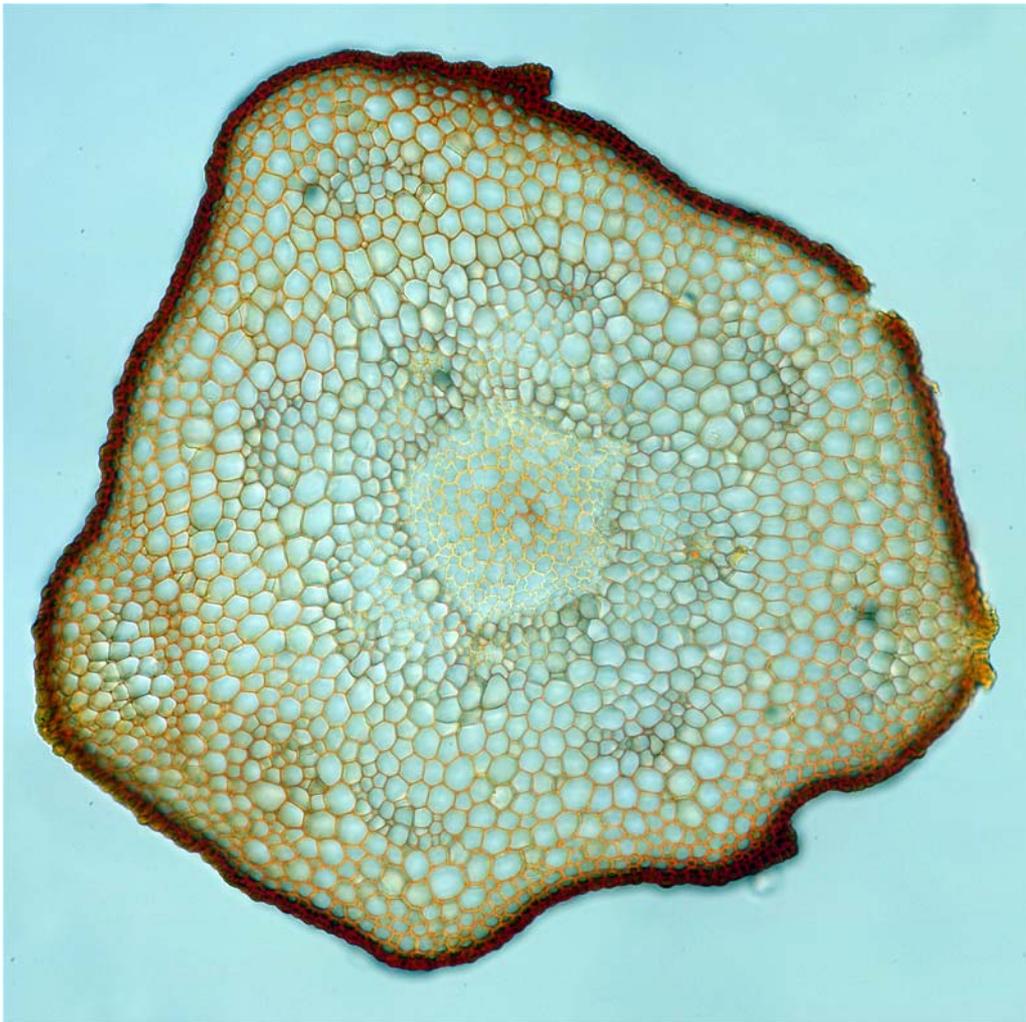


Abb. 10: Stämmchenquerschnitt von *Polytrichum formosum*. Hier ist ein einschichtiges äußeres Gewebeband differenziert, das viele Autoren als topologisch Epidermis bezeichnen würden, aber tatsächlich ein Sklerenchym darstellt. Es schließt sich ein Grundgewebe (Mark) an, das am Rande mit Gerbstoffen imprägniert ist, und in dem zahlreiche Blattspurstränge in regelmäßiger Anordnung ($3/8$) Blattspirale eingebettet sind. In der Mitte schließt sich das Leptom (mit dünnen – leptos = zart - hellen durchsichtigen Zellwänden, darin das Hadrom mit verdickten Hydroiden und schrägen Querwänden. Die Ausbildung eines Hadroms und Leptoms sind auf die Polytrichiden beschränkt.

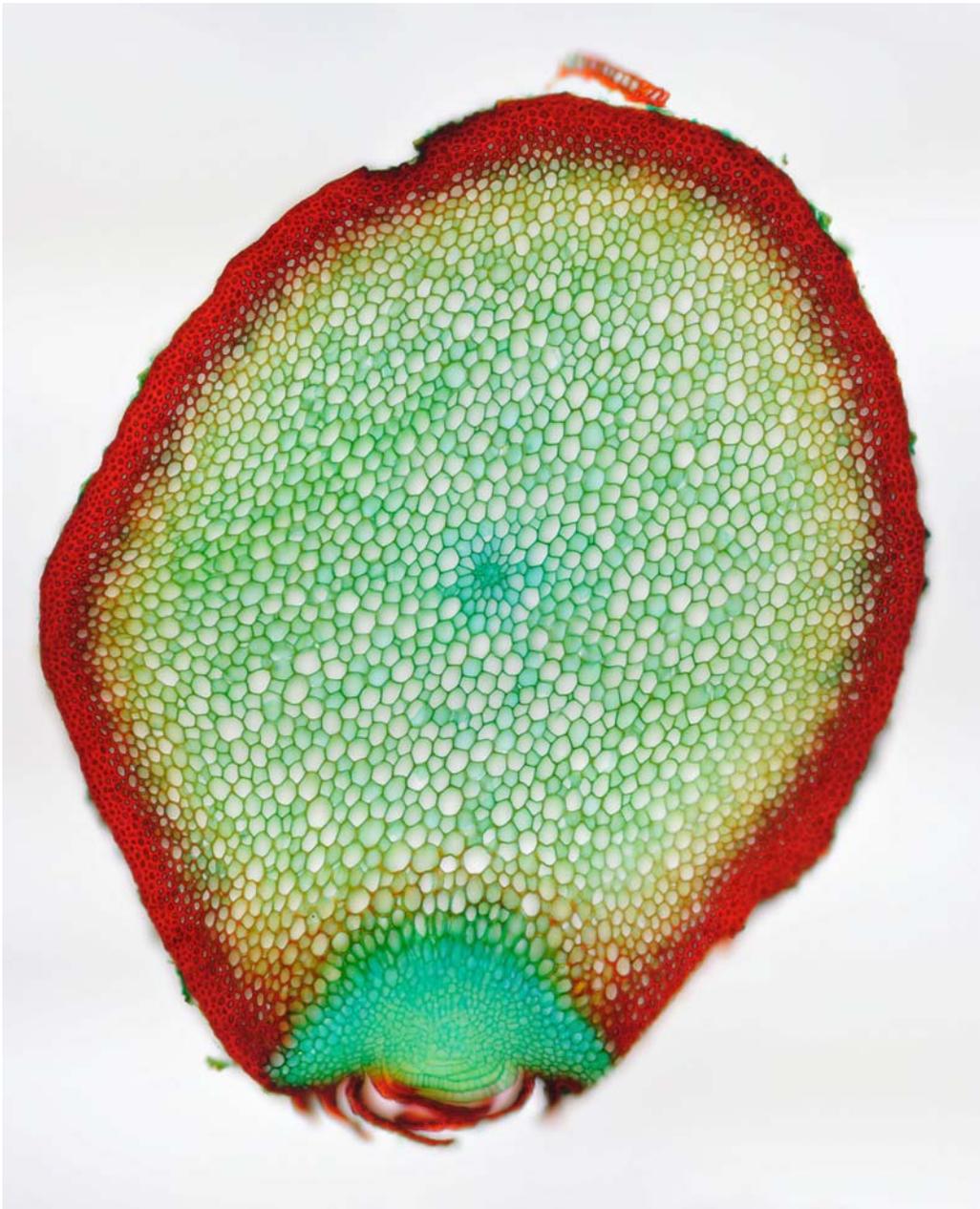


Abb. 11: Querschnitt durch das Stämmchen von *Thamnobryum alopecurum*, Wacker-Färbung. An der Peripherie liegt eine vielschichtige Sklerodermis. Der von manchen Autoren dafür benutzte Ausdruck Epidermis wäre aufgrund der Vielschichtigkeit und Kleinlumigkeit unzutreffend. Es schließt sich ein blau gefärbtes Grundgewebe an, in dessen Zentrum ein winziger Zentralstrang liegt. Die Sklerodermis bewirkt die Stabilität dieses „Bäumchenmooses“. Der kleine Zentralstrang zeigt an, dass innere Wasserleitung bei einem Moos solcher Wuchsform nicht bedeutsam ist. Am unteren Bildrand liegt das Primordium eines Seitenastes.

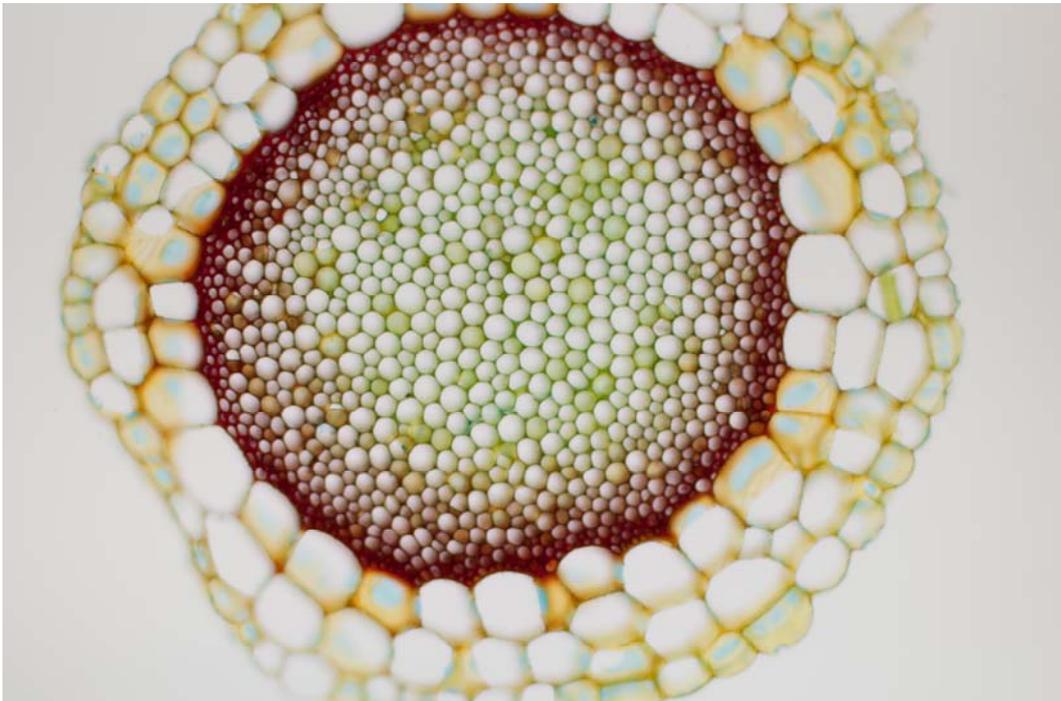


Abb. 12: Querschnitt durch das Stämmchen von *Sphagnum palustre*. Simultanfärbung mit Acridinrot, Acriflavin und Alcianblau. Außen liegt eine dreischichtige Hyalodermis. Es folgt eine Sklerodermis, die eine Farbreaktion mit den Gerbsäuren der Zellwände zeigt. Man kann eine äußere, sklerenchymatische Sklerodermis von einer inneren, parenchymatischen differenzieren. Im Inneren folgt ein parenchymatisches „Füllgewebe“ (Mark) mit Zellulosreaktion.



Abb. 13: Querschnitt durch das Stämmchen von *Thuidium tamariscinum*, ungefärbt. Die Oberfläche ist dicht mit Paraphyllien besetzt, die der äußersten Zellschicht entspringen. Man erkennt von außen nach innen eine äußere Rinde (durch Gerbsäureeinlagerung gelblich), eine innere Rinde (mit weißen Zellwänden), ein Zentralgewebe und sehr fragmentarisch einen reduzierten Zentralstrang.

Tab. 1: Vergleichende Übersicht der für Moosstämmchen gebrauchten Termini bei verschiedenen Autoren.

Ruhland (1924)	spongiöse Außenrinde		Stereiden	markartiges Parenchym	Zentralstrang
van der Wijk (1932)			Epidermis	Rinde Grundgewebe Leitparenchym	Zentralstrang
Kawai (Hydrom)		Epidermis	Cortex	Leptom	Hadrom
Kawai 1971		Epidermis	external cortex Cortical Layer	internal cortex Central Tissue	C Central Strand
Schofield & Hebant (1984)			Stereom	Conducting Parenchyma Storage Tissue	Conducting Tissue Hadrom
Schofield 1985		Epidermis	Cortex Cortical Cells	Central Layer	Central Strand
Frahm (2001)	Hyalodermis	Epidermis Sklerodermis Stereom	äußerer Cortex	Leitparenchym Innerer Cortex Hadrom	Zentralstrang
Buck & Goffinet 2000		Epidermis		Parenchym	Central Strand
Vanderpoorten & Goffinet 2009		Epidermis		Cortex	Central Strand
hier:	Hyalodermis	äußere Sklerodermis wahlweise Rinde	innere Sklerodermis	Zentralgewebe	Zentralstrang