

Moose unter dem Mikroskop

von

Rolf-Dieter Müller (Fotos)

Jan-Peter Frahm (Text)

Archive of Bryology Special Volume 13
2013

ISSN 0945-3466



Johannes Hedwig (1730-1799), Pionier in der Mikroskopie der Moose. Er benutzte eines der ersten zusammengesetzten Mikroskope und entdeckte damit die Spermatozoiden von Moosen die er für Pollen hielt, wohingegen Linné die Sporen der Moose als Pollen bezeichnete.

Inhalt:

Einleitung	4
Präparation	5
Schneiden	5
Färben	7
Einbetten	8
Die Geschichte der histologischen Untersuchung von Moosen	9
Der Bau der Laubmoospflanze	10
Objekte	
Sphagnum palustre	12
Polytrichum formosum	16
Plagiomnium undulatum	21
Hypnum cupressiforme	26
Thamnobryum alopecurum	29
Climacium dendroides	32
Thuidium tamariscinum	35
Kontrastiermethoden	37
Das Sammeln und Bestimmen von Moosen	39
Literatur	40

Einleitung

Moose sind bei Mikroskopikern relativ wenig beachtete Objekte. Grund ist, dass sie wenig versprechend zu sein scheinen: es sind ja „Niedere Pflanzen“, die angeblich wenig anatomische Differenzierung erkennen lassen. Moose werden zumeist nur als einfache Präparate für Anfänger in der Mikroskopie empfohlen. So dienen Blätter der Laubmoose *Mnium hornum* oder *Plagiomnium undulatum* als Beispiele für eine isodiametrische Pflanzenzelle und der Beobachtung von Chloroplasten (Strasburger & Koernicke 1949, Wanner 2004). Obgleich diese Zellen wenig repräsentativ sind (sie haben keine Vakuole), lässt sich so ein Moosblättchen einfach präparieren und wegen seiner Einschichtigkeit im Durchlicht betrachten. Dazu gehört auch, dass Moose im Gegensatz zu Gefäßpflanzen (Farnen, Blütenpflanzen) kein Lignin besitzen und nur aus Zellulose bestehen, sodass auch ihre Anfärbbarkeit beschränkt ist. Deshalb werden Moose auch in der mikroskopischen Fachliteratur wenig oder gar nicht behandelt. Dass dem nicht so ist, hat der Erstautor bewiesen und an Moosen Färbungen mit faszinierenden Ergebnissen erreicht und mit Fotos höchster Qualität dokumentiert. Der Zweitautor hat diese Resultate kommentiert und interpretiert. Moose sind leicht zu beschaffende Objekte, als immergrüne Pflanzen gerade im Winter. Sie wachsen praktisch überall, auf Gartenmauern, Bäumen und im Wald und sind einfach zu beschaffen. Sie lassen sich leicht am Fensterbrett kultivieren oder auch an Herbarmaterial studieren. Deswegen ist

die Auswahl der Arten hier auf einfach zu beschaffende „triviale“ Arten beschränkt. Dieser Beitrag gibt Antworten auf die Fragen „wie schneidet und färbt man Moose?“ und „was kann man an den Präparaten erkennen?“ Man möchte sich ja nicht nur an schönen Schnitten, interessanten Färbungen oder Zellstrukturen erfreuen, sondern auch wissen, was man da vor sich hat und das interpretieren können. Dazu werden Beispiele von mikroskopischen Präparaten von Moosen gegeben. Sie geben einen Einblick in die Struktur und den Bau einer Pflanzengruppe, die – wie Fossilien belegen – ihre Struktur über 350 Millionen Jahre erhalten haben und auch heute noch einen Einblick in den Bau der ersten Landpflanzen geben. Die Fotos und Texte lassen dies nachvollziehen und bieten vielleicht auch Anreiz, sich einmal selbst mit Moosen zu beschäftigen. Daher ist dieser Beitrag auf auf histologische Präparate beschränkt und schließt cytologische (Kernfärbungen, Chromosomenzählungen) aus.

Aufgrund des großen Formenreichtums bei Moosen ist hier zunächst eine Beschränkung auf Laubmoose vorgenommen worden. Ziel ist es auch nicht, hier ein kleines Moospraktikum zu erstellen, wie es im „Schömmmer“ (1949) schon enthalten ist, das einen kompletten Einblick in alle vegetativen und generativen Organe gibt. Daher sind hier nur die vegetativen Teile von Laubmoosen, Blätter und Stämmchen, behandelt..

Präparation

Zum Mikroskopieren pickt man sich mit einer spitzen Pinzette ein Moospfänzchen heraus und legt es in ein Schälchen Wasser (Blockschälchen, sehr praktisch sind die weißen Porzellanplatten mit Vertiefungen). Ist das Moos stark verdreckt (was besonders bei Wassermoosen, Moosen aus Überschwemmungsbereichen, von Kalkquellen u.a. der Fall sein kann), so kann man die Moospflanze 1-2 Minuten in ein Ultraschallbad (mit einem Tropfen Spüli) halten, da sonst der ganze Dreck auf und zwischen den Blättern mit ins mikroskopische Präparat kommt. Viele trockene Moose erreichen sehr schnell wieder ihre ursprüngliche Gestalt, bei anderen dauert es länger, dann hilft auch hier ein Tropfen Spüli im Einweichwasser. Man kann auch gleich die Moospflanze in eine Lösung von Wasser mit je einem kleinen Schuss Kalilauge und Spüli legen, dann weicht sie besonders leicht auf und bekommt schon mal eine tolle Kontrastfärbung.

Beblätterte Lebermoose mikroskopiert man als Ganzes, von Laubmoosen präpariert man einzelne Blätter ab. Dazu packt man die Pflanze mit einer spitzen Pinzette und zupft mit einer zweiten Pinzette einzelne Blätter ab, die man auf ein Tropfen Wasser auf dem Objektträger überführt. Man kann auch die Pflanze durch eine halb geöffnete Pinzette ziehen und damit die Blätter vom Stämmchen abschaben.

Will man Querschnitte von Blättern oder Stämmchen herstellen, hat man folgende Optionen:

I. Schneiden

Die klassischen Methoden der Freihandschnitte wie Styropor-/Holundermark-/Möhrenschnitte kommen hier an die Grenzen, die die zu schneidenden Strukturen sehr klein sind.

Kann man mit einem Blatt oder Stängel einer Höheren Pflanze noch gute, bei einiger Übung auch sehr gute Ergebnisse erreichen, gerät das Schneiden von Moosblättern und Moosstämmchen auf diese Weise zur Herausforderung. Schneidet man aus diesem Grund ganze beblätterte Pflanzen, so führt dies nur bei Stämmchenquerschnitten zu brauchbaren Ergebnissen. Da die Blätter von Moosen aufrecht abstehen, bekommt man auf diese Weise meist unbrauchbare Schrägschnitte. Eine geringe Verbesserung bringen Holundermarkschnitte im Hand- oder Kastenmikrotom.

Alternativ kann man mit einer Rasierklinge auf einer festen Unterlage unter der Stereolupe schneiden, wobei man auch die genaue Kontrolle hat, in welchem Teil des Blättchens oder Stämmchens schneidet. Man legt dazu sein Moosblättchen oder -stämmchen auf einen Objektträger, fixiert es mit dem Fingernagel des Zeigefingers (oder einem Stück Glas von einem Objektträger), schneidet den Überstand ab, drückt dann etwas mit Fingernagel oder Glas auf das Objekt und schneidet dann wieder.

Besser gelingen Schnitte eingebetteter Objekte.

Die klassische Paraffineinbettung wird von Gerlach (1969) empfohlen, hat jedoch den Nachteil der langen Vorbereitungszeit. Will man schnellere Ergebnisse, kann man mit einem Gefriermikrotom in Eis einfrieren, was auch eine vorherige Entwässerung des Pflanzenmaterials überflüssig macht. Dieses setzt Kohlensäureflaschen zur Kühlung oder eine lange Vorkühlzeit bei einem Gerät mit Tisch- und Messerkühlung voraus, sieht man mal von den Anschaffungskosten ab. Zudem werden zarte Gewebepartien durch das Einfrieren geschädigt. Daher hat man sich schon seit langem nach Alternativen umgesehen.

Eine Art Simpel-Einbettung bekommt man, wenn man das trockene Objekt auf dem Objektträger in einen Tropfen Kerzenwachs fixiert und dann schneidet. Ralf Wagner hat davon ausgehend folgende verbesserte Methode vorgeschlagen: „Von Moos- und Flechtenmaterial kann man mit etwas Übung ausreichend dünne Handschnitte anfertigen und muss somit kein teures Mikrotom anschaffen. Benötigt wird lediglich eine (halbierte) Rasierklinge, ein Stereomikroskop und als Einbettmedium PEG 1500 (Polyethylenglykol, Handelsname Histowachs, welches Paraffin-artig ist, aber wasserlöslich. Es wird mit unterschiedlichen Schmelzpunkten zwischen 44° und 58° von der Fa. Chroma (jetzt Waldeck) vertrieben, hat aber den Vorteil, dass man die Schnitte zum Schluss in Wasser auswaschen kann.)

Man beginnt mit dem getrockneten Material. Vor dem Schneiden legt man das trockene Material für 24 h in eine 20 % wässrige Lösung von PEG 1500. Dann legt man das nasse, mit PEG-Lösung durchtränkte Blatt oder einen Teil davon auf einen Objektträger und lässt das Wasser verdunsten (ca. 24 h). Anschließend ist das Objekt mit PEG imprägniert (eingebettet) und gleichzeitig auf dem Objektträger leicht festgeklebt.

Bei Moosen, insbesondere bei Torfmoosen, wird man vor der mikroskopischen Untersuchung einfärben wollen und dann untersucht man das Material direkt in Wasser.

Eine einfachere Methode hat Felix Schumm (1990) für Flechten entwickelt. Sinngemäß lässt sich diese Methode auch für Moose benutzen. Eine Messerspitze Histowachs wird auf einen Objektträger gegeben und mit einem Feuerzeug zum Schmelzen gebracht. In das noch flüssige Histowachs drückt man ein ca. 4 mm langes trockenes (!) Stämmchen oder Ästchen und wartet, bis das Wachs erkaltet ist. (Um

das Abkühlen zu beschleunigen, kann man den Objektträger auf den Objektstisch des Mikroskops legen, wodurch die Wärme rasch abgeleitet wird). Dann schneidet man mit einer ggf. halbierten Rasierklinge, am besten unter dem Binokular, dünnste Scheibchen unter Zuhilfenahme des Fingernagels als Abstandhalter für die Klinge ab. Die Schnitte werden mit dem Skalpell oder ähnlichem direkt auf einen anderen Objektträger in einen Tropfen Wasser übertragen. Das Histowachs löst sich in Wasser auf, und man kann die Schnitte nach Auflegen eines Deckgläschens sofort untersuchen.

Wenn man auf die Schnitte erst ein Deckglas legt und dann Wasser darunterzieht, vermeidet man, dass etwas dickere Schnitte umkippen.

Der eigentliche Trick bei dieser Methode und der Unterschied zu den klassischen Rezepten ist, dass das Pflanzenmaterial trocken ist. Nur dann kann man sofort schneiden. Feuchtes Material müsste man 24h austrocknen lassen. Mike Guwak hat im Mikroskopieforum sehr schön die Schnitttechnik beschrieben:

„Dann beginnt das Schneiden unter dem Stereomikroskop. Den linken Zeigefinger legt man dazu auf das Objekt und schneidet dann mit der Rasierklinge entlang der Fingerkuppe einmal großzügig einen Streifen ab. Dann hat man eine gerade Schnittkante und von dort aus beginnt man. Wenn man jetzt den linken Zeigefinger ein wenig zurücknimmt oder die Rasierklinge etwas fester an die Fingerkuppe drückt, erhält man einen ersten Schnitt. Etwas Übung braucht man schon und mit der Zeit entwickelt sich ein motorisches Feingefühl, das zu hinreichend dünnen Schnitten führt.“

Nach dem Schneiden entfernt man die gröberen Histowachs-Partikel mit einer Pinzette und tropft Wasser auf die Schnitte. Das restliche Histowachs löst sich dann.

II. Färben

Man färbt entweder Objekte, die eine zu geringe Eigenfärbung haben, Moosblätter, die man einbetten will, um ein Ausbleichen zu verhindern (Totalfärbung), oder um bestimmte Gewebestrukturen sichtbar zu machen (Differentialfärbung).

Totalfärbung

Diese wird besonders bei Torfmoosen angewandt, da die Torfmoosblättchen, besonders aber die Schnitte, sonst nicht kontrastieren. Speziell sind die bestimmungswichtigen Löcher (Poren) in den Zellwänden in ihrer Anordnung, Größe und Art sonst kaum sichtbar. Das kann mit optischen Methoden (Interferenzkontrast) geschehen, als auch einfacher durch Anfärbung. Geeignet sind alle Totalfärbungen, egal mit welcher Farbe.

Man kann daher Methylenblau verwenden (was zumeist empfohlen wird), aber auch Brillantkresylblau (BKB), Methylviolett, Eosin, Kernechtgrün u.a. *Wichtiger als die Art des Färbemittels ist seine Konzentration, um Über- oder Unterfärbung zu vermeiden.*

Die Farblösungen saugt man am besten unter das Deckglas, weil die dünnen Schnitte zu zart zum Umbetten sind.

Eine preiswerte Alternative ist die Selbstherstellung von Totalfärbemitteln. Dazu nimmt man alte, ausgebrauchte (leere) Kugelschreiberminen, zerstückelt die in 2 cm lange Stücke, legt die in eine Petrischale und füllt die mit Ethanol oder Spiritus. Die restliche Minenfüllung löst sich dann und ergibt eine Farblösung, die abgegossen werden kann.

Noch einfacher ist die Verwendung eines Kopierstiftes. Man tunkt dazu die Minenspitze in den Wassertropfen mit den Schnitten, wobei sich der Minenfarbstoff löst und die Schnitte anfärbt. *Kopierstifte sind auch heute noch im Internet zu beziehen.*

Differentialfärbungen

Eine 2%ige KOH Lösung reagiert mit Zellwandbestandteilen und führt zu einer kontrastreichen gelblichen, bräunlichen oder rötlichen Anfärbung. In vielen Fällen werden die einzelnen Gewebetypen (Blattgrundzellen, Blattflügelzellen, Rippe) differenziert und in gewissen Verwandtschaftskreisen (z.B. Pottiaceen) erlauben unterschiedliche Färbungen die Bestimmung von Gattungen und Arten ähnlich wie bei Flechtenreagentien.

Man legt dazu eine Moospflanze oder einen Teil davon in ein Blockschälchen mit KOH, präpariert darin mit der Pinzette Blätter ab und überführt diese in einem Tropfen Wasser auf dem Objektträger. Ein Zusatz von einem Tropfen Spülmittel erleichtert das Aufweichen trockener Moospflanzen. Solche Mischung (KOH, Wasser, Spülmittel) kann man in einer Spritzflasche vorrätig halten.

Simultanfärbungen

Färbungen wie Wacker simultan I erlauben mehrere Färbungen in einem Arbeitsgang. Die Farblösung ist ein Gemisch mit den Farben Acridinrot, Acriflavin und Astrablau, Rezeptur mit Färbeanleitung kann als PDF von der Webseite des Mikroskopischen Kollegiums Bonn heruntergeladen werden: [Im Rahmen dieser Arbeit wurden Moose wohl erstmalig mit Wacker gefärbt - mit erstaunlichen Ergebnissen.](#)

Da ich aber den Schnitt nur als Wasserpräparat angelegt habe, muss die Färbung noch differenziert werden. Das heißt ein Überschuss von alkohollöslicher Farbe wie das Acridinrot und Acriflavin wird ausgewaschen. Dieses geschieht in 70% Ethanol bis keine Farbe mehr abgeht (Lupenkontrolle!) und geht mit 15 bis 45 Sekunden recht schnell. Mit der Rückführung in Wasser wird der Differenzierungsvorgang beendet.

III. Einbetten

Routinemäßig untersucht man Moose in Wasser, weswegen ein wasserlösliches Einschlussmittel die schnellsten Ergebnisse bringt. Es vermeidet zudem langwieriges Entwässern. Als solche sind **Kaiser's Glyzeringelatine** und Gelatinol (früher von Chroma) erhältlich. Glyzeringelatine ist fest. Ein kleines Stück muß vorher durch vorsichtiges Erhitzen über einer Flamme (Spiritusbrenner, Feuerzeug oder aber durch Auflegen auf eine Glühbirne) verflüssigt werden und die Objekte dann mit einer Pinzette in den Tropfen überführt werden. Beim Abkühlen wird die Glyceringelatine wieder fest. Manche Blätter mit großen Zellen schrumpfen dabei, was vermieden werden kann, wenn man die Blätter zuvor einige Zeit in Glycerinwasser (1:1) einlegt, das man über Nacht offen stehen ließ, damit das Wasser verdunsten konnte. Deswegen war dies nicht gerade eine Schnellmethode. Glyceringelatine war zudem ein guter Nährboden für Pilze, weswegen die Deckgläser dann noch mit Deckglaslack versiegelt werden mussten. Einfacher ist die Verwendung flüssiger Einschlussmittel. **Gelatinol** ist flüssig, härtet dafür aber nur langsam. Die Präparate werden dann besser liegend in Präparatemappen aufbewahrt. Zur Haltbarmachung auf Dauer müssen die Präparate luftdicht gemacht werden, indem die Ränder des Deckglases mit einem Deckglaslack, Nagellack oder Einschlussmittel (Caedax, Kanadabalsam o.ä.) verschlossen werden. In Nordamerika wird **Hoyer's Solution** als Einbettungsmedium benutzt, welches selbst angesetzt werden kann (30 g Gummi arabicum, 200 g Chloralhydrat, 20ml Glycerin auf 50 ml Wasser). Die Zugabe von Chloralhydrat diente ursprünglich der Aufhellung von chitinösen Strukturen von Insekten, war für Moose überflüssig und

sogar schädlich, weil es zarte Strukturen zum Schrumpfen brachte, sodaß ein modifizierter Ansatz mit 20 g Gummi arabicum, 5 g Chloralhydrat, 10 ml Glycerin auf 60 ml destilliertes Wasser empfohlen wird. Die Lösung ist sirupartig. Das Chloralhydrat führt zudem zu einer Aufhellung der Strukturen, die manchmal ganz nützlich sein kann, bei zarten Strukturen jedoch zum starken Ausbleichen führt. Ein einfaches Einschlußmittel kann man sich auch aus einem Gemisch von Wasser, Glycerin und Gummi arabicum (1:1:1) selbst herstellen. Das Gummi arabicum aus „Gummierstiften“ (Plastikflaschen mit einer Gummilippe für Aufkleber auf Paketen) ist schon mit einem Fungizid versetzt, so dass die Präparate gegen späteren Pilzbefall geschützt sind und keinen Deckglasrand benötigen. Das beste wasserlösliche Einschlußmittel war Polyvinylactophenol. Es kann (wie das Mittel aus Gummi arabicum) aus einer kleinen Plastikspritze als Streifen entlang einer Seite des Deckglases aufgetragen werden. Durch Verdunstung des Wassers im Präparat nach den drei übrigen Seiten wird das Einschlußmittel unter das Deckglas gesogen und ersetzt das Wasser. Auf diese Weise brauchen zarte Objekte wie z.B. Blattquerschnitte nicht auf einen neuen Objektträger überführt werden. Das Anfertigen eines Dauerpräparates beschränkt sich somit auf das Aufbringen eines Streifens Einschlußmedium auf den Objektträger. Polyvinylactophenol galt als krebserregend, war deswegen in den USA schon lange verboten und ist jetzt wohl auch in Deutschland aus dem Handel genommen. Als Ersatz gibt es mehrere Produkte wie Phytohistol, Aquatex (Merck) oder Hydromatix. Aquatex bleicht die Präparate stark aus, vielleicht ist da auch Chloralhydrat drin, Hydromatix ist sehr teuer und für Moose wegen seiner Dickflüssigkeit wenig geeignet,

Die Geschichte der anatomischen Untersuchung von Moosen

Die Erforschung der Anatomie der Moose setzt 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 existierten damals noch nicht, 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 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. Goebel (1915) gab keine histologische Darstellung sondern stellte die Moosanatomie unter ökologischen Gesichtspunkten dar (z.B. Einrichtungen zur Wasserspeicherung pp.) Später gab Ruiland (1924) eine zusammenfassende Darstellung der

Laubmoose. Zuletzt gab Lorch (1931) einen nochmals durch eigene Untersuchungen stark erweiterten Abriss der Laubmoosanatomie. Seitdem ist die klassische Histologie der Moose nur noch von Kawai (1970-91) weitergeführt worden, der eine Vielzahl von Arten systematisch untersuchte, deren Stämmchenbau klassifizierte und daraus phylogenetische Rückschlüsse zog. Alle neueren Lehrbücher beziehen sich auf die alten Autoren und geben immer kürzer werdende und generalisierende Darstellungen der Verhältnisse.

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 Falle der Moosanatomie hat man sich 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 „zweifellos“ etc. bekräftigte. Auch die zusammenfassenden Darstellung von Lorch (1931) geht nicht über die Darstellung von Einzelfällen hinaus und lassen jede Systematisierung, Klassifizierung oder etwa evolutorische Aspekte vermissen, die erst Kawai (1970-91) nachlieferte. Bis heute fehlt eine einheitliche Terminologie und bis heute bleiben vielerlei spezielle Details in der Anatomie der Moose unerklärt. Systematische Untersuchungen an Vertretern von bestimmten Verwandtschaftskreisen fehlen oder morphologischen Typen wie z.B. der

Bäumchenmoose (Henseler & Frahm 2000) bleiben die Ausnahme. Zurückgeblieben ist ein Wust von unterschiedlichen Termini. So wird ein 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. Zur Klärung dieser Begriffe ist während der Vorbereitung dieser Arbeit eine eigene Publikation (Frahm 2012) entstanden.

Der Bau der Moospflanze

Gefäßpflanzen bestehen aus Wurzel, Stamm und Blättern. Diese Begriffe sind eigentlich nicht auf Moose übertragbar, denn deren Organe sind nicht funktionsgleich. (Die Mooswurzeln dienen nicht der Wasseraufnahme, die bei Moosen über die gesamte Oberfläche erfolgt, der Stamm der Moose dient nicht der Wasserleitung und das Moosblatt nicht der Transpirationsregelung). Sie sind auch nicht baugleich, weil die eigentliche Moospflanze haploid ist und z.B. dem Prothallium der Farne entspricht und nicht der Farnpflanze. Aus dem Grund hat man die Begriffe Rhizoide, Cauloide und Phylloide für Moose geprägt, die sich mit Ausnahme der Rhizoide nicht durchgesetzt haben. Im Englischen spricht man von stem und leaf, im Deutschen wird zwar von Stämmchen gesprochen, nicht aber von Blättchen sondern von Blättern. Halbwegs korrekt wäre von Moosstämmchen und Moosblättern zu sprechen. Die Ausdrücke Blättchen und Stämmchen bei Moosen sind also keine Verniedlichungsformen, sondern bewusst gewählte unterschiedliche Termini.

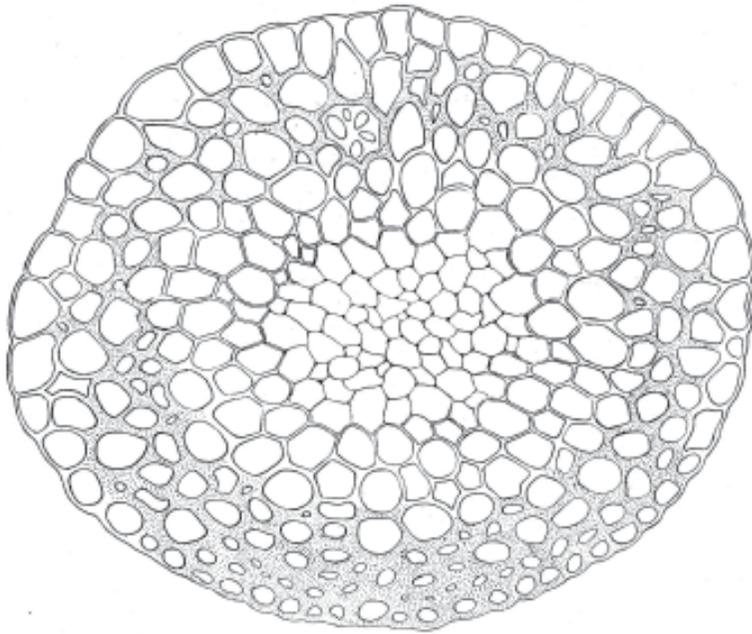
Stämmchen

Im einfachsten Fall besteht der Stämmchenquerschnitt nur aus parenchymatischem Grundgewebe, so bei Torfmoosen.

Die meisten Moose besitzen zur Festigung eine ringförmige, mehr oder weniger dicke Schicht verdickter sklerenchymatischer Zellen. Sie wird als (äußerer) Cortex, Rinde, **Sklerodermis** oder Stereom bezeichnet. Es ist durch Gerbsäuren bräunlich gefärbt. Das Innere besteht aus **Zentralgewebe**, welches auch fälschlicherweise als Parenchym (da es verlängerte Zellen mit schrägen Wänden hat), Leitparenchym innerer Cortex oder Central Layer bezeichnet wird. Die äußere Schicht des Cortex ist oft morphologisch differenziert und wird dann als Epidermis bezeichnet. Der Begriff sollte dem primären Abschlussgewebe der Höheren Pflanzen mit Kutikula und Spaltöffnungen vorbehalten bleiben. Sie zeigt zudem dieselbe Färbereaktion der Zellwände wie die Sklerodermis und besteht aus genauso verlängerten Zellen.

Außen kann sich eine ein- bis mehrzellreihige dünnwandige Schicht anschließen, die als **Hyalodermis** bezeichnet wird.

Im Inneren des Stämmchens kann sich ein **Zentralstrang** aus engen, langegestreckten Zellen befinden. Manche Arten mit Zentralstrang besitzen im Zentralgewebe kleine Gruppen verengter Zellen, die **Blattspurstränge**. Sie stellen die Fortsetzungen der Blattrippen im Stämmchen dar, enden aber blind. Davon abweichend sind die Verhältnisse bei den Frauenhaarmoose, von denen die höchst entwickelten Formen im Inneren eine Art Wasser leitendes Gewebe (das **Hadrom** mit Hydroiden) und da herum ein Assilimale leitendes Gewebe (das **Leptom** mit Leptoiden) besitzen.



Stämmchenquerschnitt von *Hypopterygium ceylanicum* (aus Lorch 1931).

Moosblättchen

Die Moosblätter (wegen der fehlenden Homologie zu den Höheren Pflanzen auch als Phylloide bezeichnet) besitzen eine meist nur einschichtige Lamina, die der Wasseraufnahme und dem Gasaustausch dient. Im Gegensatz zu Höheren Pflanzen fehlen Spaltöffnungen und eine Kutikula, gelegentlich gibt es wachsartige Überzüge, die aber die Wasseraufnahme nicht verhindern. Selten ist die Lamina (z.Tl. nur partiell) zweischichtig und nur bei somatischen Mutanten auch mehrschichtig. (Solche Mutation gibt den Hinweis, dass Moose die potentielle Fähigkeit zur Ausbildung mehrschichtiger Blätter haben vielleicht ererbt von ihren Vorfahren). Laubmoose können auch eine Rippe haben. Trotz der Einfachheit im Bau gibt es speziell eine große Vielfalt von Blattformen (von rund bis extrem schmallanzettlich), Zellformen (pros- oder parenchymatisch), Blattranddifferenzierungen (Säume, Zähne), Differenzierungen des Blatt-

grundes (Blattflügel), Blattoberflächen (glatt, mamillös, papillös) und Blattspitzen (stumpf bis haarförmig) sowie der Rippenanatomie, sodass diese Ausprägungen die wesentlichen Bestimmungsmerkmale bilden. Das erklärt, warum man Moose zum Bestimmen mikroskopieren muss.

Zur Bestimmung von Torfmoosen sind Blattquerschnitte notwendig, um die Lage und Form der Chlorocyten erkennen zu können. Bei gewissen Laubmoosen sind auch Rippenquerschnitte erforderlich. Rippen gelten als phylogenetisch ursprünglich, da alle fossilen Vertretern welche aufweisen und die „modernen“ Moose sie zurückgebildet haben. Es sind eigentlich Leitbündel vergleichbar mit Blattadern Höherer Pflanzen, die Festigungs- und mit Blattadern Höherer Pflanzen, die Festigungs- und Leitungsfunktion haben.

Sphagnum palustre – Sumpf Torfmoos

Torfmoose sind eine völlig isolierte Gruppe von Laubmoosen. Sie bestehen aus ungefähr 300 Arten weltweit in nur einer Gattung, haben keinerlei Verwandte, und auch über ihre Abkunft im Stammbaum der Moose hat man wenn überhaupt nur Vermutungen. Morphologisch sind sie von Interesse, als sie an der Spitze laufend wachsen (bis 1 cm pro Jahr) und am Grunde absterben. Damit erklärt sich auch das Wachstum von Hochmooren. Anatomisch sind sie dadurch ausgewiesen, dass ihre Blätter aus großen, toten und leeren Zellen (Hyalocyten) und kleinen chlorophyllhaltigen Zellen (Chlorocyten) zusammengesetzt sind. Größe, Form und Lage der Chlorocyten sind für die Bestimmung der Torfmoose wichtig, sodass Blattquerschnitte gemacht werden müssen. Zur Bestimmung von Torfmoosen in Deutschland kann das Buch von Hölzer (2010) empfohlen werden.

Dadurch dass die Torfmoose sehr bleiche Zellwände haben (sie werden auch als Bleichmoose bezeichnet), kontrastieren sie im mikroskopischen Präparat nur wenig. Daher wurden sie schon frühzeitig angefärbt. Ohne solche Färbung setzen sich z.B. bestimmungswichtige Poren (Löcher) in den Zellwänden kaum vom Hintergrund ab. Zum Färben nahm man Kopierstift, Methylenblau oder andere Totalfärbemittel (vgl. Kapitel Reagentien).

Torfmoose haben eine große ökologische Bedeutung als Moorbildner. Auf diese Weise sind sie weltweit der größte Phytomasseproduzent: die Menge der in Mooren vorhandenen Torfmoose speziell im Norden Kanadas, Skandinavien und Russlands übersteigt die Phytomasse der tropischen Regenwälder. Damit sind sie einer der größten Kohlendioxidspeicher auf dem Land. Aufgrund der Zerstörung der



Moore in der Vergangenheit durch Kultivierung und Torfabbau sind Moore selten geworden und Torfmoose unter Schutz gestellt worden. Deswegen sind sie durch die Bundesartenschutzverordnung geschützt. Die Entnahme von Torfmoosen also auch außerhalb von Naturschutzgebieten ist daher verboten, was sich in erster Linie gegen Gärtnerbetriebe wendet, die früher Torfmoose in größerem Umfang der Natur entnommen haben, um sie als Orchideensubstrat zu nutzen. Dadurch ist es theoretisch auch Universitäten verboten, Torfmoose in mikroskopischen Kursen zu verwenden. Obgleich gesetzwidrig bedeutet es jedoch keine Gefährdung der Art, wenn man 2-3 Pflanzen für die mikroskopische Untersuchung mitnimmt. Zudem sind Torfmoose exakt nur nach mikroskopischen Merkmalen zu bestimmen, was eine Mitnahme der dafür notwendigen kleinsten Mengen erfordert. Wenn - wie einmal eine Obere Naturschutzbehörde dem Zweitautor schrieb - „die Belange des Tourismus in bestimmten Fällen höherwertiger sind als die des Naturschutzes“, sollte das auch für die Mikroskopie gelten.

Torfmoose sind Säurezeiger. Wie alle anderen Moose auch nehmen sie Nährstoffe über Ionenaustausch auf, d.h. sie tauschen Nährstoffe z.B. Kalium, Kalzium, Magnesium etc. aus dem Regenwasser an ihrer Oberfläche gegen Wasserstoffionen. Dadurch sinkt der pH-Wert (der negativ dekadische Logarithmus der Wasserstoffionenkonzentration). Durch das Torfmoose große Flächen überwuchern können, steigt die Wasserstoffionenkonzentration, der pH sinkt immer weiter, bis unter pH 4. Dann stellen aber Pilze und Bakterien bei Sauerstoffabschluss ihre Tätigkeit ein, organisches Material (wie auch eine Moorleiche!) wird nicht mehr zersetzt, es entsteht Torf. Torf ist der größte Kohlenstoffspeicher auf der Erde, was eine

Zeitbombe ist, denn bei einer Klimaänderung können die Torfe austrocknen, es kommt Sauerstoff heran, die Torfe zersetzen sich und produzieren Unmengen von CO₂, welches die Klimaänderung weiter vorantreibt.

Sphagnum palustre ist eine der häufigsten Arten, die auch außerhalb von Mooren in nassen Wäldern, Moorwiesen und Brüchen vorkommt. Sie ist eine der größten Arten, was sie für die Mikroskopie besonders geeignet macht, und durch die eiförmigen, kahnförmig gehöhlten Blätter kenntlich. Andere Arten zeigen nicht immer dieselben aber ähnliche als die hier beschriebenen Verhältnisse und können daher auch genommen werden.

Der Stämmchenquerschnitt zeigt von außen nach innen:

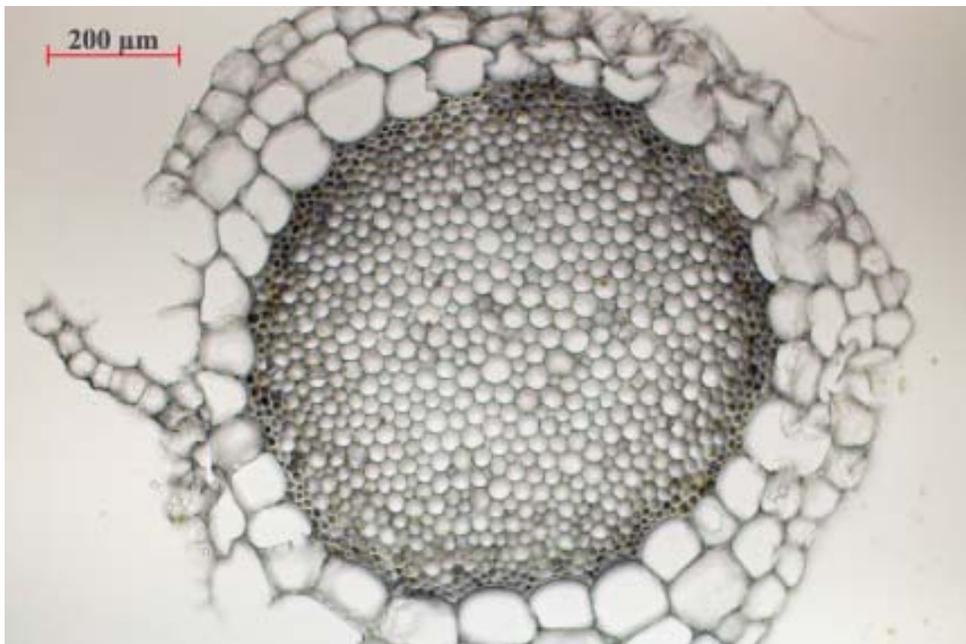
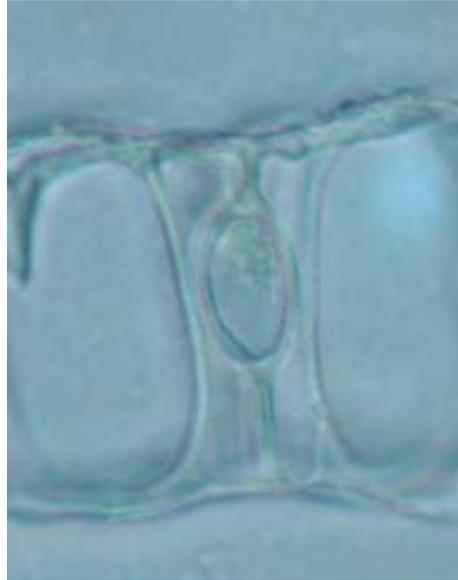
1. eine dreischichtige Lage großer leerer (toter) Zellen, die als **Hyalodermis** bezeichnet wird. Sie kann bei anderen Arten auch weniger- oder mehrschichtig sein oder seltener auch fehlen.
2. Darunter folgten mehrere Schichten kleinlumiger dickwandigerer Zellen, die das **Stereom** (Cortex) bilden.
3. Das innere des Stämmchens besteht aus einem lockeren **Parenchym**. Dieses ist im Gegensatz zum sog. Parenchym der anderen Laubmoose wirklich isodiametrisch. Da es das Innere des Stämmchens ausfüllt, sollte es als Mark bezeichnet werden.

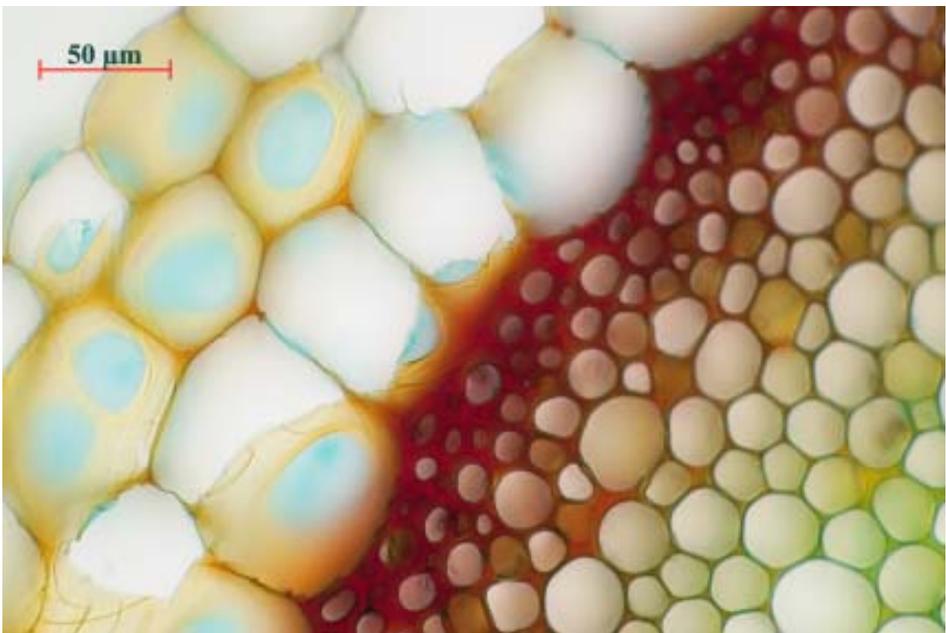
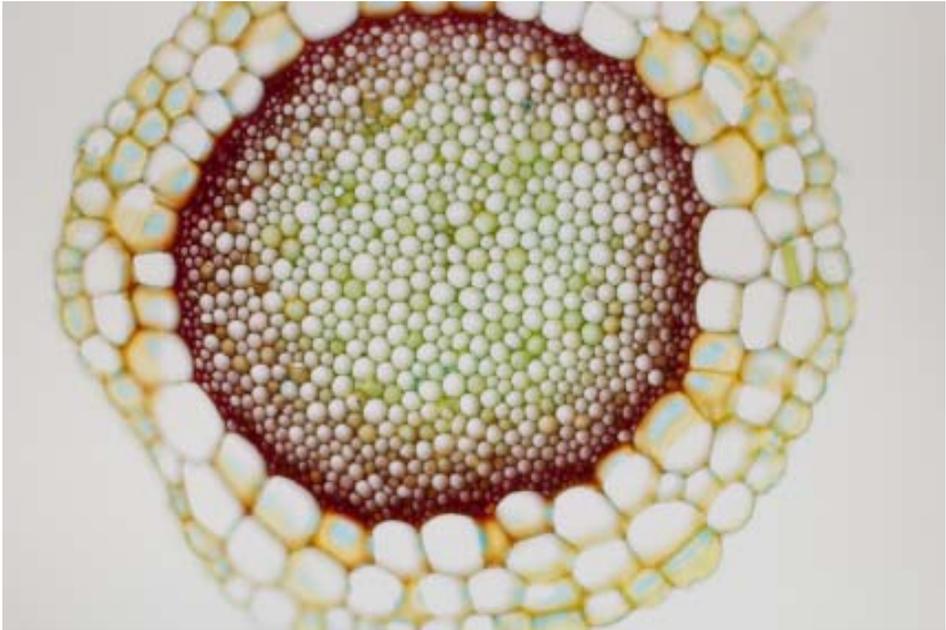
Die Hyalodermis dient der Wasserspeicherung. In Aufsicht sind (besonders nach Anfärbung mit einem Totalfarbstoff) Poren zu sehen, die den Wassereintritt erlauben. Damit diese leeren Zellen trocken nicht kollabieren, sind sie mit Spiralfasern ausgekleidet, die innen die Zellwände wie Fassreifen versteifen.

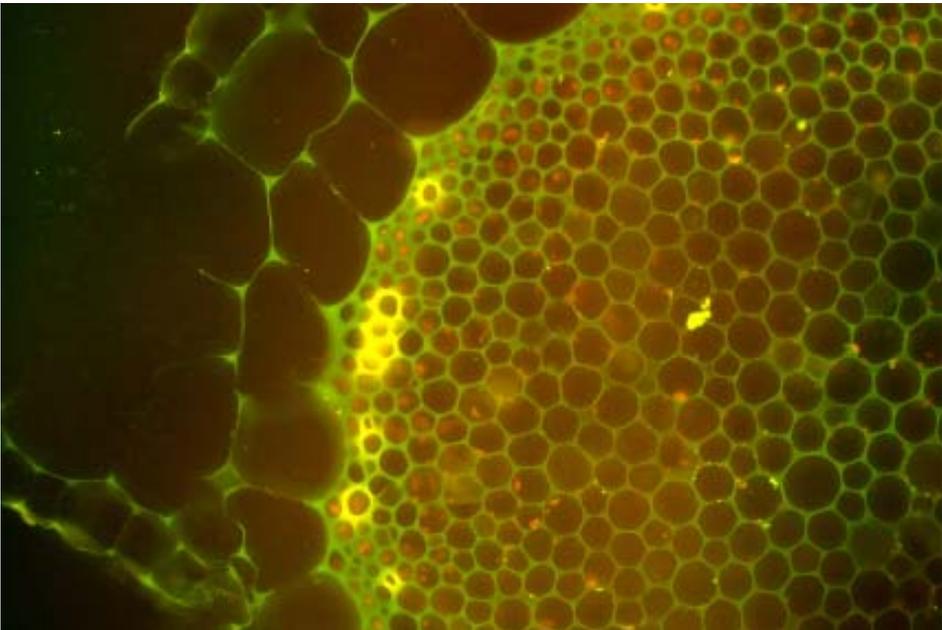
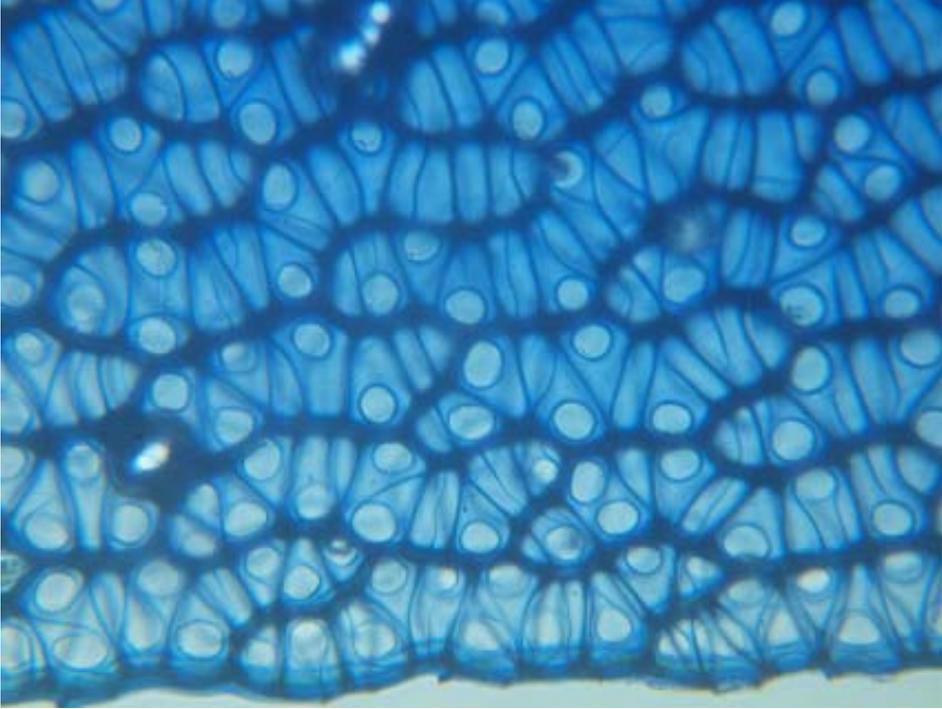
Das Stereom dient der Versteifung des Stämmchens nach dem Prinzip eines Rohres. Es wird mit Wackerfärbung rot, was auf Einlagerung phenolischer Substanzen schließen lässt. Die einzelnen

fluoreszierenden Zellen entziehen sich einer Deutung.

Ein Leitgewebe (etwa in Form eines Zentralstranges) fehlt hier, da die Pflanzen ja im Nassen stehen und es nichts zu leiten gibt. Daher sieht der Querschnitt sehr ursprünglich aus: sieht man mal von der Hyalodermis ab ist das nur ein gefülltes Rohr. Ob diese „primitive“ Struktur wirklich ursprünglich ist oder eine spätere Anpassung an den nassen Standort (abgeleitet), kann nicht genau beantwortet werden. Bei den Moosen haben sich die ältesten fossilen Formen als hochentwickelt gezeigt. Wenngleich man sie nicht richtig mikroskopisch untersuchen kann, zeigen sie doch Merkmale wie Blattrippen, die bei vielen „modernen“ Moosen fehlen. Es scheint daher eine Art regressiver Evolution vorzuliegen, der Bau der Moose vereinfachte sich im Laufe der Zeit.







Polytrichum formosum - Schönes Frauenhaarmoos

Dieses Moos ist eines unserer häufigsten Waldbodenmoose. Aufgrund seiner Größe (um 10 cm hoch, an feuchten Stellen auch höher) wird es auch vom Laien als Moos erkannt. Den Namen Frauenhaarmoos bekam die Gattung *Polytrichum*, weil die jungen Sporenkapseln von Hauben umgeben sind, welche mit langen goldfarbigen Haaren besetzt sind, die an blondes Frauenhaar erinnern. Und da man früher nach dem Grundsatz „*similia similibus*“ vorging, hielt man das Moos für ein probates Haarwuchsmittel (wenn es gewirkt hätte, gäbe es wohl keine Glatzenträger mehr). Ähnlich sind die Worte „Lebermoos“, Lungenflechte u.a. zustande gekommen.

Daneben gibt es bei uns noch eine Reihe anderer *Polytrichum*-Arten, von denen *P. commune* das höchste Moos der Erde darstellt. Es wird bis 50 cm hoch und kommt bei uns an Moorrändern und in Birkenbrüchen vor. Kleine Formen von *P. commune* sind von großen Ausprägungen des *P. formosum* nur mikroskopisch im

Blattquerschnitt zu unterscheiden. *Polytrichum formosum* hat abgerundete Endzellen der Rippenlamellen, bei *P. commune* sind die an der Spitze eingedellt. Die Frauenhaarmoos sind die anatomisch am höchsten differenzierten Moose. Sie stellen einen ganz isolierten kleinen Ast in der Evolution der Laubmoose dar. Blätter und Stämmchen weisen eine Vielfalt von unterschiedlichen Organen auf, die jedoch weitgehend funktionslos sind.

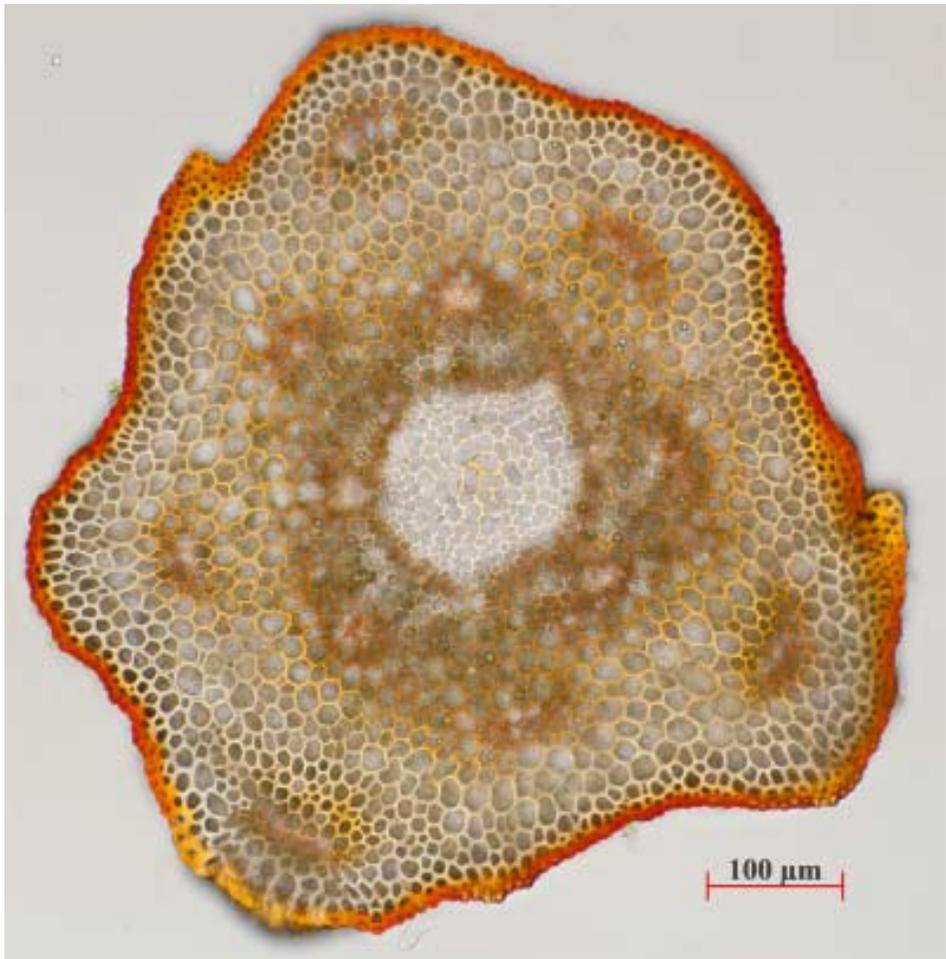
Wie man im Querschnitt sieht, besteht das Blatt von *Polytrichum formosum* fast nur aus mehrschichtiger Rippe, denn die Blattflächen sind bei Moosen ja in der Regel einzellschichtig. Von unten nach oben sieht man im Querschnitt eine einzellschichtige epidermale Schicht. Dabei handelt es sich nicht um eine eigentliche Epidermis, denn die hätte eine Kutikula mit Spaltöffnungen. Darauf folgt eine Schicht englumiger Stereiden (Fasern), die – wie überall im Pflanzenreich – zur Verstärkung und mechanischen Festigkeit dienen. In der Mitte liegt ein





Leitgewebe. Wenn man genau hinsieht, erkennt man den Aufbau: median liegt immer eine kleine Zelle, unten (dorsal) schließen sich drei, nach oben (ventral) zwei Zellen an. Dann kommt spiegelbildlich wieder eine Lage Stereiden und eine Reihe von epidermalen Zellen. Auf der Bauchseite des Blattes schließen sich Rippenlamellen an. Was hier aussieht wie Zellfäden sind eigentlich Lamellen, die sich durch das ganze Blatt ziehen. Sie stecken voll von Chloroplasten, was sie als Assimilationsorgan ausweist. Die Zwischenräume zwischen den Lamellen füllen sich bei Regen mit Wasser. Die etwas verdickten Endzellen der Lamellen verhindern, dass das Wasser so leicht wieder verdunstet. Notfalls krümmen sich die einschichtigen Blattflächen vom Rande noch darüber und schirmen die Lamellen ab. Während die Blätter anderer Moose ohne solche Einrichtung schutzlos der Verdunstung ausgesetzt sind, bald eintrocknen und dann den Stoffwechsel runterfahren, kann Polytrichum noch längere Zeit assimilieren.

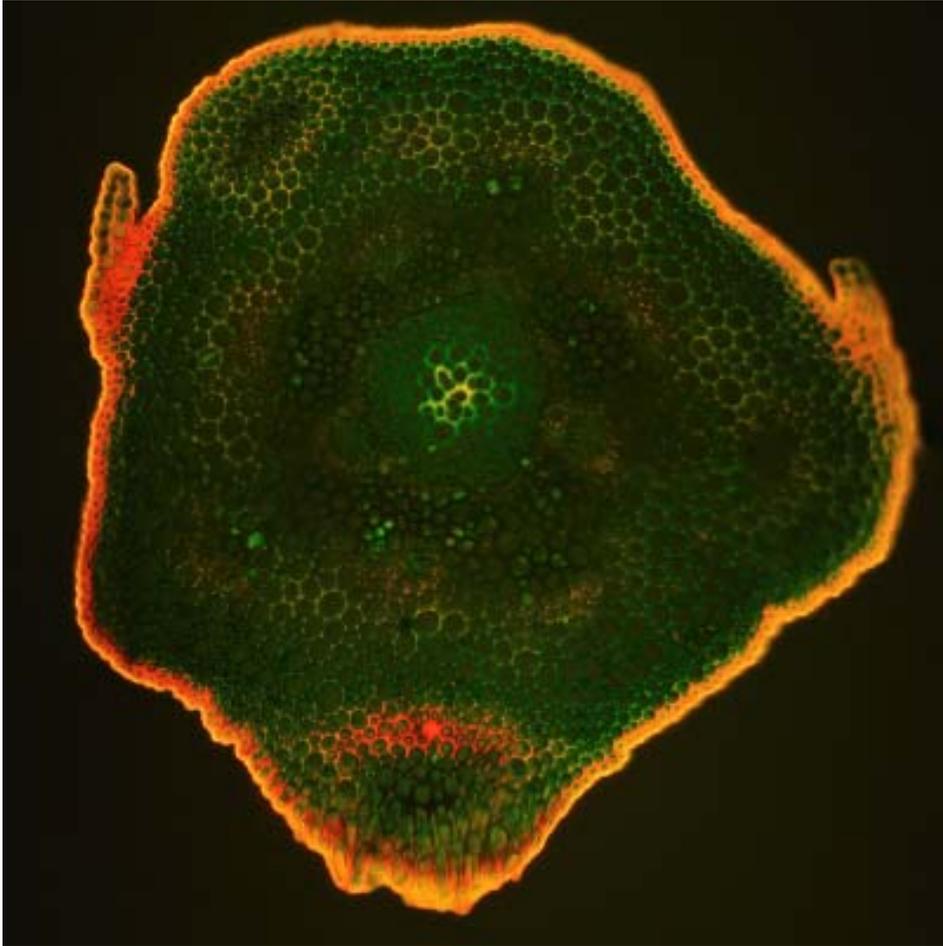
Mit dem Bau und der Funktion von Moospflanzen hat man sich erst ab 1860 beschäftigt. Erst seit Linné sich von Gott berufen sah, dessen Geschöpfe zu katalogisieren und zu benennen, hat man erst angefangen, Tiere und Pflanzenarten zu erfassen. Die Erfassung von Moosarten fällt in die erste Hälfte des 19. Jahrhunderts. Wie die Moose verbreitet waren, an welchen Standorten sie wuchsen oder wie sie gebaut waren, interessierte damals noch keinen. Paul Günther Lorentz an der Universität München hat sich als einer der ersten mit Moosanatomie befasst. Auf ihn gehen daher die heute noch gebräuchlichen Termini zurück. Im Blattquerschnitt von Polytrichum nannte er die Bänder von kleinlumigen Zellen dorsale und ventrale Stereiden, in Gänze Sklerenchymbänder, die kleinen Zellen in der Mitte des Leitbündels bezeichnete er als Hydroiden. Wie man hier in der linken Bildhälfte sehen kann, besitzen diese Zellen schräge Querwände. Das ist eine Einrichtung Wasser leitender Zellen, die damit die Fläche der Querwände vergrößern und



damit den Wasserdurchlass von Zelle zu Zelle. Die ventralen Zellen wurden Deuter genannt, weil sie auf das Leitbündel hindeuten, die dorsalen Socii, d.h. die Begleiter davon. Die Socii werden heute als Leptoiden bezeichnet, als Assimilate leitende Zellen.

Bei *Polytrichum* zieht sich also ein Leitbündel durch die Blattrippe, wie es auch bei den Blattnerven von Blättern Höherer Pflanzen der Fall ist. Bei diesen stehen die mit den Leitbündel im Stängel in Verbindung, damit Wasser aus den Wurzeln über die Stängel in die Blätter geleitet werden können und umgekehrt Assimilate aus den Blättern in die restliche

Pflanze. Nur besitzen Moose aber keine Wasserleitung, sie nehmen ja das Wasser über die Blätter auf. Woher haben sie dann Leitgewebe? Da in der Natur eigentlich keine funktionslosen Strukturen angelegt werden, ist die einzig logische Erklärung, dass Moose diese Leitgewebe von Vorfahren geerbt haben, die diese noch benutzen. Das müssen dann also Gefäßpflanzen gewesen sein.. Nun hat man aber beinahe schon ein Jahrhundert lang postuliert, Moose wären aus Algen entstanden und Farne aus Moosen. Das kann also so nicht stimmen. Leider kennen wir keine fossilen möglichen Vorfahren von



Moosen, die schon vor 350 Millionen Jahren in der heutigen Form existierten. Auch im Stämmchenquerschnitt finden wir diese Leitbündel aus den Blättern wieder. Sie sind dort als helle, braun umrandete Zellgruppen zu erkennen und werden dort als Blattspurstränge bezeichnet. Wie auch bei *Plagiomnium undulatum* beschrieben, sind sie in einer Spirale angeordnet, man kann immer drei in einem Umlauf verbinden. Sie reduzieren sich aber dabei nach innen in der Größe. In der Literatur ist zu lesen, dass die Blattspurstränge keinen Anschluss an den Zentralzylinder haben. Das sieht hier im Bild anders aus. Nichtsdestotrotz sind ist das Leitgewebe

auch im Stämmchen funktionslos: Stellt man ein trockenes Stämmchen *Polytrichum*, dem man in der unteren Hälfte die Blätter und den Wurzelfilz am Stämmchen entfernt hat, in ein Glas Wasser, so bleibt es trocken. Wenn es überhaupt eine Wasserleitung bei Moosen gibt, so verläuft sie außen, das heißt kapillar, dochtartig zwischen den Hohlräumen der Blätter und/oder im Rhizoidenfilz. Diese Entdeckung verdanken wir Karl Friedrich Schimper, einem Privatgelehrten und verkommenen Genie, der im Jahre 1857 dies in Gedichtform fasste: „Moos welkt im Glase Wasser, die Blätter sind die Leiter, und außen geht es weiter!“

Plagiomnium undulatum - Gewelltes Sternmoos

Diese Moosart ist ein Hygrophyt und wächst an nassen Stellen wie Bachufern oder in feuchten Wäldern. Das sind also fast permanent feuchte Standorte und daher braucht die Pflanze keine Einrichtung den Wasserverlust durch Verdunstung zu verhindern. Die Pflanzen werden aber bis 10 cm lang und wachsen aufrecht mit überbogenen Enden. Um nicht zusammenzufallen bedarf es Stützeinrichtungen. Der Aufbau des Stämmchens ist dementsprechend angepasst. Im Winter bilden die männlichen Pflanzen Geschlechtsorgane (Antheridienstände, Bild unten) aus, die Blüten-artig sind und aus einer Rosette von kürzeren terminalen Blättern, in deren Mitte die Antheridien stehen., welche sich als Längsschnitt oder auch nur als Zupfpräparat gut zum Mikroskopieren eignen. Das Areal schließt das gesamte Eurasien, nicht aber Nordamerika ein.

Im Stämmchenquerschnitt erkennen wir im Hellfeld von außen nach innen eine ein- bis zweischichtige Reihe kleiner verdickter Zellen, dann ein den größten Teil des Blattes ausfüllendes scheinbar parenchymatisches Grundgewebe sowie einen klein- und engzelligen Bereich in der Mitte. Ganz außen sieht man die Ansätze von drei Blättern, deren Chlorophyllgehalt besonders bei der Fluoreszenzaufnahme kenntlich wird.

Bei Gefäßpflanzen (Tracheophyten, also Blütenpflanzen und Farnen, welche Gefäße d.h. Tracheen oder Tracheiden im Leitgewebe haben), würde man die äußere Schicht eines Stängels als Epidermis bezeichnen. Die zeichnet sich durch in der Regel vergrößerte Zellen mit verdickten Wänden, eine Wachsauflage (Cuticula) und das Vorhandensein von Spaltöffnungen aus. Alles dies fehlt hier, weswegen man

auch nicht von einer Epidermis spricht. Als Abschlussgewebe befinden sich hier kleinere verdickte Zellen, die eine mechanische Festigung verleihen. Solche Zellen an der Peripherie der Stämmchen bezeichnet man als **Stereom**. Das Stereom ist in dem vorliegenden Fall schwach entwickelt, weil die Art Hygrophyt ist, d.h. zumeist turgeszent ist und daher keinen Schutz gegen das Kollabieren bei starker Verdunstung braucht. Meso- oder gar xerophytische Arten hätten hier mehrere



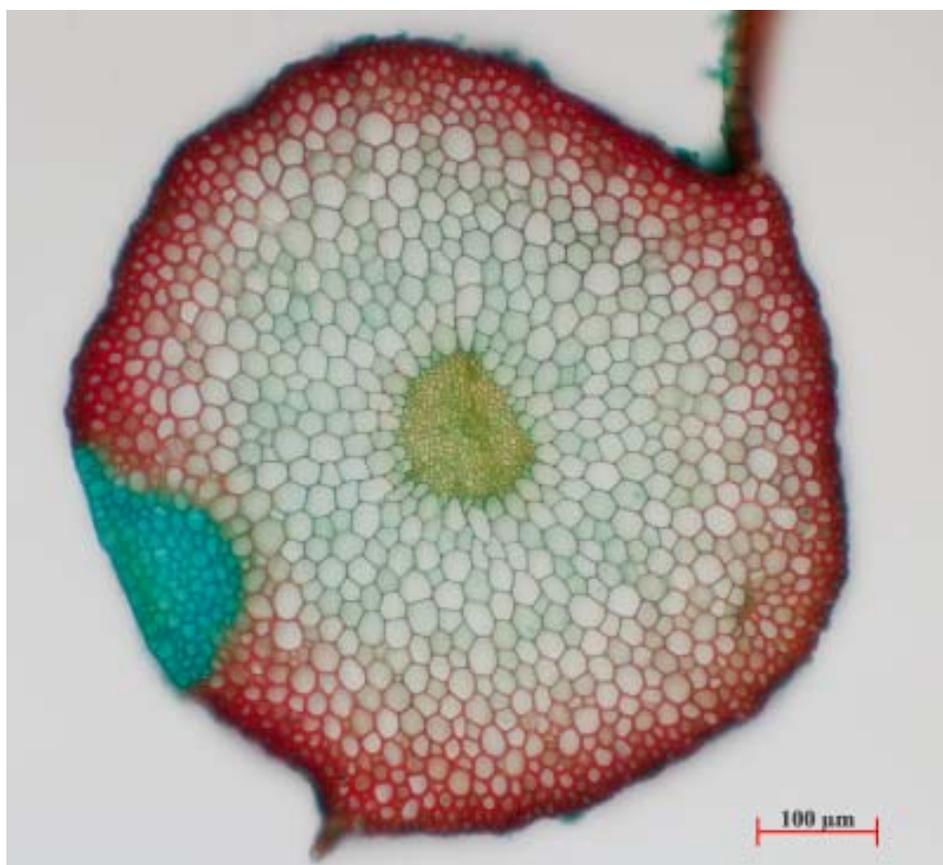
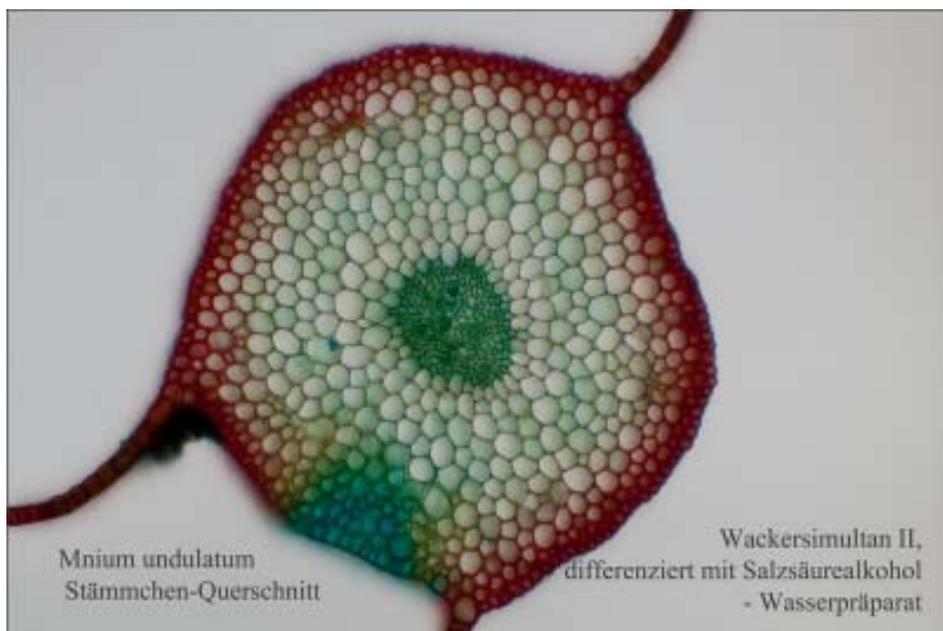
Lagen dickere Zellen. Die Pflanze wird also mehr durch den Zellsaft aufrechterhalten wie ein mit Wasser gefüllter Luftballon, weniger durch ein Stützgewebe. Unter der Auflichtfluoreszenz sieht man teilweise rote Punkte darin, die auf die Primärfluoreszenz von Chloroplasten zurückgehen. Querschnitte sind nun einmal zweidimensional, sodass man nicht erkennen kann, dass diese Zellen langgestreckt sind. Deswegen werden sie als Sklereiden oder Sklerenchymfasern bezeichnet, die als „mechanischer Hohlzylinder“ für Festigkeit sorgen. Das periphere Abschlussgewebe wird bei Moosen auch noch als äußerer Cortex, Rinde oder Sklerodermis bezeichnet. Alle diese Ausdrücke sind problematisch (Zur Terminologie vgl. Henseler & Frahm 2000 und Frahm 2012). Der Ausdruck Rinde wird schon bei den Gefäßpflanzen benutzt. Cortex bedeutet dasselbe. Man spricht von einem äußeren Cortex, weil das innere Grundgewebe auch als Innerer Cortex bezeichnet wird. Der eher deskriptive Ausdruck Sklerodermis (Haut aus Sklereiden) ist schon passabler. Ein echtes Sklerenchym liegt aber nicht vor, sonst müssten die Zellen tot sein, was sie nicht sind, wie die Chloroplasten darin zeigen. Das Grundgewebe im Stängel würde man an Hand des Querschnittes als Parenchym bezeichnen. Es ist aber gar nicht parenchymatisch, da die Zellen nicht isodiametrisch sondern in der Längsachse verlängert sind. Parenchyme sind Speichergewebe, Gewebe mit verlängerten Zellen sind Leitgewebe. Diese Schicht bezeichnete man daher als Leitparenchym. Das ist aber eigentlich ein paradoxer Ausdruck. Der neutrale Terminus **Zentralgewebe** ist treffender. Im polarisierten Licht erkennt man schön, dass die Wände des Leitgewebes unterschiedlich gefärbt sind. Das liegt an der unterschiedlichen Ausrichtung der Zellulosefibrillen. Liefen sie alle in eine

Richtung, wäre die Stabilität des Gewebes geringer.

Im Leitparenchym eingestreut findet man bei 10 Uhr eine größere, bei 5 Uhr eine kleinere Gruppe von englumigen Zellen. Dies sind **Blattspurstränge**. Solche dienen bei Gefäßpflanzen dazu, Wasser und Nährstoffe aus den Leitbündeln in die Blätter abzugeben. In un serem Fall verkleinern sich die Blattspurstränge von außen nach innen und verschwinden nachher ganz, ohne jemals Anschluss an den Zentralstrang bekommen zu haben. Man spricht dann von falschen Blattspursträngen. Die Anordnung der Blattspurstränge korreliert mit den Blattansätzen: die Blätter sind in einer 3/8 Spirale angeordnet. Moose wachsen ja mit einer dreischneidigen Scheitelzelle in die Länge, nicht mit einem vielzelligen Vegetationskegel wie bei den Gefäßpflanzen. Diese dreischneidige Zelle teilt sich ursprünglich, was in einem dreikantigen Stängel mit dreizeiliger Beblätterung resultiert. Bei den meisten Moosen dreht die Scheitelzelle sich nach jeder Zellteilung jedoch ein Stück, sodass nach drei Umläufen acht Blätter gebildet werden. Man spricht dann von einer spiralförmigen Beblätterung in einer 3/8 Stellung.

Das Innere des Stämmchens wird von engen kleinlumigen Zellen ausgefüllt, der als **Zentralstrang** bezeichnet wird. Diese Zellen sind wieder langgestreckt (stereidisch). Wenn man aus der Form auf die Funktion schließt, wäre das ein Leitgewebe.

Sieht man das Zentralgewebe als Leitgewebe an, weil es verlängerte Zellen mit schrägen Querwänden hat, so würde es mit dem Zentralstrang ein Leitbündel bilden, in diesem Fall ein konzentrisches Leitbündel. Das Leitgewebe würde Phloem-artig sein, der Zentralstrang Xylem-artig. Die Ausdrücke Phloem und Xylem verbieten sich in diesem



Zusammenhang, weil sie zwar funktionsgleich (analog), aber nicht baugleich (homolog) sind, denn der Sproß der Höheren Pflanzen ist ein diploider Organismus, das Moosstämmchen ein haploider.

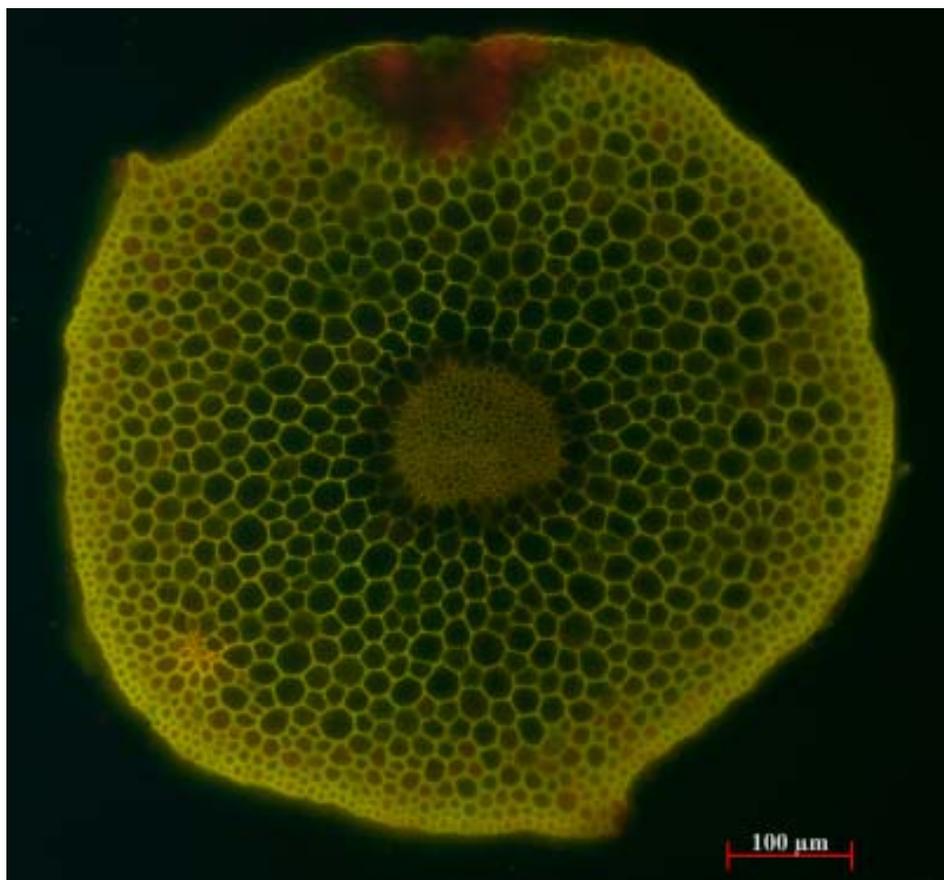
Erst bei der Wackerfärbung bekommen wir Informationen über den Chemismus der Zellwände. Das Stereom ist rot gefärbt, es enthält phenolische Substanzen, die antimikrobiell wirken. Man muss bedenken, dass Moose ja keinen Schutz gegen Bakterien oder Pilze haben, deren Aufgabe es ist, Biomasse zu zersetzen. Höhere Pflanzen machen das mit Hilfe von Wachsüberzügen oder Abschlussgeweben (Borken), die auch noch zusätzlich mit solchen Abwehrstoffen (wie Gerbsäuren) imprägniert sind. Warum diese Imprägnierung unten links im Schnitt unterbrochen ist, kann nicht gesagt werden. Bei Gefäßpflanzen wird durch Wacker Lignin angefärbt. Es gilt aber als unumstößlicher Grundsatz, dass Lignin nur bei Gefäßpflanzen vorkommt und der Besitz von Lignin Gefäßpflanzen von allen „Niederer“ Pflanzen trennt. Dennoch wurde bei Moosen angeblich auch schon Lignin nachgewiesen, speziell bei den hoch entwickelten Frauenhaarmoosen. In solchen Fällen behilft man sich mit der Erklärung, dass Lignin ein hochpolymerer Stoff ist und Vorstufen davon mit kürzeren Molekülketten existieren, die aber auch mit Färbestoffen Ligninreaktion zeigen. Im Zentralgewebe sind die Zellen teilweise durchsichtig, teilweise bläulich, wo eine Querwand mit getroffen ist.

Die Blaufärbung ist schlecht zu deuten, da sie bei Blütenpflanzen kaum auftritt, es muss sich jedoch um Zellulosewände handeln, wie im polarisierten Licht bestätigt wird. Die grünliche Färbung des Zentralstrangs zeigt zwar sehr schön ein kontrastierendes Zellwandmaterial im Gegensatz zum Zentralgewebe, entzieht sich aber vorläufig

der Deutung, da bei Wackerfärbungen für gewöhnlich Zellulose grün gefärbt wird.

Bemerkenswert an diesem Objekt ist, dass es bei Moosen einige Merkmale von Gefäßpflanzen wie ein konzentrisches Leitbündel und Blattspurstränge zeigt, obgleich diese Organe bei Moosen funktionslos sind. Bei anderen Objekten kommen noch der Besitz von Siebplatten dazu, im Sporophyten sogar Spaltöffnungen, und Cuticula. Nun wird man nicht argumentieren können, dass sich Moose Organe im Laufe der Evolution zugelegt haben, die sie nicht nutzen. Es kann eigentlich nur so sein, dass diese Organe von ausgestorbenen Vorfahren übernommen haben.





Hypnum cupressiforme - Zypressenschlafmoos

Bei dieser Art handelt es sich um ein sogenanntes *seitenfrüchtiges* (pleurokarpes) Laubmoos, weil die Sporogone mit den Sporenkapseln seitlich am Stämmchen gebildet werden und nicht endständig (akrokarpe, wie bei unseren Objekten *Polytrichum formosum* oder *Plagiomnium undulatum*). In der Praxis handelt es sich bei den pleurokarpen Moosen um Decken oder Matten, die flach dem Substrat (Gestein, Waldboden) aufliegen, wohingegen akrokarpe Moose aufrecht in Polstern oder Rasen wachsen. Phylogenetisch werden die deckenförmigen pleurokarpen für die jüngsten Moose in der Evolution gehalten, wobei jung auch schon recht lang her ist. Fossil tauchen sie am Ende des Mesozoikums (vor ca. 70 Millionen Jahren) auf. Da dies der Zeitpunkt der Entwicklung von Wäldern ist, nimmt man an, dass diese Moose die ökologische Nische des Waldbodens für sich entdeckt haben. Dementsprechend sind sie gebaut. Die Blätter sind die am einfachsten strukturierten unter den Laubmoosen. So hat *Hypnum* weder eine Blattrippe noch einen irgendwie gearteten Blattsaum. Die Blattzellen sind lang gestreckt (prosenchymatisch) und mehr als zehnmal so lang wie breit. Die Chloroplasten sind daher darin perlschnurartig aufgereiht. Der Blattrand ist an der Spitze gesägt, d.h. die Enden der Zellen treten kerbig aus. Was das für einen Zweck hat ist nicht bekannt. Die Blattform bezeichnet man als lanzettlich. Interessant ist, dass solche Blattformen auch bei Höheren Pflanzen auftreten, also irgendwie zweckmäßig sein müssen, wenn sie zwei Mal unabhängig voneinander entwickelt worden sind.



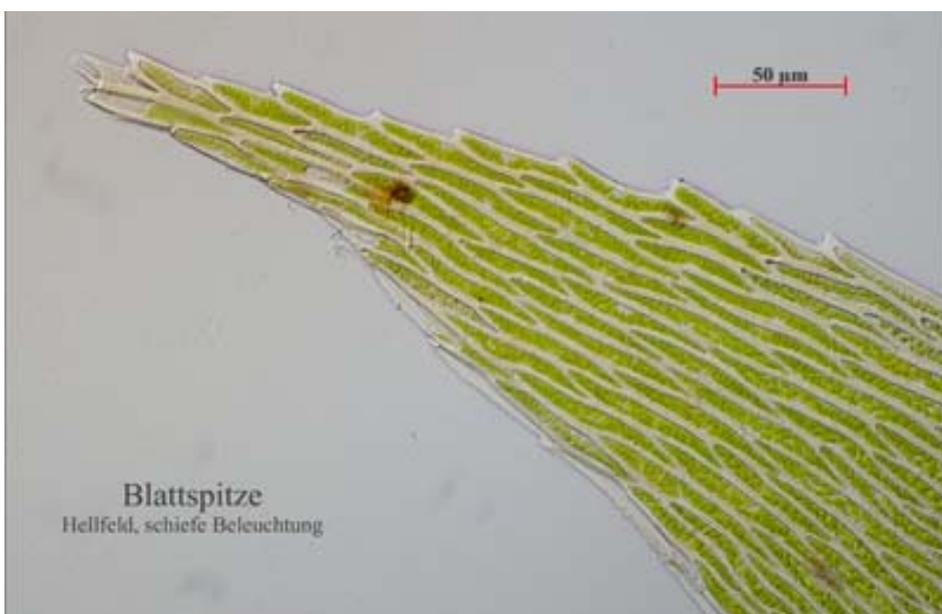
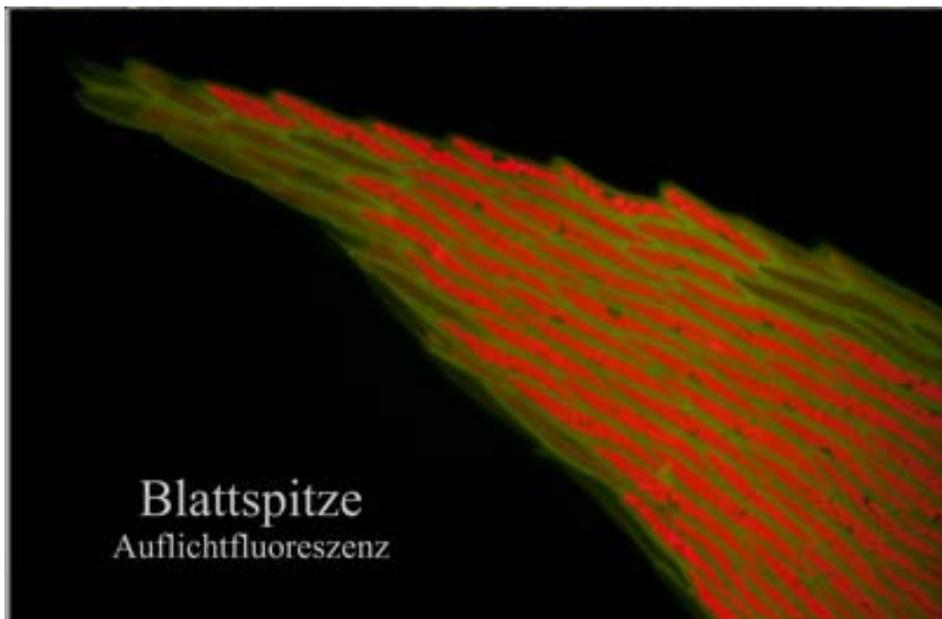
Auch das Stämmchen hat eine Minimalausstattung, vergleicht man es z.B. mit der reichen Strukturierung von *Polytrichum formosum* oder auch noch *Plagiomnium undulatum*. Eine Rinde aus mehrschichtigen kleinlumigen Zellen umgibt ein weitlumiges Zentralgewebe. Mit diesem zylindrischen Bauplan ist eine Grundstabilität gesichert. Auffällig ist, dass auch die Zellen des Zentralgewebes im Inneren noch Chloroplasten enthalten, wie besonders aus dem Fluoreszenzbild hervorgeht.

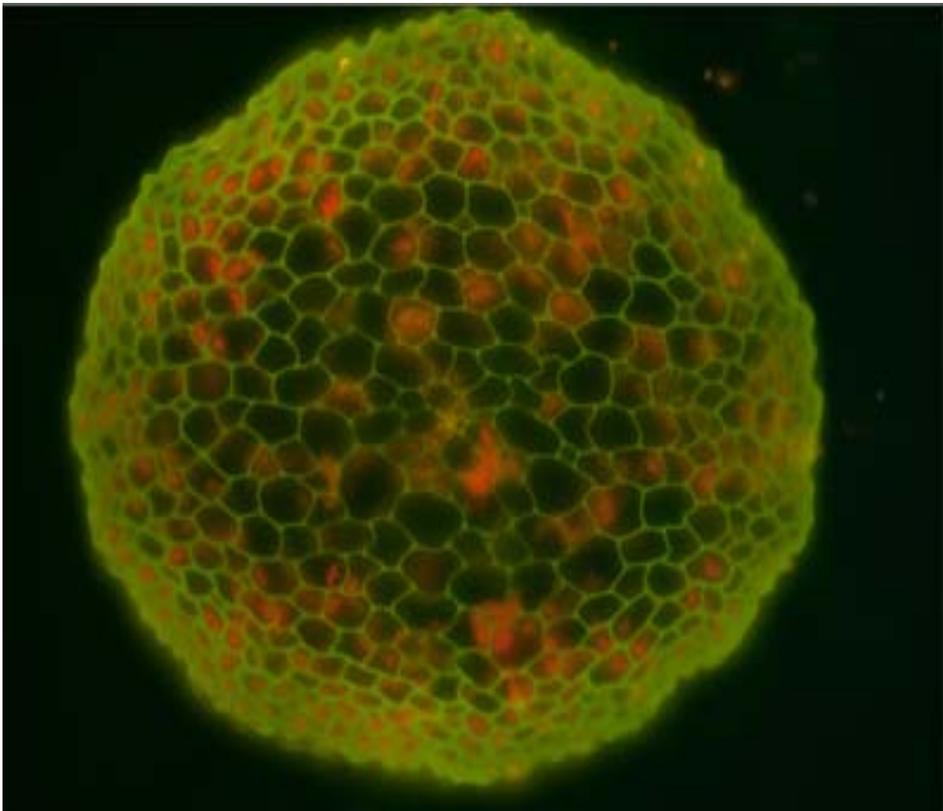
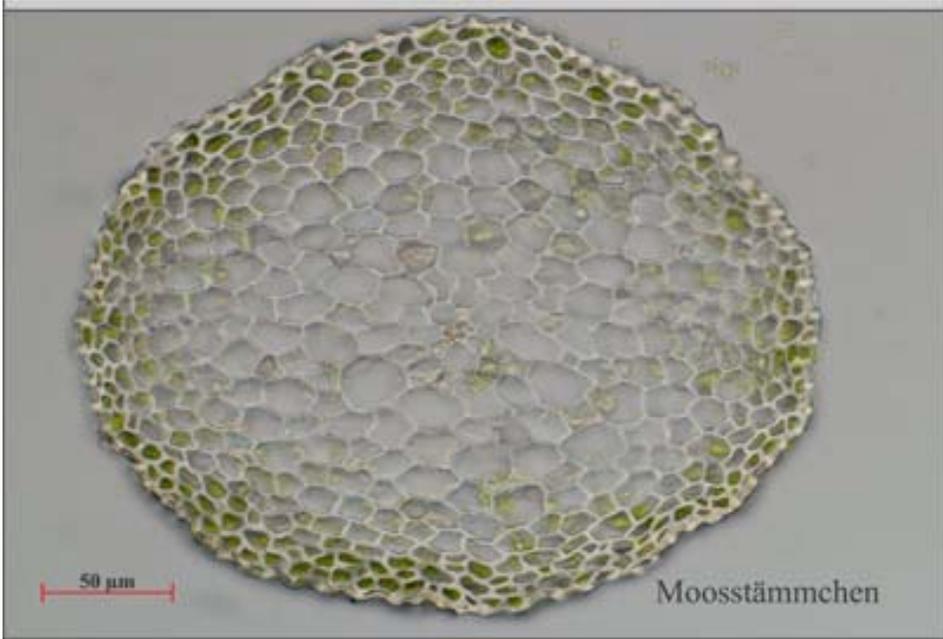
Hypnum cupressiforme findet man häufig auf verschiedensten Substraten wie Gestein, Borke und Erde. Den Namen verdankt es Linné, der damit daran erinnert, dass im Klassischen Alterum Matrasen und Kopfkissen mit Moosen gestopft wurden. Cupressiforme heißt es deswegen, weil es gut ausgebildet eine regelmäßige Beastung mit nach oben kleiner werdenden Ästen

aufweist wie eine Zypresse oder ein Tannenbaum.

Die Art ist ungemein vielgestaltig, was einerseits auf unterschiedliche Standortverhältnisse zurückzuführen ist, dann aber auch, dass sich unter diesem

Namen unterschiedliche Genotypen verbergen. Sie ist aber (wie aber auch andere Hypnum-Arten) durch die meist sichelförmig gebogenen Blätter kenntlich (vorige Seite unten). Daneben gibt es auch Formen mit fast geraden Blättern (vorige Seite oben).





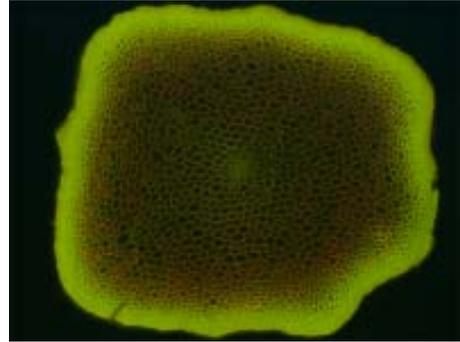
Das Bäumchenmoos – *Thamnobryum alopecurum*

Der Ausdruck Bäumchenmoos ist im Deutschen für zwei Arten vergeben, die beide eine ausgesprochen bäumchenförmige Verzweigung haben: *Climacium dendroides*, die auf feuchten Wiesen zu finden ist, und *Thamnobryum alopecurum*, das an Bachsteinen und Wasserfällen gedeiht, seltener auch an trockenerem Gestein. Das sind die beiden einzigen richtig bäumchenförmigen und großen Arten hierzulande. In den Tropen kommt diese Wuchsform häufiger vor, weil es dort feuchter ist. Der bäumchenförmige Wuch suggeriert ja, dass diese Moose wie Bäume Wasser aus dem Boden aufnehmen, was sie aber nicht können, denn sie nehmen die Feuchtigkeit über die Blätter auf.

Bäumchenmoose haben eine kriechende Grundachse, von der Triebe nach oben wachsen. (Was also so aussieht wie der Stamm vom Bäumchenmoos ist eigentlich ein Seitenast). Dieser Trieb ist im unteren Teil unverzweigt und mit kleinen schuppigen, andersgestalteten Blättern bedeckt. Erst zur Spitze hin setzt die typische baumkronenförmige büschelige Bestattung ein. Solche Wuchsform kommt unabhängig voneinander in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen der Laubmoose vor, ist also mehrfach unabhängig voneinander als ökologische Anpassung entstanden. Interessant ist, dass solche konvergente Wuchsform bei Moosen (einem haploiden Organismus) und Gefäßpflanzen (einem diploiden Organismus) zu finden ist, also auch innerhalb der gesamten Evolution der Landpflanzen an ganz unterschiedlichen Stellen in ähnlicher Form. Der Grund für diese Wuchsform ist wohl ähnlich wie die bei den Bäumen unter den Blütenpflanzen, man erhebt sich damit über seine Konkurrenten. In Patagonien gibt es ein 40

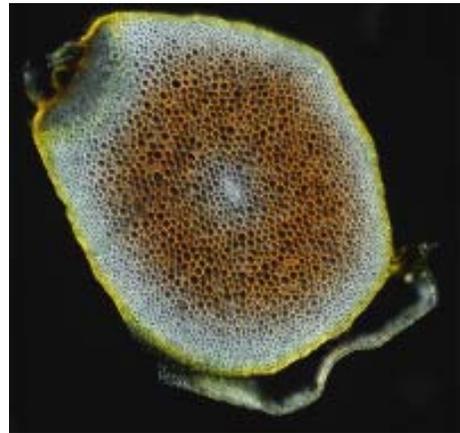
der Verwandtschaft der Frauenhaarmoose), welche am Grund der Nothofagus-Wälder „kleine Wälder im Wald“ bilden. Das Laub der Südbuchen kann zwischen die Pflanzen fallen und wird von den Moosstämmchen durchwachsen und kann dem Moos nicht schaden. In den Tropen haben bäumchenförmig gestaltete Moose meist eine verflachte, zweidimensionale Krone, sie werden als Wedel bezeichnet und wachsen auf Gestein und auch an Baumstämmen.





Unser Bäumchenmoos kann durchaus eine Höhe von 15 cm erreichen. Das stellt besondere Anforderungen an die Stabilität des Stämmchens. Solch Problem haben kriechende Moose, die in „Decken“ wachsen, nicht, wie das hier an anderer Stelle besprochene *Hypnum cupressiforme*. Deren Stämmchen ist weitgehend undifferenziert, es hat nichts zu tragen.

Bei *Thamnobryum* haben wir außen zunächst eine braun gefärbte einzellige Schicht an der Peripherie, die von vielen Autoren als „Epidermis“ bezeichnet wird. (Der Begriff ist hier unzutreffend, da eine Epidermis eine Kutikula hat, die den Moosen fehlt, dieses Gewebe vielschichtig ist und aus verdickten englumigen, langgestreckten Zellen besteht, also eine Sklerodermis darstellt.). Im ungefärbten Zustand ist diese Schicht nicht sehr auffällig und unterscheidet sich nur leicht von den nach innen anschließenden Schichten, in der Fluoreszenzaufnahme ist sie noch weniger auszumachen, die Wackerfärbung differenziert sie überhaupt nicht und erst bei der Polarisierung ist sie wieder deutlich unterschieden. Das zeigt wie unterschiedlich die Resultate der Kontrastierungsverfahren ausfallen. Diese Schicht ist braun, weil die Zellwand mit Tanninen (Gerbsäuren) imprägniert sind, die einen antimikrobiellen Effekt haben. Fällt z.B. eine Pilzspore auf ein Moos und wird dieses bei nächsten Tau feucht, so diffundieren die Gerbsäuren aus dem Blatt



in den Wasserfilm und verhindern dass die Spore auskeimt. Das ist übrigens nicht nur bei Moosen so, bekanntlich sind ja auch in Baumborken Tannine, die früher technisch genutzt wurde (z.B. in Form der Eichenlohe). Sie hat dort denselben Zweck,



den Pilzbefall zu verhindern. Das verhindert auch Moos- und Flechtenbewuchs an Bäumen. Wird der Baum und damit die Borke alt, werden die Tannine ausgewaschen, was dann doch noch den „Befall“ mit Moosen und Flechten erlaubt. Nur die jungen Äste sind deswegen immer epiphytenfrei.

Noch ein Bäumchenmoos - *Climacium dendroides*

Climacium ist das zweite Bäumchenmoos in unserer Heimat. Es wächst im Gegensatz zu *Thamnobryum* nicht an feuchten Felsen an Bächen sondern in feuchten Wiesen oder Flachmooren, manchmal reicht auch schon ein staunasser Rasen im Hintergarten. Die Art ist deutlich gelbgrün (*Thamnobryum* schwarzgrün). Die Äste im oberen Teil des Stängels (der ja wie bei *Thamnobryum* ein Seitenast eines unterirdischen Rhizoms ist) stehen allseitig ab, wohingegen *Thamnobryum* eher einen flachen Wedel bildet.

In der Gattung *Climacium* gibt es drei Arten, eine in Europa, eine in Nordamerika, eine in Japan. Letztere wird auch als Subspezies der amerikanischen erachtet und unser *C. dendroides* gibt es zusätzlich in Nordamerika. Die Gattung ist also holarktisch.

Der ungefärbte Querschnitt des Stämmchens zeigt eine rotbraune äußere Schicht, aus der Rhizoiden sprossen. Normalerweise würde man diese als Epidermis bezeichnen, nur ist das Problem, dass diese Zellen stark verdickt und langgestreckt sind (also ein sklerenchymatisches Gewebe darstellt). Dann ist der Begriff Epidermis per definitionem ein primäres Abschlussgewebe mit Kutikula und Spaltöffnungen. Das trifft auf Moose natürlich nicht zu. Da das Kind aber einen Namen haben muss, habe ich den Terminus Epicortex dafür geprägt. Darunter kommt nämlich der Cortex, die Rinde, die aus kleinumigen dickwandigen Zellen besteht. Man könnte auch von einem einschichtigen äußeren Cortex (=Sklerodermis) und einem inneren Cortex sprechen.

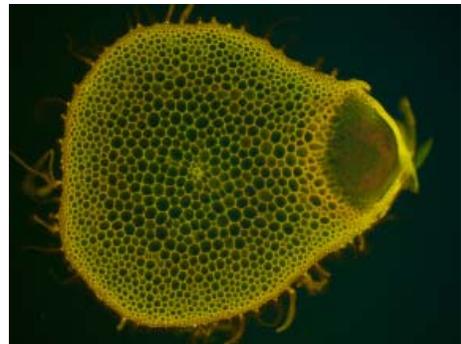
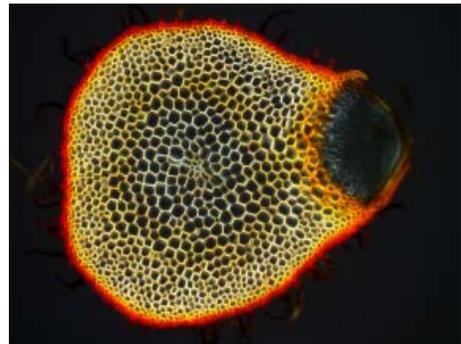
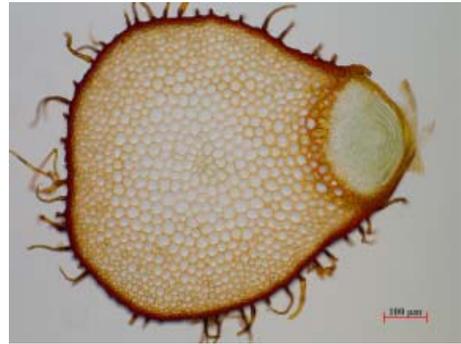


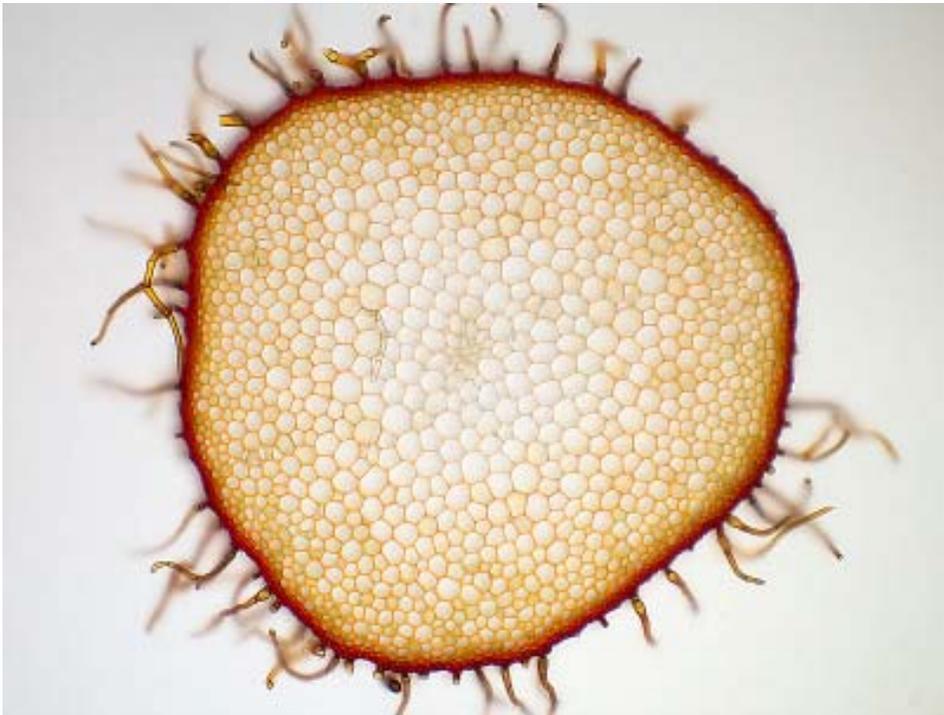
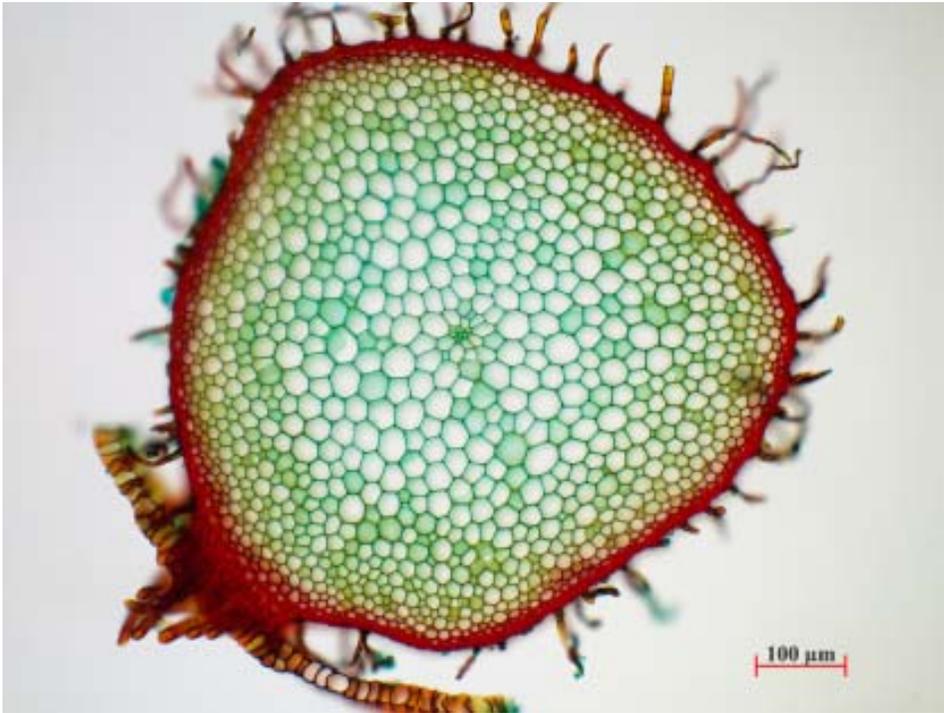
Nach innen folgt ein großlumiges helles lockeres Gewebe, das wie ein Parenchym aussieht, in allen Lehrbüchern auch so genannt wird, aber keins ist. Schneidet man es längs, sieht man dass es aus langgestreckten Zellen mit schrägen Querwänden besteht. Daher wurde es auch früher zum Teil als Leitparenchym bezeichnet, da solche Art Zellen den Wasser- und Stofftransport erleichtern. Im Zentrum des Querschnitts sieht man die Andeutung eines Zentralstrangs.

Die Wacker-Färbung (nächste Seite oben) zeigt die äußerste Schicht rot und dazu stark kontrastiert die inneren Schichten blau. Die Rotfärbung geht auf die Einlagerung von phenolischen Inhaltsstoffen in der Sklerodermis zurück, welche eine antimikrobielle Wirkung haben und dafür sorgen, dass die Pflanze nicht von Pilzen befallen wird. Die blauen Zellen zeigen Zellulose als Zellwandmaterial an.

In der Fluoreszenz-Aufnahme (unten rechts) entwickelt sich rechts ein Seitenast. Hier sehen wir dieselbe Differenzierung wie auch schon im polarisierten Licht (unten links).

Bäumchenförmig verzweigte Moose kommen im ganzen Stammbaum der Moose an unterschiedlichen Stellen vor und haben sich daher offenbar mehrfach unabhängig voneinander entwickelt. Eine Untersuchung von Stämmchen von Bäumchenmoosen (Henseler & Frahm 2000) ergab, dass es auch unterschiedliche Querschnittstypen bei Bäumchenmoosen gibt, die ebenfalls keine Bindung an irgendwelche systematische Gruppen haben.





Kontrastiermethoden

Fluoreszenz

Die Primärfluoreszenz von Moosen wurde von Nordhorn-Richter (1979) ansatzweise untersucht. Sie bezieht sich auf Zellwände oder Eckverdickungen, die bei manchen Arten offenbar aufgrund von Einlagerungen in gelblich leuchten, bei anderen nicht. Derselben reagieren wachsartige Auflagen von Zellwänden, die aus Cutin bestehen, welche nur gelegentlich bei bestimmten Arten anzutreffen sind. Da selbst bei Arten derselben Gattung mal Fluoreszenz, mal nicht auftreten kann, ist der diagnostische Wert dieser Methode beschränkt. Bei Polytrichaceen zeigt das Hadrom durch Rotfärbung eine Ligninreaktion, die als Beweis für das Vorkommen von Lignin bei Moosen gewertet wurde, aber wie auch manche Lignin-Färbereagenzien schon auf kleinere Molekülketten reagieren. Als fluoreszierende Stoffe im Zellinneren lebender Pflanzen konnten Flavonoide ausgemacht werden. Neben den rot fluoreszierenden Chloroplasten im Zellinneren von Frischmaterial leuchtet die Sklerodermis gelb

Polarisation

Unter polarisiertem Licht leuchten Zellwände silbrig, manchmal nur die Sklerodermis, manchmal auch das Zentralgewebe, der Zentralstrang ist vielfach abgesetzt. Eine vorausgegangene Färbung ändert die Farben. Empfehlenswert ist die Verwendung eines Lambda-Filter, weil dann unterschiedliche Gewebe sehr schön farblich differenziert werden.

Färbung

Färbungen erlauben eine hervorragende Differenzierung von Geweben. Der diagnostische Wert von Färbungen ist jedoch begrenzt. Je nach unterschiedlicher Art, Vorbehandlung des Präparates, spätere Differenzierung des Präparates u.a. bekommt man immer andere Resultate. Die wichtigsten Färbereagenzien sind im folgenden zusammengestellt.

Acriflavin. Teil der Wacker Simultanfärbung.

Acridinrot. Teil der Wacker Simultanfärbung. Färbt die Sklerodermis rot.

Alcianblau. Teil der Wacker Simultanfärbung. Färbt das Zentralgewebe blau.

Anilinblau färbt das Hadrom der Frauenhaarmoos violett und den Zentralstrang der übrigen Laubmoos blau.

Brilliantkresylblau gehört zu den Diaminobenzooxazinen. Es bilden in wässriger Lösung aktive Farbstoffanteile mit positiver Ladung (über einen Stickstoffkomplex) und färbt Zellbestandteile, die negative Ladung tragen, bläulich an. Um es vorweg zu nehmen: dies ist bei lignifizierten Geweben der Fall, wie anhand der Färbung der Hyalinzellen zu erwarten war. Es liegt also eine selektive Färbung vor. Der Farbstoff ist für Vitalfärbungen geeignet und wird hauptsächlich zur Untersuchung zoologischer Objekte verwendet.

KOH 2%. Wurde von Zander (1979) eingeführt und kann als Routinefärbung bei normalen Untersuchungen eingesetzt werden, da es die unterschiedlichen Gewebetypen in Blättern und Stämmchen in verschiedenen Färbungen (rotm gelb, braun) differenziert und deutlich macht. Ein Zusatz von Spülmittel erleichtert das Benetzen der Moose.

Kopierstift. Totalfärbung speziell für Torfmoospräparate. Es reicht, die Spitze dieses speziellen Bleistiftes in ein Uhrglasschälchen oder in einen Tropfen Wasser auf dem Objektträger zu halten. Kopierstifte waren in der Zeit vor dem Kugelschreiber für dokumentenechte Unterschriften benutzt worden, sind aber noch erhältlich, nicht gerade mehr im Schreibwarenladen aber im Internet.

Kristallviolett. Totalfärbung für Torfmoospräparate. Man gibt einige Krümel des Pulvers in 75% Alkohol. Die Färbung unterscheidet sich prinzipiell nicht von der durch Methylenblau, wird aber als „angenehmer“ empfunden (Hölzer 2010), was aber Geschmackssache ist.

Methylenblau wässrig. Offenbar Zellulosereagenz. Klassische Totalfärbung von Torfmoospräparaten. Man gibt einen Tropfen dem in ein Uhrglas- oder Blockschälchen Pflanzenmaterial zu und überführt einzelne Blätter in einen Tropfen Wasser auf dem Objektträger. Bei anderen laubmoosen wird das Zentralgewebe blau gefärbt.

Methylgrün färbt die Sklerodermis blaugrün.

Wacker Färbung. Simultanfärbung aus Acriflavin, Acridinrot und Alcianblau. Färbt die Sklerodermis rot, das Zentralgewebe blau und den Zentralstrang tiefblau, bei Polytrichum die Epicortex („Epidermis“) rot, den Cortex blaugrün.

Das Sammeln und Bestimmen von Moosen

Sammeln

Will man Moose nur mal eben zum Mikroskopieren aus der Natur holen, kann man die in Plastikbeuteln transportieren und in diesen auch einige Tage (am besten kühl und dunkel im Kühlschrank) aufbewahren. Längerer Transport in Plastiktüten z.B. auf Reisen oder längere Aufbewahrung darin führt dazu, dass die feuchten Pflanzen vergeilen, keine ausreichende Photosynthese und Gasstoffwechsel haben und dann absterben. Will man Moose längere Zeit lebend aufbewahren, so kann man sie in der Natur in Plastik-Schraubekästen packen und darin transportieren oder zu Hause in Plastikdosen (Kühlschrankdosen) legen. Sie können dann gut an einem Nordfenster ohne direkte Sonneneinstrahlung gehalten werden, wenn man sie von Zeit zu Zeit lüftet oder den Deckel nicht völlig schließt und falls nötig mit Wasser besprüht (am besten demineralisiertes Wasser oder weichem Leitungswasser, kalkhaltiges Leitungswasser kann verdunsten und Kalkablagerungen hervorrufen, an denen die Moose sterben).

In diesen Fällen behalten die Moose ihr natürliches Aussehen. Man kann Moose aber auch sammeln, trocknen und bei späterer Gelegenheit wieder aufweichen. Das funktioniert auch nach 100 Jahren noch. Man sammelt Moose dann in Papierkapseln, die man aus A4 Kladdepapier faltet und bewahrt die in (Schuh)kartons auf. Darauf kann man auch den Fundort mit Datum notieren. Näheres findet sich in Anleitungen zum Sammeln von Moosen in Bestimmungsbüchern.

Bestimmen

Will man wissen, welche Arten man für seine mikroskopischen Untersuchungen gesammelt hat, braucht man Fachliteratur. Bilderbücher führen nur in wenigen Fällen zum Ziel, da zur genauen Unterscheidung der Arten mikroskopische Präparate erforderlich sind. Der Einstieg in die Moose ist vielleicht schwerer als man denkt, was auch an dem klassisch-trockenem Aufbau der Bestimmungsbücher liegt. Den Versuch einer Alternative kann man – nur für thallose Lebermoose – aus dem Internet herunterladen (Archive for Bryology Special Volume 1).

Deutschsprachige Bestimmungsliteratur:

- Frahm, J.-P., Frey, W. 2004. Moosflora. UTB 1250 (Ulmer), 538 S.
 Frey, W., Frahm, J.-P., Fischer, E., Lobin, W. 1995. Die Moos- und Farnpflanzen Europas. Kleine Kryptogamenflora Bd. IV, 6. Aufl. Stuttgart (Fischer)

Literatur

- Frahm, J.-P. 2012. Zum Bau und histologischen Terminologie von Laubmoosstämmchen. *Archive for Bryology* 132. 17 SS.
- Frey, W. 1981. Morphologie und Anatomie der Laubmoose. Pp. 379-478 in W. Schultze-Motel (ed.) *Advances in Bryology*. Vaduz.
- Gerlach, D. 1969. Mikroskopische Mikrotechnik. Stuttgart.(Thieme).
- 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. 2000. Untersuchungen zur Stämmchenanatomie dendroider Laubmoose. *Nova Hedwigia* 71: 519-538.
- 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.
- Hölzer, A. 2010. Die Torfmoose Südwestdeutschlands und der Nachbargebiete. Jena (Weissdorn).
- Kawai, I. 1970-91. Systematic Studies on the Conducting Tissue of the Gemetophyte in Musci 1-19. *The Science Reports of Kanazawa University* XV-XXXVI.
- Lorch, W. 1931. Anatomie der Laubmoose. *Handbuch der Pflanzenanatomie* II. Abteilung 1. Teil. Berlin.
- 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.
- Lorentz, P.G. 1867. Studien zur vergleichenden Anatomie der Laubmoose. *Flora* 50: 241-248.
- Nordhorn-Richter, G. 1984. Primäre Fluoreszenz bei Moosen. *Leitz Mitt. Wiss. u. Technik VIII* (6):167-170.
- 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.
- Schoemmer, F. 1949. Kryptogamen Praktikum. Anleitung zur mikroskopischen Untersuchung und Präparation der blütenlosen Pflanzen für Studierende und Liebhaber. Stuttgart.
- 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.
- Schumm, F. 1990. Mitteilungen der Mikro AG Stuttgart Heft 3, Sept. 1990
- Strasburger, E., Koernicke, M. 1949. Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. 11. Auflage. Jena (Fischer)
- Unger, F. 1861 Über den anatomischen Bau des Moosstammes. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien* XLIII.

- Wanner, G. 2004. Mikroskopisch-Botanisches Praktikum. Stuttgart (Thieme).
- Wijk, R. van der 1932. Morphologie und Anatomie der Musci. Pp. 1-40 in F. Verdoor (Hrsg.) Manual auf Bryology. The Hague.
- Zander, R.H. 1979. Techniques for study of Pottiaceae. *Taxon* 28: 643-644.