

Zeitschrift: Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen
Band: 67 (2015)

Artikel: Moose im Kanton Schaffhausen
Kapitel: Verwandtschaft und Biologie der Moose
Autor: Bergamini, Ariel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-584695>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 19.10.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

2 Verwandtschaft und Biologie der Moose

Moose wurden bis gegen Ende der 1990er Jahre meist als einheitliche Abstammungsgruppe angesehen. Mit dem Aufkommen molekularer Methoden änderte sich das Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse der Moose untereinander und zu den übrigen Pflanzengruppen aber grundlegend. Die drei schon lange unterschiedenen Hauptgruppen der Moose – die Laubmoose (Bryophytina), die Lebermoose (Marchantiophytina) und die Hornmoose (Anthocerotophytina) (Abb. 2.1) – werden heute als getrennte Abteilungen aufgefasst. Aufgrund einer Reihe von morphologischen, physiologischen und ökologischen Merkmalen, die den drei Gruppen gemeinsam sind, lässt sich eine gemeinsame Behandlung der drei Gruppen unter dem Begriff *Moose* aber rechtfertigen.

2.1 Moose – die ältesten Landpflanzen

Die Geschichte der Moose beginnt mit der Eroberung des Landes durch die ersten Pflanzen vor ca. 460–480 Millionen Jahren.

Abb. 2.1: Vertreter der drei Hauptgruppen der Moose. Oben: Laubmoos *Rhytidiadelphus triquetrus*. Die Art ist in Schaffhausen sehr häufig und ist in eher lichtreichen Wäldern, aber auch in Magerwiesen zu finden. Mitte: Lebermoos *Conocephalum conicum* aggr. mit abgeflachtem, niederliegendem Thallus. Dieses Lebermoos kommt am Grunde von Kalkfelsen in schattigen, luftfeuchten Schluchten, auf schattigen Forstwegen und entlang von Bächen vor. Unten: Hornmoos *Anthoceros agrestis* mit den typischen grünen bis braunschwarzen Hörnern (Sporophyten), die der Gruppe den Namen geben. Hornmoose findet man in der Schweiz selten im Herbst auf Stoppelfeldern und Brachen.



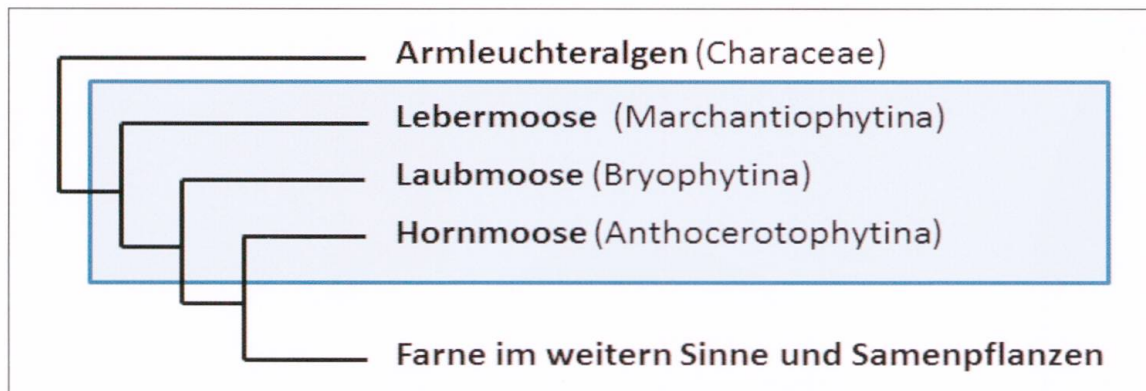


Abb. 2.2: Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den drei Hauptgruppen der Moose und den übrigen Landpflanzen (Farne im weiteren Sinne und Samenpflanzen) sowie den Armelechteralgen, welche als nächste heute noch lebende Verwandte aller Landpflanzen gelten (nach Shaw & Goffinet 2009 und Kadereit et al. 2014).

Stammesgeschichtliche oder phylogenetische Studien lassen vermuten, dass Moose zu den ältesten lebenden Landpflanzen gehören. Nach heutiger Auffassung bilden die Hornmoose die Schwestergruppe zu allen übrigen Landpflanzen (Abb. 2.2). Die direkten Vorfahren der Moose (und damit sämtlicher Landpflanzen) dürften bei den Grünalgen zu finden sein, wobei insbesondere die Characeae (Armelechteralgen), eine Gruppe der Grünalgen, eine Reihe gemeinsamer Merkmale mit den Landpflanzen aufweisen.

Die Rekonstruktion der Evolution der Landpflanzen beruht heutzutage meist auf Analysen des Erbgutes lebender Vertreter der Hauptgruppen des Pflanzenreiches (also Algen, Moose, Farne im weiteren Sinne und Samenpflanzen). Fossilien sind aus der Zeit, in der der Schritt an Land erfolgte, und der nachfolgenden frühen Differenzierung in verschiedene Gruppen nur wenige bekannt und diese lassen sich oft nicht klar einer bestimmten Gruppe zuordnen. Moose sind zudem allgemein viel schlechter fossilisiert als Gefäßpflanzen. Die Gründe dafür sind nicht ganz klar, doch dürfte das Fehlen von Holz und damit grosser, robuster Strukturen ein Grund dafür sein.

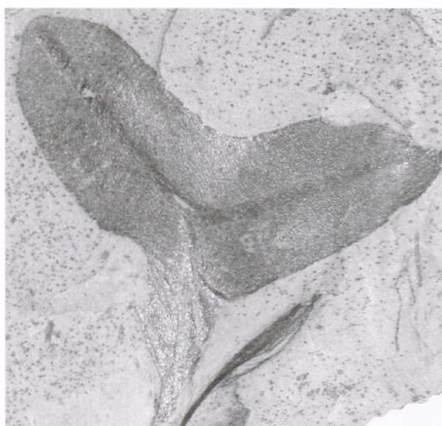


Abb. 2.3: *Metzgeriothallus sharonae*; mit ca. 385 Millionen Jahren ältester fossiler Nachweis eines Moooses (reproduziert aus VanAller Hernick et al. 2008 mit Bewilligung von Elsevier).

Früheste fossile Sporen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Lebermoossporen aufweisen, stammen aus dem Ordovizium vor ca. 470 Millionen Jahren. Die ältesten Fossilien,

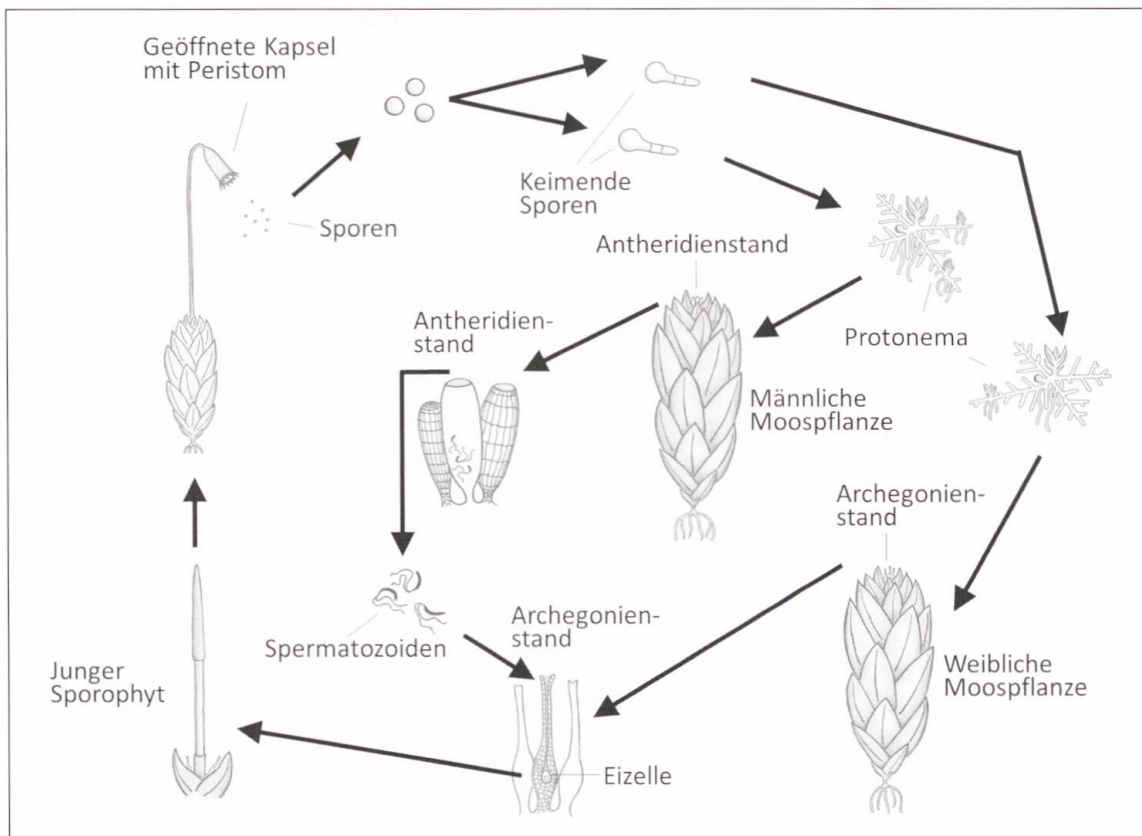


Abb. 2.4: Fortpflanzungszyklus der Moose mit dem charakteristischen Wechsel zwischen der gametangienbildenden und der sporenbildenden Generation.

bei denen es sich mit grosser Wahrscheinlichkeit um Moose handelt, stammen aus dem mittleren Devon vor ca. 380 Millionen Jahren und weisen eine grosse Ähnlichkeit zu thallosen Lebermoosen auf (Abb. 2.3). Die ältesten Fossilien, die den Laubmoosen zugeordnet werden können, stammen aus dem oberen Karbon (ca. 320 Millionen Jahre). Fossile Hornmoose tauchen deutlich später auf. Erste Hinweise auf Hornmoose stammen aus der Kreidezeit, doch finden sich eindeutige Fossilien erst im Tertiär (Eozän–Oligozän; 58–24 Millionen Jahre), und zwar in Bernstein aus der Dominikanischen Republik. Im Vergleich zu den anderen beiden Gruppen der Moose sind Hornmoose noch viel zerbrechlicher aufgebaut, was das späte Auftauchen von Fossilien erklären kann.

Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den drei Moosgruppen und zwischen ihnen und den übrigen Landpflanzen sind noch nicht restlos geklärt und werden teilweise kontrovers diskutiert. In Abbildung 2.2 sind diese Verwandtschaftsbeziehungen so dargestellt, wie sie zur Zeit als am wahrscheinlichsten gelten. Gemäss dieser Auffassung bilden die Lebermoose die

ursprünglichste Gruppe innerhalb der Moose, die Hornmoose bilden die nächsten Verwandten aller Gefäßpflanzen und die Laubmoose nehmen eine Zwischenstellung ein.

Auch wenn fossile Nachweise von Moosen kaum Auskunft über den Zeitpunkt ihrer Entstehung und ihrer frühen Differenzierung in die drei Hauptgruppen geben, so wird angenommen, dass sich die drei Gruppen schon vor über 420 Millionen Jahren gebildet haben, was bedeutet, dass jede der drei Gruppen eine mindestens 420 Millionen Jahre dauernde, unabhängige Evolution hinter sich hat. Zum Vergleich: Die ersten bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen), zu denen die grosse Mehrheit der Samenpflanzen zählt, erschienen erst in der frühen Kreidezeit, also vor ca. 140 Millionen Jahren.

2.2 Gemeinsame Merkmale der Moose

Zwar bilden die Laubmoose, die Lebermoose und die Hornmoose keine gemeinsame Abstammungseinheit, dennoch hält eine Reihe von Merkmalen die Moose als Gruppe zusammen und grenzt sie von den Algen und den übrigen Landpflanzen ab. Das wichtigste gemeinsame Merkmal der Moose ist ihr für Landpflanzen einzigartiger Lebenszyklus oder Generationswechsel (Abb. 2.4): Mit der Keimung der Spore beginnt das Wachstum einer neuen Moospflanze, dem Gametophyten. Die Sporen bilden bei den Laubmoosen

zuerst ein fädiges, grünes Geflecht, das sogenannte Protonema (Abb. 2.5), welches nach einer bestimmten Zeit Knospen bildet, aus denen sich die eigentlichen Moospflanzen entwickeln. Bei den Lebermoosen und den Hornmoosen ist höchstens ein sehr rudimentäres Protonema ausgebildet, und die Entwicklung der Moospflanzen beginnt mehr oder weniger direkt nach der Keimung der Spore.

Da die durch den Wind verbreiteten Sporen haploid sind, also nur einen einfachen Chromosomensatz besitzen, sind auch die eigentlichen grünen Moospflänzchen haploid. Nach einiger Zeit beginnen die Moospflänzchen Geschlechtsorgane auszubilden. Bei sehr schnelllebigen Arten werden diese schon wenige Wochen nach der Keimung



Abb. 2.5: Beim grünen, fädigen Überzug handelt es sich um das Protonema von *Polytrichum aloides*, einem Laubmoos, welches im Kanton Schaffhausen ziemlich selten an leicht sauren Wegborden in lichten Wäldern vorkommt. Deutlich zu erkennen sind die jungen Moospflänzchen, die aus dem Protonema spriessen.



Abb. 2.6: Männliche und weibliche Geschlechtsorgane eines Laubmooses (*Brachythecium salebrosum*). Links: Die bräunlichen, abgeflachten Organe sind die männlichen Geschlechtsorgane (Antheridien). Wenn sie reif sind, platzen sie oben auf und entlassen begeißelte Spermatozoiden. Die hier abgebildeten Antheridien sind bereits entleert. Zwischen ihnen befinden sich einzellreihige Fäden. Rechts: Drei weibliche Geschlechtsorgane (Archegonien) mit einigen Zellfäden dazwischen. Im etwas bauchigen unteren Teil der Archegonien befindet sich jeweils eine einzelne Eizelle.

gebildet, bei langlebigen Arten unter Umständen erst Jahre oder Jahrzehnte nach der Keimung. In den flaschenförmigen weiblichen Geschlechtsorganen (den Archegonien; Abb. 2.6) bildet sich jeweils eine Eizelle. In den männlichen Geschlechtsorganen (den Antheridien; Abb. 2.6) bilden sich Spermatozoiden aus.

Die Spermatozoiden sind begeißelt und erreichen aktiv schwimmend in einem Wasserfilm die Archegonien. Die Ausbreitungsstanz der Spermatozoiden ist allerdings klein. Aus eigenem Antrieb können sie knapp 10 cm zurücklegen. Archegonien und Antheridien müssen sich also räumlich nahe sein, damit es zu einer erfolgreichen Befruchtung kommen kann. Da viele Moose aber zweihäusig sind, Antheridien und Archegonien also auf verschiedenen Individuen gebildet werden, ist eine erfolgreiche Befruchtung oft erschwert. Bei einigen Arten haben die männlichen Pflanzen deshalb sogenannte *splash cups* entwickelt. Dabei bilden die dicht stehenden Antheridien zusammen mit



Abb 2.7: Männliche Pflanzen von *Rhizomnium punctatum*. Bei den schwarzen Zentren der Sprossspitzen handelt es sich um dicht zusammenstehende Antheridien, also männliche Geschlechtsorgane. Diese bilden hier mit den umgebenden Blättern sogenannte *splash cups* aus, die der Ausbreitung der Spermatozoiden dienen.



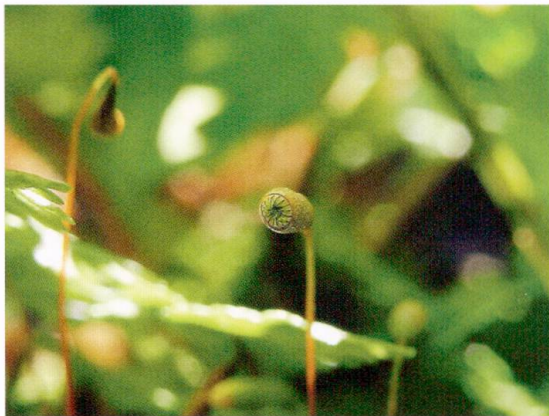
Abb. 2.8: Oben: *Atrichum undulatum*, ein sehr häufiges Laubmoos mit fast reifen Sporophyten. Die Hauben sitzen teilweise noch auf den Kapseln, teilweise sind sie bereits abgestossen und man kann die lang geschnäbelten Kapseldeckel erkennen. Unten: *Plagiochila porelloides*, ein beblättertes Lebermoos. Typisch für die Lebermoose sind die weissen, sehr fragilen Stiele der Sporophyten, die eine kugelige bis länglich-ovale, schwarze Kapsel tragen. Eine Kapsel (am oberen Rand) ist geöffnet und drei der vier Klappen sind zu erkennen.

den umgebenden Blättern flache Schalen aus (Abb. 2.7). Bei feuchter Witterung platzen die reifen Antheridien auf und die reifen Spermatozoiden werden in die splash cups entlassen. Trifft ein Regentropfen einen solchen splash cup, können die Spermatozoiden mehrere Dezimeter weit weggeschleudert werden. Damit erhöht sich die Ausbreitungsdistanz der Spermatozoiden und damit die Wahrscheinlichkeit, auf eine weibliche Pflanze zu stossen.

Auch konnte kürzlich experimentell gezeigt werden, dass kleinste Gliedertiere wie Springschwänze und Milben Spermatozoiden verbreiten und damit den Fortpflanzungserfolg von zweihäusigen Moosen deutlich steigern können.

Hat eine erfolgreiche Befruchtung stattgefunden, so entwickelt sich der sogenannte Sporophyt, die sporenerzeugende Generation. Der Sporophyt verfügt nun über einen doppelten oder diploiden Chromosomensatz, da sich ja Eizelle und Spermatozoid verschmolzen haben. Der reife Sporophyt ist relativ einfach aufgebaut und besteht bei Laub- und Lebermoosen aus einem Fuss, mit dem er im Gewebe des Gametophyten (der Moospflanze) verankert ist, einem mehr oder weniger robusten Stiel (der sogenannten Seta) und einer Kapsel (Abb. 2.8). Bei den Hornmoosen ist der Sporophyt ebenfalls mit einem Fuss im gametophytischen Gewebe verankert, ein Stiel fehlt aber und die Kapsel ist ein längliches, hornartiges Gebilde.

Die Sporophyten der Moose sind nie verzweigt und tragen immer nur eine Kapsel. In dieser werden die Sporen gebildet. Da der Sporophyt einen doppelten Chromosomensatz aufweist, die Sporen aber wieder einen einfachen, ist für die Bildung der Sporen eine sogenannte Reduktionsteilung (Meiose) notwendig. Die reifen Sporen werden bei den drei Moosgruppen in unterschiedlicher Weise aus der Kapsel entlassen. Die reifen Kapseln der **Lebermoose** öffnen sich beim Austrocknen durch vier Längsschlitze, wodurch sich vier Klappen bilden (Abb. 2.8). Diese biegen sich stark zurück und exponieren so die Sporen. Die Kapseln der **Laubmoose** sind zuerst noch von der sogenannten Haube bedeckt. Dabei handelt es sich um den oberen, mittlerweile stark erweiterten Teil des Archegoniums. Wenn die Sporophyten reif sind, löst sich diese Haube von der Kapsel und die Kapsel öffnet sich durch Abwerfen des Deckels (Abb. 2.8). Unter dem Deckel am Rande der Kapselöffnung befindet sich bei den Laubmoosen meist ein einfacher oder doppelter Zahnkranz, das sogenannte Peristom. Dieses besteht aus toten Zellwänden, und die Zähne des äusseren Kranzes reagieren auf die Witterung: bei feuchter Witterung legen sich die Zähne über die Kapselöffnung und verschliessen diese, bei trockener Witterung biegen sie sich zurück und geben die Öffnung



frei (Abb. 2.9). Die Kapsel der **Hornmoose**, das eigentliche Horn, öffnet sich mit zwei Klappen von oben nach unten.

Folgende weitere Merkmale zeichnen die Moose als Gruppe aus:

- Wasser- und Stoffleitsysteme sind oft gar nicht vorhanden oder nur schwach ausgeprägt. Moose sind unter anderem deshalb in ihrem Höhenwachstum eingeschränkt. Die grösste Moosart, *Dawsonia superba*, kann bis zu 60 cm hoch werden und kommt in Neuguinea, Australien und Neuseeland vor.
- Echtes Holz (Lignin) fehlt, Lignin-ähnliche Stoffe werden aber gebildet.
- Mit den Gefäßpflanzen vergleichbare Wurzeln fehlen. Die Würzelchen der Moose (die sogenannten Rhizoide) sind sehr einfach gebaute Zellfäden, die in erster Linie der Verankerung und teilweise

Abb. 2.9: Kapsel von *Bryum creberrimum* mit doppeltem Zahnkranz (Peristom) am Rande der Kapselöffnung. Oben: Die Zähne des äusseren Peristoms stehen bei trockener Witterung ab. Das innere Peristom bewegt sich hingegen kaum und liegt immer locker über der Kapselöffnung, so dass Sporen entweichen können, wenn die Kapsel durch Wind oder ein Tier bewegt wird. Mitte: Bei feuchter Witterung legen sich die Zähne über die Kapselöffnung. Unten: Detailansicht des Peristoms. Im Vordergrund zwei Zähne des äusseren Peristoms, im Hintergrund das kompliziert aufgebaute innere Peristom.

der externen Wasserleitung, also der Wasserleitung ausserhalb des Pflanzenkörpers, dienen (Abb. 2.10).

- Falls Blätter vorhanden sind, sind diese nie gestielt und immer einfach aufgebaut. Abgesehen von der Mittelrippe bestehen sie in den meisten Fällen nur aus einer einzigen Zellschicht.
- Moose sind immergrün, die Blätter werden nie abgeworfen.
- Im Gegensatz zu den Gefäßpflanzen fehlen den Blättern der Moose Spaltöffnungen. Auch eine effiziente Kutikula (eine aus Wachs bestehende Schutzschicht) fehlt. Moose können deshalb Wasserverlust durch Verdunstung nicht aktiv kontrollieren.
- Wasser und Nährstoffe werden über die ganze Oberfläche, also direkt über die Blätter und die Stämmchen, aufgenommen.
- Die meisten Moose sind wechselfeucht (poikilohydrisch), d. h. sie sind tolerant gegenüber Austrocknung. Wenn Moose austrocknen, rollen sich ihre Blätter oft in charakteristischer Weise ein oder legen sich eng an das Stämmchen. Ausgetrocknete Moose nehmen bei Regen schnell Wasser auf und können ihren Stoffwechsel innerhalb von Minuten wieder aktivieren (Abb. 2.11). Allerdings gibt es grosse Unterschiede zwischen den verschiedenen Moosarten hinsichtlich der Dauer der Austrocknung, die sie ertragen. Moose von sehr feuchten Standorten wie z. B. Mooren ertragen Austrocknung meist nur über kurze Zeit (wenige Tage), Moose von trockenen Standorten hingegen können über Wochen oder sogar Monate austrocknen, ohne Schaden zu nehmen. *Riccia macrospora*, ein mediterranes Sternlebermoos, hält hier den Rekord: Pflanzen, die über 23 Jahre lang trocken in einem Herbar gelegen hatten, bildeten drei Tage, nachdem sie wieder bewässert wurden, neue Zellen an den Thallusspitzen.



Abb. 2.10: *Dicranum scoparium* ist ein häufiges Laubmoos in eher lichten Wäldern. Die Würzelchen (Rhizoide) bilden bei dieser Art oft einen dichten, weisslichen Filz zwischen den Blättern. Dieser dient der Wasserleitung und -speicherung ausserhalb des eigentlichen Pflanzenkörpers.



Abb. 2.11: Moose können bei trockener Witterung vollständig austrocknen, ohne dabei Schaden zu nehmen. Oben: *Syntrichia ruralis* aggr. im trockenen Zustand. Die Blätter sind etwas verdreht und um das Stämmchen gelegt. Unten: Das gleiche Polster ungefähr 30 Sekunden, nachdem es mit etwas Wasser übergossen wurde.

Neben diesen Gemeinsamkeiten gibt es auch viele Unterschiede zwischen den Hauptgruppen der Moose. Auf diese wird im Folgenden kurz eingegangen.

2.3 Die drei Hauptgruppen der Moose

2.3.1 Lebermoose (Marchantiophyta)

Der Name *Lebermoose* stammt aus der mittelalterlichen Signaturenlehre. Da die Thalli des häufigen Brunnenlebermooses an die Lappen einer Leber erinnerten, wurde angenommen, dass das Brunnenlebermoos bei Leberleiden helfen könne.

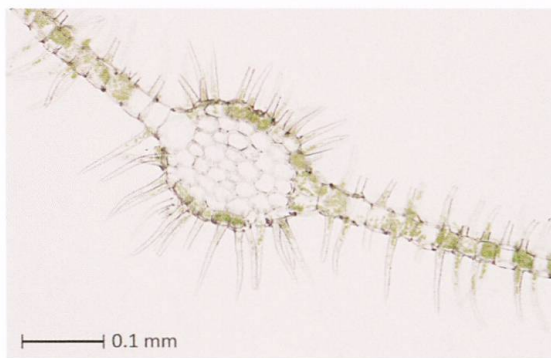


Abb. 2.12: *Apometzgeria pubescens*, ein einfach aufgebautes thalloses Lebermoos. Oben: Habitus. Unten: Thallusquerschnitt. Abgesehen von der mehrschichtigen Mittelrippe ist der Thallus bei dieser Art einschichtig. Die auffälligen Haare, die auf der Rippe und auf dem Thallus gebildet werden und der Art das samtige Aussehen geben, sind charakteristisch für diese Art und sonst bei keinem einheimischen Lebermoos zu finden.

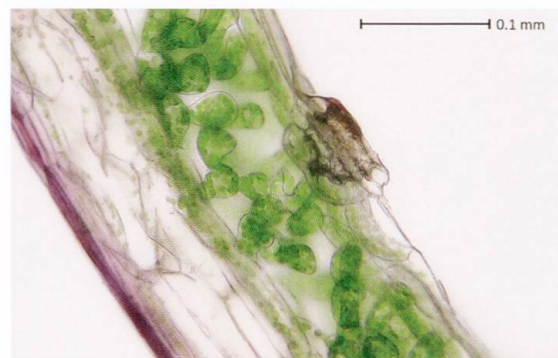


Abb. 2.13: Oben: Habitus von *Preissia quadrata*. Unten: Im Querschnitt zeigt sich der komplexe Aufbau der Thalli von *Preissia quadrata*. Das photosynthetisch aktive Gewebe ist deutlich zu erkennen: Es besteht aus einem lockeren, grünen Zellnetz. Gegen oben wird es von einer farblosen Zellschicht (der Epidermis) geschützt, unten folgt das Grundgewebe. In der Epidermis sind tonnenförmige Poren eingelassen (eine ist im Bild längsgeschnitten). Diese ermöglichen den Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und dem photosynthetischen Gewebe, haben also die gleiche Funktion wie die Spaltöffnungen der Blätter der Blütenpflanzen.



Wie die Moose im Allgemeinen findet man auch Lebermoose in fast allen Lebensräumen. Es wird geschätzt, dass weltweit um die 5000 Lebermoosarten vorkommen. Lebermoose sind eine sehr vielfältige Gruppe. Einige Arten bestehen aus einfach aufgebauten, abgeflachten Vegetationskörpern (sogenannten Thalli, Abb. 2.12), andere besitzen komplex aufgebaute Thalli, die in ihrem Aufbau an die Laubblätter der Blütenpflanzen erinnern (Abb. 2.13). Die Mehrzahl der Lebermoose ist aber beblättert (Abb. 2.14).

Die Blätter können sehr verschieden gestaltet sein und oft findet man zwei- bis mehrzipfelige Blätter. Teilweise sind die Blätter auch komplex aufgebaut mit Unter- und Oberlappen, wobei der Unterlappen sackartig ausgeprägt sein kann wie z. B. beim Wassersackmoos *Frullania dilatata* (Abb. 2.15). Die Blätter sind in zwei oder drei Reihen, aber niemals spiralg angeordnet. Eine Mittelrippe ist nie vorhanden. Mit diesen Merkmalen lassen sich die Lebermoose schon gut von den allermeisten Laubmoosen unterscheiden.

Sobald Sporophyten vorhanden sind, können Lebermoose eindeutig als solche erkannt werden (Abb. 2.8, 2.16): Die Sporophyten haben einen weissen, fragilen Stiel, der eine rundlich bis länglich-ovale,

Abb. 2.14: Vielfalt der beblätterten Lebermoose. Oben: *Plagiochila asplenioides* mit abgerundeten Blättern. Mitte: *Lophocolea bidentata* mit zweilappigen Blättern. Zwischen den bleichen Lebermoos-Sprösschen sind junge Sporophyten eines darunterliegenden Laubmooses zu sehen. Unten: *Blepharostoma trichophylla* mit stark reduzierten Blättern, die nur noch aus drei Zellfäden bestehen.

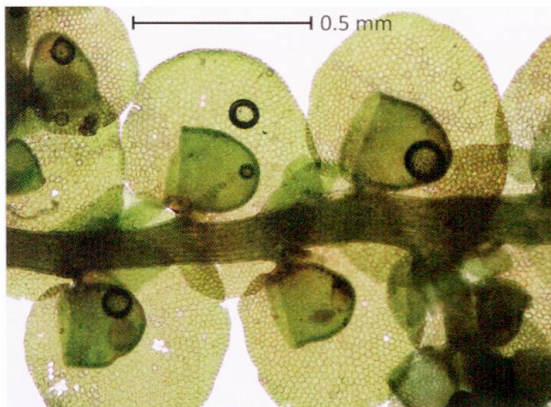


Abb. 2.15: *Frullania dilatata*, das Wasser-sackmoos, ein beblättertes Lebermoos. Oben: Typisches Erscheinungsbild auf der Borke eines Laubbaums, wie es in den Wäldern des Kantons Schaffhausen häufig zu sehen ist. Unten: Präpariert man ein Stämmchen ab und schaut es unter dem Mikroskop von unten an, wird der komplizierte Aufbau der Blätter erkennbar. Sie bestehen jeweils aus einem rundlichen Oberlappen und einem sackartig ausgeprägten Unterlappen. In diesen Säcken findet man Rädertierchen und weitere Organismen, die dort gut geschützt in der etwas feuchteren Umgebung leben.

Abb. 2.16: Auch wenn Lebermoose sehr verschieden aussehen können, sind sie an den einheitlich gebauten Sporophyten gut zu erkennen. Oben: *Radula complanata*, ein beblättertes Lebermoos, das häufig auf der Borke von Laubbäumen zu finden ist. Die weissen Stiele der Sporophyten sind hier nur wenige Millimeter lang. Unten: *Pellia epiphylla*, ein thallöses Lebermoos, das bislang im Kanton Schaffhausen nur an einer Stelle gefunden wurde. Die Stiele der reifen Sporophyten sind hier mehrere Zentimeter lang. Sie sind aber genau gleich aufgebaut wie die viel kleineren Sporophyten von *Radula complanata*.



Abb. 2.17: *Marchantia polymorpha*, das Brunnenlebermoos, mit schirmchenartig ausgebildeten Sporangienträgern. Die Sporophyten werden hier auf der Unterseite der Schirmchen gebildet.

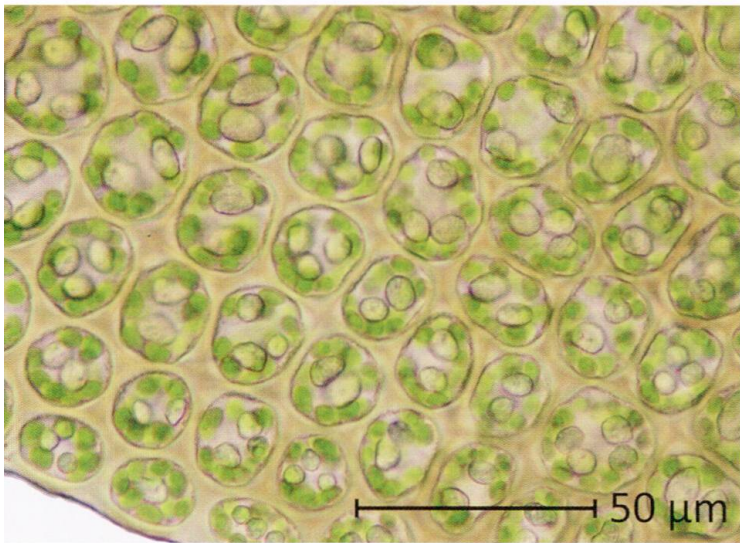


Abb 2.18: Blattzellnetz von *Scapania aspera*, einem beblätterten Lebermoos. Innerhalb der Zellen sind die grünen Chloroplasten und die deutlich grösseren, etwas blassen, rundlich bis ovalen Ölkörper zu sehen.

schwärzliche Kapsel trägt. Die Kapsel öffnet sich meist mit vier Klappen. Bei einigen Arten werden die Sporophyten auch auf eigenartig gebildeten Trägern ausgebildet, so z. B. beim bekannten Brunnenlebermoos (*Marchantia polymorpha*, Abb. 2.17). Ein weiteres Merkmal, welches unter allen Pflanzen nur die Lebermoose aufweisen und das deshalb auch ein gutes Argument für ihre Abstammung von einem einzigen Vorfahren ist, sind die Ölkörper (Abb. 2.18). Dabei handelt es sich um Zellorganellen, die aus ölartigen Terpenen aufgebaut sind. Erstaunlicherweise ist ihre Funktion weitgehend unbekannt, doch wird vermutet, dass sie Schutz vor Herbivoren bieten oder auch vor Kälte schützen.

2.3.2 Laubmoose (Bryophyta)

Die Laubmoose bilden mit weltweit rund 12'000 Arten die artenreichste Gruppe der Moose. Die kleinsten Laubmoosarten erreichen ausgewachsen nur gerade einige Millimeter Höhe, während die grössten Arten bis gegen 60 cm hoch werden. Laubmoose weisen eine grosse Vielfalt an unterschiedlichen Wuchsformen auf (Abb. 2.19). Im Gegensatz zu den Lebermoosen sind die Laubmoose immer beblättert, thallose Formen kommen nicht vor. Die Blätter sind normalerweise spiralig angeordnet, doch kommen auch zwei- oder dreizeilig beblätterte Arten vor.



Abb. 2.19: Vielfalt der Laubmoose. Oben links: *Dicranella varia*; oben rechts: *Ulota bruchii*; Mitte links: *Racomitrium canescens*; Mitte rechts: *Climacium dendroides*; unten links: *Drepanocladus trifarius*; unten rechts: *Brachythecium rutabulum*. Alle abgebildeten Arten mit Ausnahmen von *Drepanocladus trifarius* können im Kanton Schaffhausen gefunden werden.

Abb. 2.20: Die Blätter einiger Laubmoose sind auffällig gezähnt und teilweise gesäumt, wie z. B. bei *Mnium hornum*. Bei dieser Art sind am Blattrand einige Zellen stark verlängert und zudem sind auffällige, grosse Zähne ausgebildet. Die Blattrippe endet bei dieser Art kurz vor der Blattspitze.

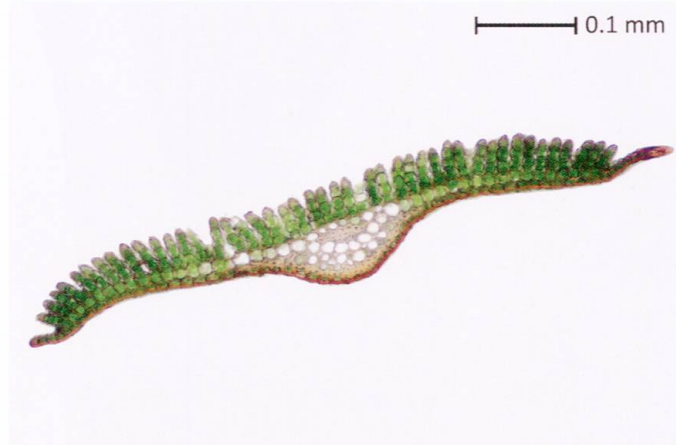
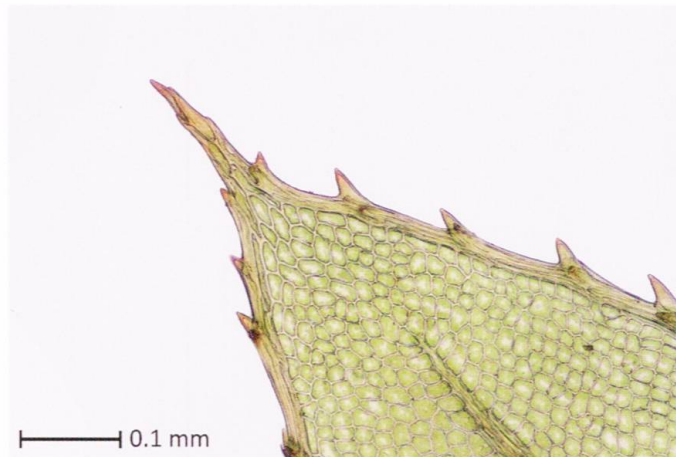
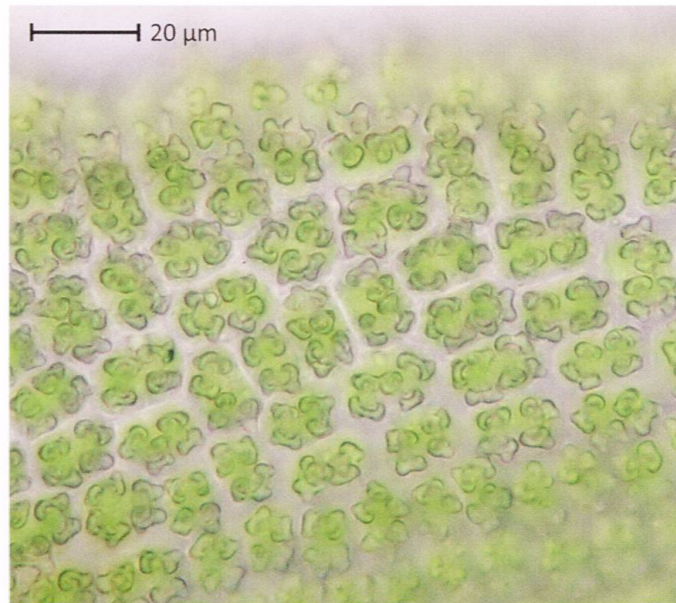


Abb. 2.21: Oben links: Blattquerschnitt von *Dicranum viride*: Die Blattfläche besteht aus einer einzigen Zellschicht; nur die Rippe ist mehrschichtig. Abgesehen von einem mittleren Band grösserer Zellen sind die Zellen der Rippe sehr klein und haben stark verdickte Zellwände. Oben rechts: Arten der Familie der Polytrichaceae besitzen sogenannte Assimilationslamellen. Dabei handelt es sich um 4–6 Zellen hohe, grüne Lamellen, die vom Blattgrund bis zur Spitze durchlaufen. Da die Lamellen die Blattfläche stark vergrössern, können Polytrichaceae mehr Licht für die Photosynthese ausnutzen als Moose mit nur einschichtigen Blättern. Unten rechts: Bei einigen Arten, wie hier bei *Syntrichia ruralis*, ist die Zelloberfläche mit Papillen versehen, deren Funktion allerdings nicht ganz klar ist. Auffälligerweise findet man Papillen vor allem bei Moosen trockenerer Habitate.



Die kleinsten Blätter der Laubmoose sind nicht einmal einen Millimeter lang, die längsten können 6 cm erreichen, und zwar bei der im tropischen Amerika vorkommenden Art *Syrrhopodon porlifer* var. *tenuifolius*. Bei vielen Arten weisen die Blätter eine Mittelrippe auf und der Blattrand ist oft gezähnt oder mit speziell ausgeprägten, langen Zellen gesäumt (Abb. 2.20).

Die Blätter sind normalerweise eine Zellschicht dick. Einzig die Rippe ist mehrschichtig und weist oft Zellen mit stark verdickten Wänden auf, die dem Blatt eine gewisse Stabilität geben (Abb. 2.21). Einige Arten besitzen allerdings auch mehrschichtige Blätter oder Blätter mit speziellen Strukturen wie z. B. die Assimilationslamellen der Polytrichaceae (Abb. 2.21). Viele Arten, insbesondere Mitglieder der Familie der Pottiaceae, weisen Papillen auf den Blattzellen auf (Abb. 2.21). Auch sogenannte Glashaare treten nur bei den Laubmoosen auf. Dabei handelt es sich um die Blattrippe, die als farbloses Haar aus der Blattspitze austritt. Glashaare finden sich vor allem bei Moosen, die auf trockenen Felsen und Mauern wachsen, wie z. B. der auf Betonmauern häufigen *Tortula muralis* (Abb. 2.22). Die Glashaare können verschiedene Funktionen haben. So wird angenommen, dass sie einen wichtigen Strahlungsschutz darstellen oder

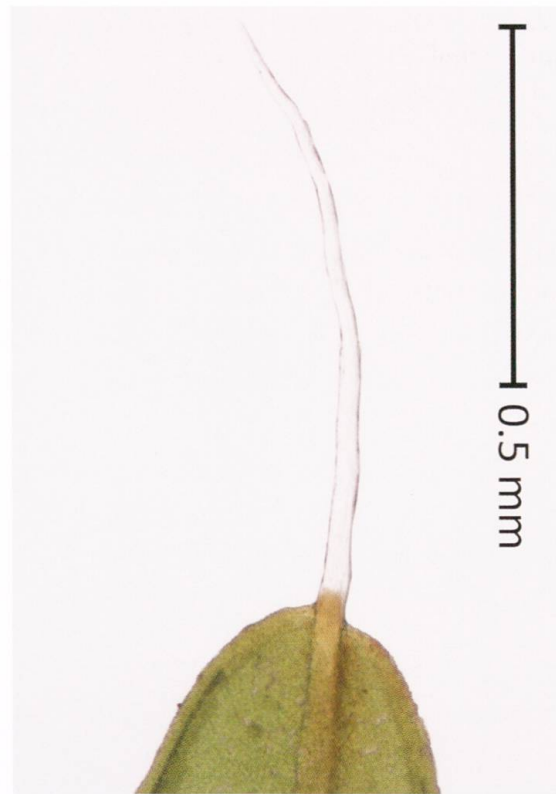


Abb. 2.22: Blattspitze mit Glashaar von *Tortula muralis*, einem auf Beton, Mauern und Kalkfelsen häufigen Polstermoos.



Abb. 2.23. An Glashaaren findet man am Morgen oft Tautropfen, wie hier bei *Grimmia pulvinata*.

auch als Taufänger dienen und so den Moosen am Morgen Feuchtigkeit zuführen (Abb. 2.23).

Auch Laubmoose können am einfachsten aufgrund ihres Sporophyten erkannt werden. Nur bei den Laubmoosen wird der obere Teil des Archegoniums abgerissen und bildet eine Haube aus, die mit der jungen Kapsel emporgehoben wird und sie schützt. Ebenfalls nur bei den Laubmoosen öffnet sich die Kapsel mit einem Deckel und nur bei ihnen ist ein Zahnkranz (Peristom) um die Kapselöffnung zu finden (Abb. 2.9). In den meisten Fällen löst sich der Kapseldeckel einfach von der Kapsel ab, sobald die Sporen reif sind.

Bei den Torfmoosen (*Sphagnum* spp.) geschieht dies allerdings spektakulärer. Die kugeligen, reifen Kapseln (Abb. 2.24) bauen im Innern einen Druck von zwei bis fünf Bar auf (zum Vergleich: 2.5 Bar entsprechen etwa dem Druck in einem Autoreifen), indem Gase eingelagert werden und sich die



Abb. 2.24: Torfmoos (*Sphagnum angustifolium*) mit Sporophyten. Die reifen Kapseln sind bei den Torfmoosen immer kugelig und dunkelbraun gefärbt. Einige Kapseln haben den Deckel bereits abgeworfen und die Sporenmasse ausgeschleudert.

Kapsel in der Sonne durch Austrocknung stark zusammenzieht. Sobald der Druck in der Kapsel genügend gross ist, wird der Kapseldeckel zusammen mit den Sporen explosionsartig zehn bis zwanzig Zentimeter in die Höhe geschleudert (Abb. 2.25). Dies reicht bereits, damit die Sporen etwas turbulenterer Luftschichten erreichen und durch den Wind weiter transportiert werden können.

Bei den Laubmoosen ist zudem der Kapselstiel, die sogenannte Seta, viel robuster aufgebaut als bei den Lebermoosen und bleibt meist über mehrere Monate erhalten.

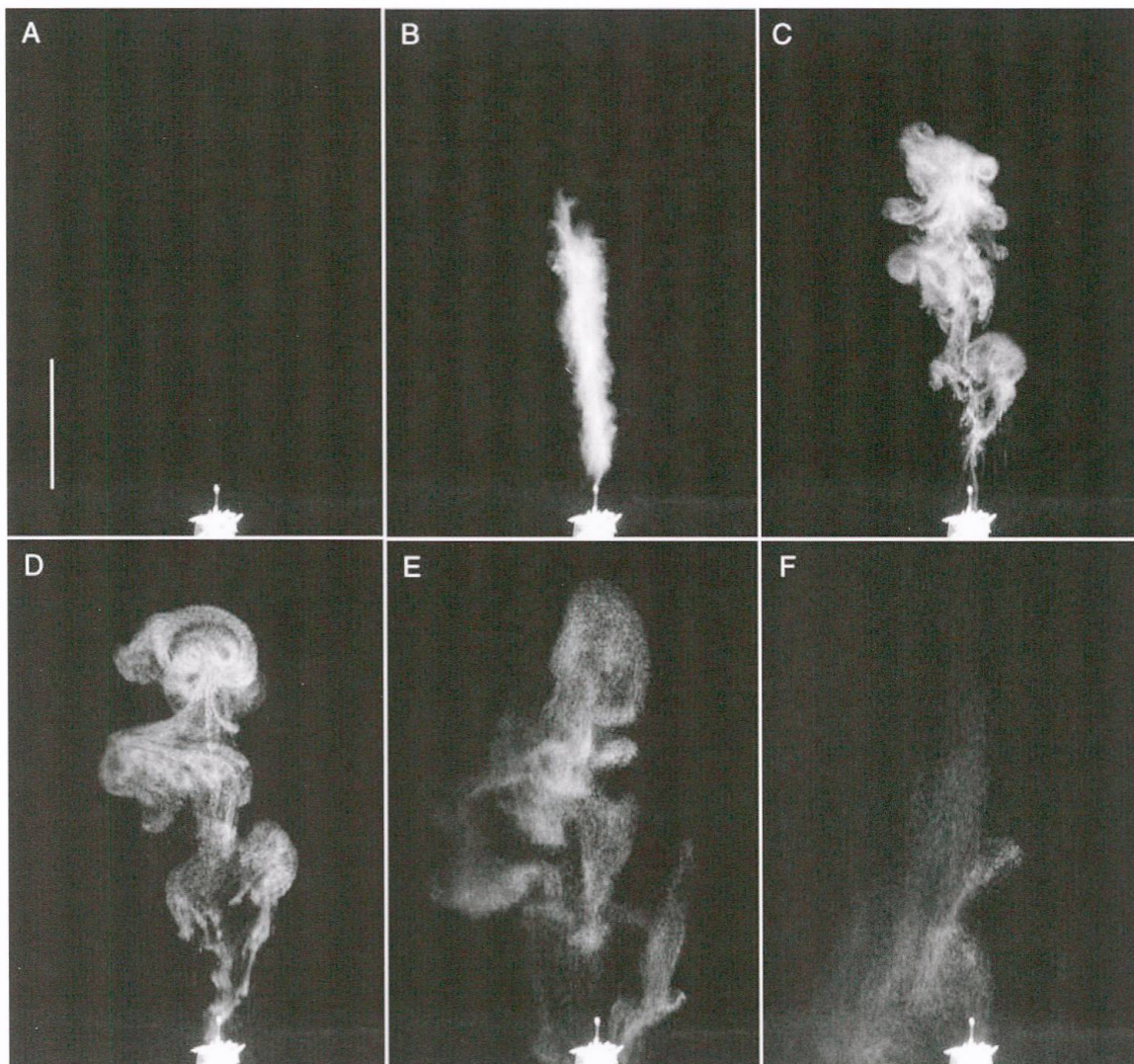


Abb 2.25: Explosionsartige Entleerung einer Torfmooskapsel. Bild D zeigt die Sporenwolke 0.72 Sekunden nach dem explosionsartigen Abwurf des Kapseldeckels. Nach fünf Sekunden (Bild F) sind die Sporen schon wieder am Sinken und viele sind bereits gelandet. Die Länge des Massstabs in Bild A beträgt 5 cm (reproduziert aus Sundberg 2011 mit Bewilligung von Oxford University Press).

2.3.3 Hornmoose (*Anthocerotophyta*)

Mit weltweit 150 Arten bilden die Hornmoose die artenärmste Gruppe der Moose. In der Schweiz kommen nur gerade drei Arten vor. Im Kanton Schaffhausen wurden bislang keine Hornmoose gefunden. Es scheint aber nicht ausgeschlossen, dass wenigstens *Anthoceros agrestis* (Abb. 2.1), die häufigste der drei Schweizer Hornmoosarten, bei uns vorkommt, bisher aber übersehen wurde. Hornmoose haben einen relativ einfach gebauten Thallus (beblätterte Formen gibt es nicht) und sehen deshalb, zumindest so lange keine Sporophyten vorhanden sind, den thallösen Lebermoosen ähnlich. Mikroskopisch sind sie allerdings einfach zu erkennen. Im Gegensatz zu allen anderen Moosen findet sich in den Zellen der Hornmoose nur ein einziger, grosser Chloroplast. Dieser enthält zudem Pyrenoide. Diese spielen eine wichtige Rolle bei der Photosynthese und sind sonst nur bei verschiedenen Algengruppen zu finden. Unter anderem deshalb galten Hornmoose lange Zeit als die ursprünglichste der drei Moosgruppen. Erst neuere, auf genetischen Analysen beruhende Studien zeigen, dass die Hornmoose wahrscheinlich die den Gefässpflanzen am nächsten verwandte Gruppe darstellen (Abb. 2.2). In den sehr locker aufgebauten Thalli der Hornmoose kann man öfters *Nostoc*-Kolonien finden. Das sind Blaualgen oder Cyanobakterien, die Luftstickstoff fixieren und somit in eine für Pflanzen verfügbare Form bringen. Damit tragen sie zur Stickstoffversorgung der Hornmoose bei und profitieren selbst von den Hornmoosen durch den Schutz, den ihnen die Thalli gewähren. Wenn Hornmoose ihre auffälligen hornförmigen Sporophyten bilden, sind sie auch von blossem Auge einfach zu erkennen; dadurch unterscheiden sie sich deutlich von den Lebermoosen.

2.4 Sexuelle und asexuelle Fortpflanzung

Die Geschlechtsorgane der Moose können beide auf dem gleichen Individuum ausgebildet werden (einhäusige Arten) oder auf verschiedenen Individuen (zweihäusige Arten). Im letzteren Fall gibt es also männliche und weibliche Pflanzen. Da wie bereits erwähnt die Spermatozoiden keine grossen Distanzen zurücklegen können, müssen die beiden Geschlechter räumlich nahe beisammen sein, um eine erfolgreiche Befruchtung zu ermöglichen. Dies ist bei einhäusigen Arten immer der Fall. Bei zweihäusigen Arten hingegen können die Distanzen zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen schnell zu gross für eine Befruchtung sein. Einhäusige Arten bilden denn auch viel häufiger Sporophyten als die zweihäusigen Arten. Sporophyten bei einhäusigen Arten gehen oft aus Selbstbefruchtung hervor, doch scheint dies kein Nachteil zu

sein. Wenn allerdings die Bildung von Sporophyten ein Vorteil ist, um langfristig überleben zu können, dann müssten zweihäusige Arten eigentlich relativ selten sein. Doch genau das Gegenteil ist der Fall: fast 60 % der Laubmoose und 70 % der Lebermoose sind zweihäusig. Ist sexuelle Fortpflanzung bei Moosen vielleicht gar nicht so wichtig? Auffällig ist, dass sich neben der sexuellen verschiedenste Formen der asexuellen oder vegetativen Fortpflanzung entwickelt haben.

Sehr viele Moose haben «unendliches» Wachstum: Sie wachsen an der Sprossspitze, bilden Äste aus und verzweigen sich. Die älteren Sprossabschnitte werden irgendwann unter dem Laub begraben und zersetzen sich, während die Spitze weiter wächst. Besonders raffiniert geschieht dies beim Etagenmoos *Hylocomium splendens*, welches jährlich eine neue Etage ausbildet und sich so über das Laub emporheben kann (Abb. 2.26). Durch dieses sogenannte klonale Wachstum können Moose grosse Flächen bedecken, unter Umständen mit nur einem einzigen oder ganz wenigen genetischen Individuen. Viele



Abb. 2.26: Vegetative Vermehrung bei Moosen: Das Etagenmoos *Hylocomium splendens* bildet jedes Jahr eine neue Etage, während die älteren Sprossabschnitte langsam unter dem Laub begraben werden.

Arten haben auch spezialisierte vegetative Fortpflanzungseinheiten entwickelt (Abb. 2.27). Die vegetativen Fortpflanzungseinheiten fallen leicht ab und können bei Regen weggeschwemmt oder auch mit Tieren verbreitet werden. Gelangen sie an geeignete Standorte, können sie anwachsen und neue Moospflänzchen bilden. Bei einigen Arten können sogar die Blätter als Fortpflanzungseinheiten dienen. Beispielsweise sind bei *Mnium stellare* die Blätter oft brüchig; gelangen die Blattfragmente an geeignete Orte, können sie Würzelchen und neue Sprösschen ausbilden (Abb. 2.28). Die vegetativen Fortpflanzungseinheiten dienen allerdings kaum der Fernverbreitung, da sie im Allgemeinen schwerer und weniger widerstandsfähig als Sporen sind.

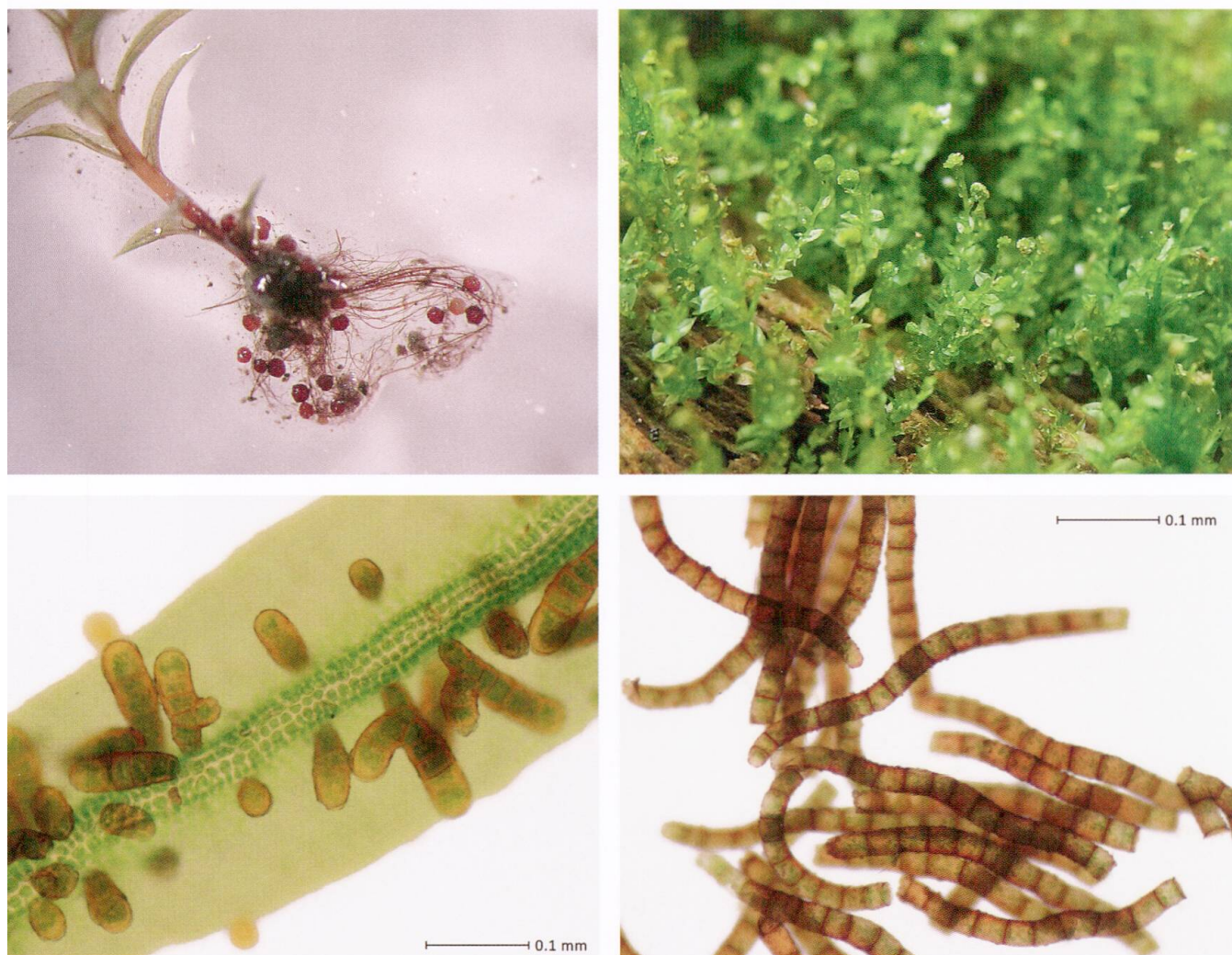


Abb. 2.27: Spezialisierte vegetative Fortpflanzung bei Moosen. Oben links: *Bryum rubens* mit roten Gemmen an den Rhizoiden. Oben rechts: *Tetraphis pellucida* mit Brutbecherchen am Ende der Sprosse. In diesen werden linsenförmige Brutkörper gebildet. Unten links: *Orthotrichum lyellii* mit Brutkörperbildung auf den Blättern. Unten rechts: Fädige Brutkörper aus den Blattachseln von *Encalypta streptocarpa*.

Im Vergleich zur sexuellen Fortpflanzung sind die zu investierenden Ressourcen in die asexuelle Fortpflanzung geringer. Unter suboptimalen Bedingungen werden weniger Sporophyten gebildet und es wird mehr in die asexuelle Fortpflanzung investiert. So bilden die gleichen Moose in polaren Gebieten viel seltener Sporophyten aus als in den gemässigten Breiten. Auch ist die vegetative Fortpflanzung weniger an einen verfügbaren Wasserfilm gebunden als die sexuelle. Mindestens für die lokale Ausbreitung bzw. das Halten des Wuchsortes dürfte deshalb die asexuelle Fortpflanzung Vorteile gegenüber der sexuellen aufweisen.

Bei vielen Moosen können beliebige Teile des Pflanzenkörpers neue, lebensfähige Moospflänzchen ausbilden. Zerstückelt man Moose mit der Schere, so wachsen bei vielen Arten die entstanden Stücke problemlos weiter und bilden Würzelchen aus. Diese Regenerationsfähigkeit von Moosen bleibt lange erhalten. Deshalb ist es bei Moosen schwierig festzustellen, ob ein Sprösschen noch lebt oder tot ist. So können aus scheinbar toten, braunen Stämmchen, die z. B. unter einer dicken Laubschicht begraben waren, neue grüne Sprösschen wachsen, sobald sie wieder ans Licht kommen. Ein extremes Beispiel für die Regenerationsfähigkeit von Moosen wurde erst kürzlich entdeckt: Moose, die vor über 400 Jahren in Kanada während der kleinen Eiszeit von Gletschern zugedeckt wurden und nun mit dem Rückzug der Gletscher wieder zum Vorschein gekommen sind, bildeten teilweise neue Sprösschen aus.

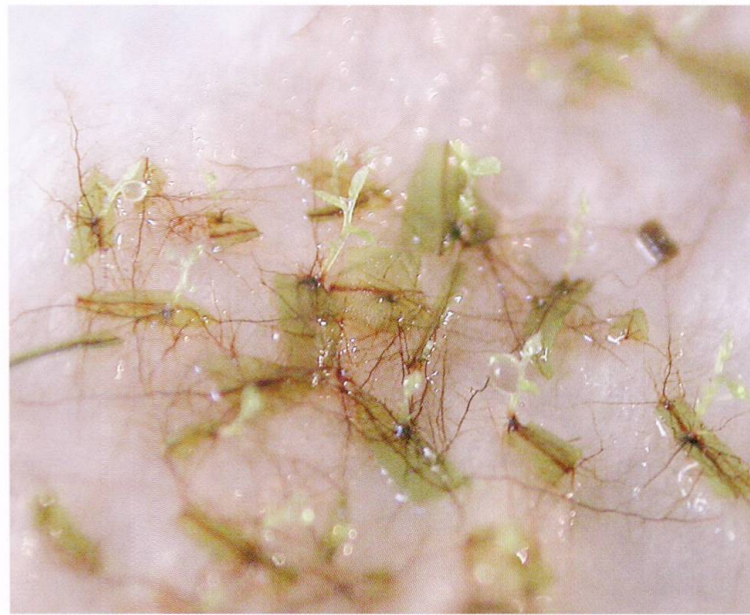


Abb. 2.28: Einzelne Blätter von *Mnium stellare* bilden in einer Petrischale auf einem feuchten Papiertaschentuch zahlreiche neue Rhizoide und Moospflänzchen aus. Die Blätter sind bei dieser Art oft brüchig und fallen leicht ab. Sie dienen deshalb auch der vegetativen Vermehrung.