

Moose – lebende Fossilien

Jan-Peter Frahm

Moose haben sich in letzter Zeit überraschend als eine der konservativsten Pflanzengruppen herausgestellt. Selbst die ältesten bekannten Fossilien aus dem Paläozoikum gleichen heutigen Vertretern und lassen sich in rezente Familien oder Gattungen einordnen.

Moose haben sich innerhalb von mehr als 300 Millionen Jahren kaum verändert. Ihr Ursprung liegt noch weiter zurück. Erste Untersuchungen von Laubmoos-Einschlüssen in Dominikanischem Bernstein (Abbildung 1) ergaben, daß selbst vor 25–40 Millionen Jahren auf der Karibik-Insel Hispaniola die gleichen Arten wie heute vorkamen. Noch im letzten Jahrhundert konnte man fossile Moose fast

nur aus dem Tertiär und Quartär. Man war damals der Meinung, daß Moose wegen des Fehlens verholzter Teile nicht fossilisieren. Erst zu Anfang dieses Jahrhunderts wurden die ersten Moose aus dem Karbon von England bekannt. Bis zum Jahre 1959 kannte man schon 33 Arten aus dem Paläozoikum und Mesozoikum [1], 1967 bereits 68 Arten [2, 3]. Inzwischen sind noch weitere fossile Moose im Perm Rußlands [4] und der Antarktis [5] gefunden worden.

Ursprünglich hat man fossile Moose in einige wenige künstliche Gattungen (*„Muscites“*, *„Hepaticites“*, *„Thallites“*, *„Marchantites“*, *„Jungermannites“*) gestellt, die lediglich ausdrücken, daß es sich dabei um fossile Laub- oder Lebermoose handelt. Neuere Untersuchungen der Fossilien oder auch neue, besser



Abb. 1. Das Laubmoos *Neckera* spec., fossil in Dominikanischem Bernstein. Länge des Pflanzenfragments: 6 mm.

erhaltene Fossilfunde erlaubten, Strukturen zu erkennen, die ermöglichten, detailliertere Bezeichnungen zu vergeben. Diese Namen (*„Ricciopsis“*, *„Pallaviciniites“*) drücken aus, daß es sich dabei um Arten handelt, die in die Verwandtschaft lebender Gattungen (*Riccia*, *Pallavicinia*) gehören können. Selbst die ältesten bekannten fossilen Moose sind offensichtlich den heutigen äußerlich so ähnlich, daß sie ohne weiteres in rezente Familien oder selbst Gattungen gestellt werden können. Damit entfällt bei den Moosen die Möglichkeit, Hinweise über die Evolution aus Fossilien zu gewinnen. Moose sind demzufolge morphologisch weitaus konservativer als andere Pflanzengruppen. Einige waren schon vor mehr als 300 Millionen Jahren so gestaltet wie heute. Der tatsächliche Ursprung dieser

Pflanzengruppe liegt also noch weiter zurück und läßt sich an Hand vorhandener Fossilien nicht klären, womit hypothetisch bleibt, von welchen Pflanzengruppen sich die Moose abgeleitet und wie sie sich weiterentwickelt haben. Das älteste erhaltene Moos mit einem Alter von circa 350 Mio Jahren ist das Lebermoos *Pallavicinites devonicus* aus den USA. Es läßt sich in die heutigen Metzgeriales stellen.

Im Devon sind weiterhin nur thallöse Lebermoose gefunden worden, deren Thalli *Anthoceros*- oder *Riccia*-artig sind. Das älteste Laubmoos, *Muscites plumatus*, stammt aus dem Karbon von England und läßt sich den heutigen Bryales zuordnen. Aus dem Perm sind die ersten torfmoosartigen Laubmoose bekannt. Sie weisen bereits die für Torfmoose charakteristische Differenzierung der Blattzellen in assimilierende Chlorocyten und wassergefüllte Hyalocyten auf, besitzen aber große Blätter mit Mittelrippe. Sie werden deshalb in die eigene Ordnung Protosphagnales gestellt. Ob sie allerdings direkte Vorfahren unserer heutigen Torfmoose sind, bleibt fraglich. Ebenfalls im Perm sind bereits die ersten seitenfrüchtigen (pleurocarpen) Laubmoose bekannt. Vergleicht man Blätter fossiler (280

Millionen Jahre alter) Moose aus dem Perm (Abbildung 2) mit Blättern rezenter Moose, so kann man keinerlei strukturelle Unterschiede feststellen (Abbildung 3).

Moose aus Mesozoikum und Tertiär

Der Fossilinhalt mesozoischer Schichten an Moosen ist relativ arm, da es sich damals um überwiegend aride Gebiete gehandelt hat, die nicht die Möglichkeiten zur Fossilisierung boten wie die paläozoischen oder tertiären Sumpfwälder. In diese Zeit fällt die Differenzierung trockenangepaßter Sippen, wie man aus der Interpretation heutiger Areale schließen kann. Diese umfassen die Trockengebiete Nordamerikas, Nordafrikas und Vorderasiens und lassen auf eine Entstehung zu einer Zeit schließen, als die Kontinente noch nicht getrennt waren. Die vorhandenen Fossilien ähneln heutigen Vertretern der Anthocerotales, Marchantiales, Metzgeriales, Jungermanniales, Sphagnales und Bryales. Unter den Bryales ähneln manche Fossilien sehr stark heutigen Vertretern der Gattung *Mnium* oder *Bryum* oder sogar sehr spezialisierten Gattungen wie *Schistostega* oder *Fissidens*. Andere weisen heute nicht mehr vorhandene Merkmale auf, wie beispielsweise Blätter mit drei Rippen, und repräsentieren daher offenbar ausgestorbene Sippen. Zur Illustration der Übereinstimmung mesozoischer Fossilien von Moosen mit rezenten Arten ist hier eine Abbildung von *Hepaticites oishii* (Abbildung 4) aus dem Trias von Japan (circa 200 Millionen Jahre alt) dem rezenten Lebermoos *Riccia canaliculata* (Abbildung 5) gegenübergestellt.

Aus tertiären Aufschlüssen sind weitaus mehr fossile Moose bekannt als aus dem Mesozoikum. Von europäischen Fundstätten sind 40 Laubmoos-Arten aus dem Miozän und 79 Laubmoos-Arten aus dem Pliozän bekannt [6]. Von diesen Arten existieren bis auf vier alle noch bis zum heutigen Tag. Diese vier könnten in der Zwischenzeit ausgestorben sein. Vielleicht stellt sich jedoch bei einer Überprüfung der fossilen Belege heraus, daß es sich dabei um wenig bekannte, aber heute noch in den Tropen vorkommende Arten handelt, wie es schon bei zwei Arten der Fall war. Die überwiegende Anzahl der tertiären Arten kommt auch heute noch in Europa vor; nur 16 Arten finden sich außerhalb Europas, zumeist in den Tropen. Das Artenspektrum dieser Laubmoosfunde aus dem Miozän und Pliozän ähnelt sehr den heutigen Laubmoos-

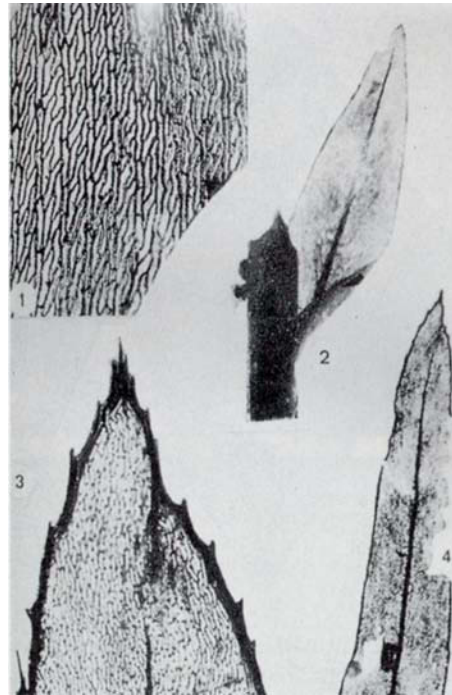


Abb. 2. Blätter des fossilen Laubmooses *Intia spec.* aus dem Perm Rußlands (nach [4]).

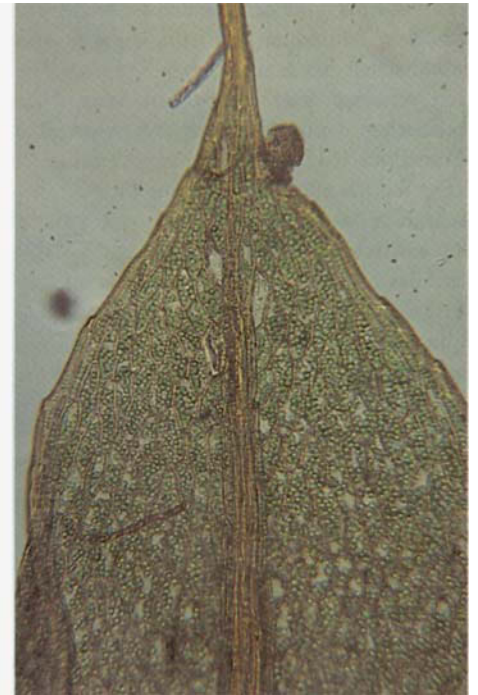


Abb. 3. Blatt des rezenten Laubmooses *Bryum capillare* (70x).

floren in den südlichen Teilen Nordamerikas oder auf den Makaronesischen Inseln (Kanaren, Madeira, Azoren). Heute noch auf diesen Inseln vorkommende Gattungen wie *Gollania* oder *Echinodium* sind damals von den umliegenden Festländern auf diese jungvulkanischen Insel verbreitet worden und haben sich dort halten können, während sie auf dem europäischen Festland während der Eiszeiten ausgestorben sind. Die Moosfloren der Makaronesischen Inseln mit Ausnahme der östlichen, niedrigen und wüstenhaften Inseln geben heute noch einen Eindruck von der spättertiären Moosflora Europas.

Bernstein konserviert fossile Moose

Eine wichtige Quelle für Fossilien, auch für Moose, ist Bernstein. Die Pflanzen sind wie in Kunstharz eingebettet und erlauben die mikroskopische Untersuchung wesentlicher struktureller Details. Moose sind aus Baltischem, Sächsischem, Mexikanischem und Dominikanischem Bernstein bekannt, alle aus dem Tertiär. Während der Baltische Bernstein von Nadelhölzern gebildet wurde, stammt der Dominikanische Bernstein von einem Hülsenfrüchtler-Baum (*Hymenaea spec.*, *Caesalpiniaceae*) und ist besonders klar und durchsichtig.

An Lebermoosen sind 18 Arten aus Baltischem und Sächsischem Bernstein bekannt und 12 aus Dominikanischem und Mexikanischem [7]. Soweit diese genau bestimmbar sind, handelt es sich bei allen um ausgestorbene Arten. Die Arten aus Sächsischem und Baltischem Bernstein zeigen jedoch Ähnlichkeiten zu Untergattungen, die heute in Ost- und Südostasien vertreten sind. Fossile Laubmoose aus Bernstein sind bislang kaum studiert worden. Lediglich einige wenige Proben aus dem Baltischen Bernstein wurden vor fast 90 Jahren beschrieben und in künstliche Formgattungen gestellt [8]. Eine neuere Überprüfung dieser Proben, die im Geologisch-Paläontologischen Museum der Humboldt Universität Berlin aufbewahrt werden, ergab wegen mangelnder Sichtbarkeit struktureller Details bis auf eine Ausnahme keine neuen Erkenntnisse. Bei dieser Ausnahme handelt es sich um den Typus von *Muscites hauchecornei*, und zwar um das Laubmoos *Trachycystis flagellaris*, welches rezent von Ostasien (China, Korea, Sibirien) bis Alaska vorkommt (Abbildung 6a-d). Die Art war bereits aus dem Miozän von Polen bekannt.

Zwei weitere, heute ausgestorbene *Trachycystis*-Arten sind aus dem Miozän von Schlesien sowie aus dem Pliozän des deutsch-holländischen Grenzgebietes beschrieben worden

[10]. Wie auch bei den fossilen Lebermoosen aus dem Baltischen Bernstein, die eine Verwandtschaft mit ostasiatischen Arten aufwiesen, scheinen diese *Trachycystis*-Arten einen asiatischen Floreneinschlag der tertiären Moosflora Mitteleuropas anzuzeigen. Es zeigt jedoch nur, daß heute auf Ostasien beschränkte Moosarten im Tertiär eine weitere, eurasiatische Verbreitung hatten und im Verlauf des Pleistozäns – auf Grund der mit den Eiszeiten verbundenen starken Klimaschwankungen in Europa (wie auch zahlreiche Blütenpflanzen wie Ginkgo, Sequoia, Metasequoia) – ausgestorben sind.

In letzter Zeit sind in fossilreichem Dominikanischem Bernstein Laubmoose gefunden worden, die sich in der umfangreichen Bernsteinsammlung des Naturkundemuseums Stuttgart befinden (Abbildungen 1, 7, 8, 9: In den Abbildungen 7, 8 und 9 sind die Aufnahmen fossiler Moose Bildern der rezenten Arten gegenübergestellt). Erstmals konnten nun fossile Laubmoose aus den Tropen untersucht werden. Weitere Proben wurden von der Firma Ambar del Caribe (Düsseldorf) zur Verfügung gestellt. Das Alter des Dominikanischen Bernsteins wird mit 20–45 Millionen Jahren (Eozän bis Miozän) angegeben [9]. Im Dominikanischen Bernstein (von der Insel Hispaniola in der Karibik) wurden neun verschiedene Laubmoos-Arten gefunden. Zwei davon konnten nicht bestimmt werden, drei bis auf die Gattung. Eine genauere Bestimmung war in diesen Fällen nicht möglich, da in den Bernsteinproben zur Bestimmung wichtige Merkmale (beispielsweise Sporenkapseln der Moose) fehlen oder nicht sichtbar waren. Vier Proben konnten bis zur Art bestimmt werden (Abbildungen 7, 8, 9, 10).

Lebende Vertreter fossiler Moose

Überraschenderweise stellte sich bei der Bestimmung der Bernstein-Fossilien heraus, daß die Arten zum Teil nicht nur mit heutigen Arten identisch sind, sondern auch heute noch auf der Insel Hispaniola vorkommen. Es sind Arten, die auf der Borke von Bäumen in nicht zu schattigen Regenwaldbereichen wachsen und die dort in Höhen zwischen dem Meeresspiegel und 2800 Metern vorkommen.

Hieraus resultieren eine Reihe von interessanten Folgerungen:

Zunächst muß man annehmen, daß das Klima auf der Insel Hispaniola während der letzten



Abb. 4. Das thallöse Lebermoos *Hepaticites oishii* aus dem Trias von Japan nach Haziaka und Takahazi (1973).



Abb. 5. Die rezente Art *Riccia canaliculata* [Foto: G. Schwab].

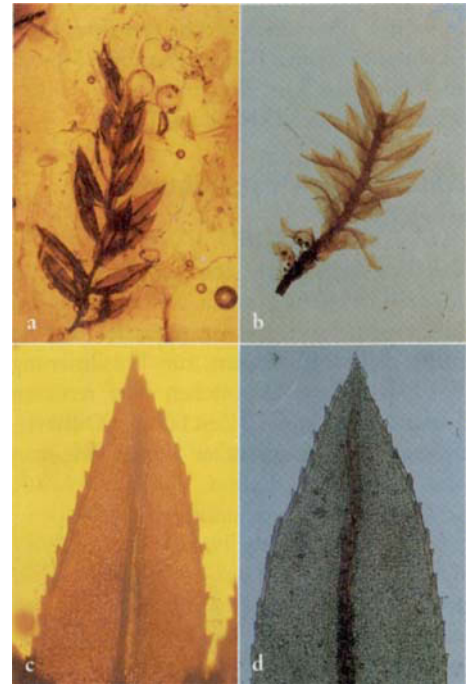


Abb. 6. (a) *Trachycystis flagellaris* aus dem Baltischen Bernstein, Typus des *Muscites hauchecornei*. Originalgröße 4 mm. (b) *Trachycystis flagellaris*, rezente Pflanze aus Japan. Originallänge: 8 mm. (c) Einzelnes Blatt von fossilem *Trachycystis flagellaris* (70x). (d) Einzelnes Blatt von rezentem *Trachycystis flagellaris* aus Japan (70x).



Abb. 7. (a) *Hypnum* spec. in Dominikanischem Bernstein. Länge des Pflanzenstücks: 9 mm. (b) *Hypnum amabile* aus Kolumbien, 1/4 natürliche Größe.



Abb. 8. *Syrrhopodon incompletus* (a) in Dominikanischem Bernstein. Länge der Pflanze: 6 mm. (b) Dieselbe Art rezent, circa 1/2 natürliche Größe.

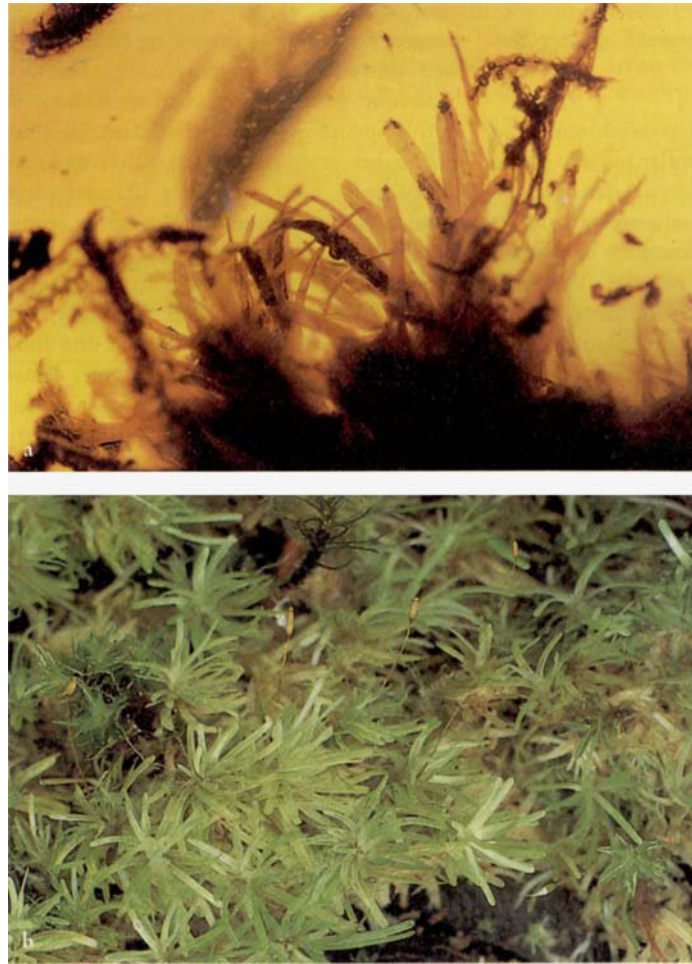


Abb. 10. (a) *Octoblepharum* cf. *pulvinatum*, fossil in Dominikanischem Bernstein. Blattlänge: 4 mm. (b) Dieselbe Art rezent, circa 1/2 natürliche Grösse.

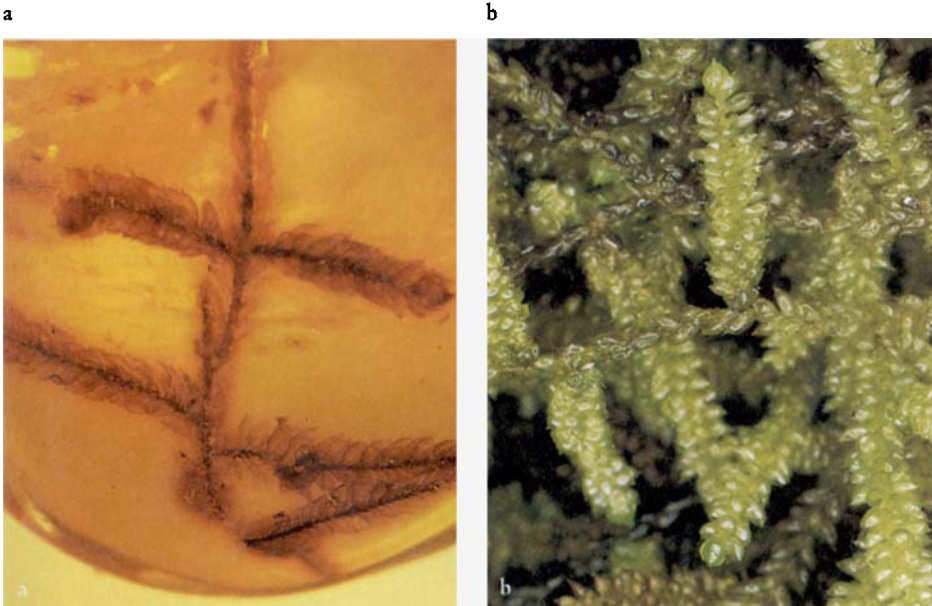


Abb. 9. (a) *Pilotrichella* spec., fossil in Dominikanischem Bernstein. Gesamtlänge: 12 mm. (b) *Pilotrichella rigida* aus Kolumbien, natürliche Größe.

40 Millionen Jahre mehr oder weniger gleich und dem heutigen ähnlich gewesen ist, um diesen Arten dauerhafte Lebensbedingungen zu gewähren. Klimaänderungen, wie sie gegen Ende des Tertiärs, oder Klimaschwankungen, wie sie während der pleistozänen Eiszeiten vorkamen, konnten durch ein Ausweichen in höhere oder tiefere Lagen der Gebirge kompensiert werden. Hinzu kommt, daß die Insel Hispaniola nach geologischen Befunden in dieser Zeit auch an der gleichen Stelle gelegen hat und im Gegensatz zu Kuba oder Jamaica immer landfest war. Aus diesem Grunde ist die Flora von Hispaniola auch heute noch reicher als die von Kuba oder Jamaica.

Alle diese bestimmbareren Arten sind in der Neotropis weit verbreitet. Sie kommen zu meist vom südlichen Mexico bis ins südliche Brasilien vor. Man kann also davon ausgehen, daß vor 20-45 Millionen Jahren die Moosflora der Neotropis aus weit verbreiteten Arten bestand und die heutigen neotropisch verbreiteten Arten ein sehr hohes Alter haben. Die reiche Moosflora der Hochanden, die in Südamerika etwa 50 Prozent der Moosarten

ausmacht, entstand erst gegen Ende des Tertiärs.

Im Quartär führte die Klimaverschlechterung bei Moosen und Blütenpflanzen zu einem Aussterben der subtropischen Arten in Europa. Die temperaten Moosarten überdauerten diese und die folgenden Eiszeiten in Waldrefugien Süd- und Südosteuropas. Von dort wanderten sie wieder nach Mitteleuropa ein. Aus den Kalt- und Warmzeiten sind umfangreiche Fossilfunde bekannt. Aus dem Quartär gibt es mehrere tausend Nachweise von Moosen [10, 11]. Da überwiegend Torfe erhalten sind, enthalten diese zumeist Tundren- und Moorarten in einer floristischen Zusammensetzung, wie sie auch heute noch in dem borealen und arktischen Gürtel Eurasiens und Nordamerikas vorkommt.

Zusammenfassung und Ausblick

Lebermoose kamen also bereits im Devon vor 350 Millionen Jahren vor. Die Untersuchung fossiler Lebermoose ergab, daß diese bereits den rezenten Vertretern ähneln. Es wäre jedoch sehr spekulativ, daraus zu schließen, daß Lebermoose phylogenetisch älter als Laubmoose seien. Die Laub- und Lebermoose des Paläozoikums zeigen bereits eine reiche Differenzierung in heute noch vertretene Ordnungen (Jungermanniales, Marchantiales, Calobryales, Metzgeriales, Bryales), so daß man sagen kann, daß die wesentlichen Evolutionswege bereits im Paläozoikum eingeschlagen und damit die Großgruppen der Moose differenziert waren. Auf Grund der großen Ähnlichkeit der paläozoischen Moose mit heutigen Vertretern muß man annehmen, daß der phylogenetische Ursprung der Moose in der Erdgeschichte noch weiter zurückliegt. Die Ähnlichkeit fossiler Moose mit rezenten zeigt auch, daß Moose sehr „konservativ“ sind und in den vergangenen 300 Millionen Jahren nur wenig Veränderungen erfahren haben: Die heutigen Ordnungen der Moose waren bereits im Paläozoikum differenziert. Rezente Gattungen sind fossil aus dem Tertiär bekannt. Unter den Laubmoosen sind gegen Ende des Tertiärs bereits zu über 90 Prozent Arten vertreten, die es auch heute noch gibt. Die Moosflora des Quartärs ist abgesehen von Häufigkeitsschwankungen einzelner Arten mit der heutigen identisch.

Moose waren also, soweit wir sie in der Erdgeschichte an Hand von Fossilien zurückverfolgen können, eine sehr erfolgreiche Pflanzengruppe – und das trotz ihrer nicht gerade sehr hoch entwickelten morphologischen Organisation. Moose waren eben nicht eine primitive Vorstufe von Höheren Pflanzen, sondern haben einen eigenen Evolutionsweg eingeschlagen, bei dem der Gametophyt dominierte. Ausgehend von den ersten primitiven Landpflanzen haben sich offenbar nebeneinander zwei Wege in der Evolution ausgebildet: Der eine hat unter Betonung des Sporophyten zu den Farnpflanzen und Blütenpflanzen geführt, der andere unter Betonung des Gametophyten, bei reicher Differenzierung in thallöse und beblätterte Formen, zur Entwicklung der Moose. Dabei wurden nahezu alle Standortbereiche wie Süßwasser, in einzelnen Fällen auch Salzwasser, Wüsten, Wälder und Moore bis zur Kronenregion der tropischen Regenwälder besiedelt.

zunggruppe – und das trotz ihrer nicht gerade sehr hoch entwickelten morphologischen Organisation. Moose waren eben nicht eine primitive Vorstufe von Höheren Pflanzen, sondern haben einen eigenen Evolutionsweg eingeschlagen, bei dem der Gametophyt dominierte. Ausgehend von den ersten primitiven Landpflanzen haben sich offenbar nebeneinander zwei Wege in der Evolution ausgebildet: Der eine hat unter Betonung des Sporophyten zu den Farnpflanzen und Blütenpflanzen geführt, der andere unter Betonung des Gametophyten, bei reicher Differenzierung in thallöse und beblätterte Formen, zur Entwicklung der Moose. Dabei wurden nahezu alle Standortbereiche wie Süßwasser, in einzelnen Fällen auch Salzwasser, Wüsten, Wälder und Moore bis zur Kronenregion der tropischen Regenwälder besiedelt.

Literatur

- [1] L. I. Savicz-Ljubitskaja, I. I. Abramov (1959) The geological annals of Bryophyta. *Revue Bryol. Lichénol.* 28, 330–342.
- [2] S. Jovet-Ast (1967) Bryophyta. In: E. Boureau (Hrsg.), *Traité de Paléobotanique* 2, 17–186.
- [3] C. Oostendorp (1987) The bryophytes of the Palaeozoic and Mesozoic. *Bryophytorum Bibl.* 34.
- [4] M. S. Ignatov (1990) Upper Permian Mosses from the Russian Platform. *Palaeontographica Abt. B.* Bd. 217, 147–189.
- [5] E. L. Smoot, T. N. Taylor (1986) Structurally preserved fossil plants from Antarctica: II. A permian moss from the transantarctic mountains. *Amer. J. Bot.* 73, 1683–1691.
- [6] J. H. Dickson (1973) Bryophytes of the Pleistocene, Cambridge.
- [7] R. Grolle (1988) Bryophyte fossils in Amber. *Bryol. Times* 47, 4–5.
- [8] R. Caspary (1906) Die Flora des Bernsteins. *Abhandl. preuß. geolog. Landesanstalt N. F.* 4, Berlin.
- [9] D. Schlee (1990) Das Bernsteinkabinett. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie C*, 28.

[10] N. D. Miller (1984) Tertiary and Quaternary fossils. In R. M. Schuster (Hrsg.), *New Manual of Bryology*, Vol. 2, 1194–1232.

[11] H. Gams (1932) Quaternary distribution. In: F. Verdoorn (Hrsg.), *Manual of Bryology*, 297–322.

Zum Verfasser



Jan-Peter Frahm, geb. 1945, Studium der Biologie und Geographie an den Universitäten Hamburg und Kiel, Promotion 1972 in Kiel. Arbeitet seit 1972 zunächst als Assistent, seit 1978 als apl. Professor an der Universität – Gesamthochschule – Duisburg. 1989 Gastprofessor an der University of Alberta in Edmonton. Arbeitsgebiete: Systematik und Ökologie von Moosen, besonders tropischer Laubmoose. Herausgeber der Zeitschrift „Tropical Bryology“. Buchveröffentlichungen u. a. „Moosflora“ (3. Aufl. 1992).

Anschrift

Prof. Dr. J.-P. Frahm, Universität Duisburg, Fachbereich 6, Botanik, 47048 Duisburg.