

ABTEILUNG BRYOPHYTA (MOOSE)

Drei Hauptgruppen: Lebermoose
Hornmoose
Laubmoose

Nicht monophyletisch, umfassen drei unabhängig voneinander entstandene paraphyletische Evolutionslinien (weltweit insgesamt ca. 25'000 Arten).

1) Allgemeine Merkmale der Moose

- Moose sind die älteste Gruppe der Landpflanzen (Abstammung von Charophyceen-Grünalgen). Sie vermehren sich wie Algen und Pilze mittels Sporen und werden deshalb zu den Kryptogamen (= Sporenpflanzen) gezählt.
- Auffälliger Generationswechsel; dieser ist heterophasisch (2 Generationen mit verschiedener Kernphase) und heteromorph (Generationen haben verschiedene Gestalt).

Schema des Generationswechsels bei einem einhäusigen Moos (beide Geschlechter auf derselben Pflanze). Eine Spore keimt zu einem verzweigten Vorkeim (Protonema = "erste Zellfäden") aus. Aus Knospen entstehen die Moospflanzen (mit Rhizoiden). Sie bilden männliche Antheridien und weibliche Archegonien aus. Die Befruchtung erfolgt durch Spermatozoiden in wässrigem Medium, anschliessend Zygotenbildung und Dehnung der Archegonienwand (oberer Teil reisst ab und bildet Haube=Kalyptra) durch heranwachsenden Embryo (Sporophyt). Dieser differenziert sich in einen Fuss (Verankerung) Stiel und Kapsel. In der Kapsel erfolgt durch Reduktionsteilung die Sporenbildung. Ausstreuen der Sporen nach Abwurf des Deckels.

Der Gametophyt ist ernährungsmässig selbständig, besorgt die Assimilation, ist meist grösser und langlebiger als der Sporophyt; er ist die auffallende, dominierende Generation (Unterschied zu Farnen und Blütenpflanzen). Der Sporophyt assimiliert kaum und ist physiologisch von ihm abhängig.

Wichtigste Unterschiede zu den Algenvorfahren:

- Vielzellige Gametangien (und Sporangien), welche die fertilen Zellbereiche umschliessen als Anpassung ans Landleben.
- Embryobildung

Organisationsstufe (Unterschiede zu übrigen Landpflanzen):

- Noch keine Leitgefässe (aber manchmal spezialisierte Gewebe, die dem Wassertransport dienen; Lignifizierung fehlt, die typisch ist für Xylem der Gefässpflanzen).
- Einfache Formen (Horn- und Lebermoose) haben ungegliederten Vegetationskörper, höher entwickelte Formen (Laubmoose) sind in 'Stämmchen' und 'Blättchen' gegliedert. Diese unterscheiden sich aber wesentlich von den entsprechenden Organen bei Farn- und Blütenpflanzen. Stämmchen haben kaum Festigungsgewebe und keine Leitbündel. Die Blättchen sind meist einzellschichtig, haben keine Cuticula (Ausnahme Blattrippen von *Polytrichum*) und keine Spaltöffnungen (solche können aber vorkommen bei Lebermoosen und auf Kapseln).
- Keine echten Wurzeln sondern Rhizoide (ein- oder mehrzellige Wurzelhaar-ähnliche Gebilde, die lediglich zur Verankerung aber nicht zur Wasser oder Nährstoffaufnahme dienen).

2) Vorkommen und besondere Eigenschaften

- Verbreitung: Moose kommen ausser im Meer und extremen Wüsten überall vor; Hauptverbreitung in Gebieten mit hoher Luftfeuchtigkeit (Wälder, Moore), besonders

artenreich sind tropische Berg-Regenwälder (oft als Epiphyten auf Bäumen): 25'000 Arten weltweit, 1000 Schweiz.

- Lichtbedarf: Viele Moose sind in der Lage bei nur 0.1 % des vollen Tageslichtes zu wachsen (Höhlen, schattige Wälder). Im Vergleich dazu brauchen Blütenpflanzen mindestens 2 % des vollen Lichtes.
- Trockenheitstoleranz (xerophytische Moose): viele Moose sind unempfindlich gegen Austrocknung; manche können bis 14 Jahre bei völliger Trockenheit überdauern. Dies macht sie geeignet als Erstbesiedler von Pionierstandorten (Mauern, Felsen).
- Temperatur: viele Moose vermögen extreme Temperaturen auszuhalten: bis -30°C im Hochgebirge oder Arktis, bis +70 °C an sonnenexponierten Standorten.

3) Ökologische Bedeutung

- Wasserhaushalt: Die Wasseraufnahme erfolgt bei Moosen durch die gesamte Oberfläche; sie haben ein enormes Wasserspeichervermögen mittels Kapillarsystem von Stengel/Blättern, Wassersäcken oder Wasserspeicherzellen (z.B. Torfmoose). Darauf gründet die wichtigste ökologische Funktion der Moose: ausgleichende Wirkung der Wälder auf den Wasserhaushalt der Landschaft: Regenwasser wird gespeichert und langsam wieder durch Verdunstung abgegeben.
- Torfmoose: Moose (vor allem *Sphagnum*) sind die wichtigsten Trofbildner in Hochmooren. Dort wird bei einer geschlossenen Moosdecke bis zu 900 g/m² Trockensubstanz pro Jahr produziert. Dies entspricht dem Heuertrag einer Wiese von mittlerer Qualität. Dadurch entstehen Torfschichten von mehreren Metern Dicke. Weltweit ist in Torf über 400 mia Tonnen organischer Kohlenstoff gespeichert.
- Bioindikator: Moose können Schwermetalle (z.B. Cadmium) akkumulieren und dienen daher als Gradmesser für die Umweltbelastung. Schwermetalle werden zusammen mit Wasser über die ganze Oberfläche aufgenommen und in den Zellwänden eingelagert. Mit geeigneten Moosarten und entsprechender Eichung kann so die Schadstoffbestimmung wesentlich einfacher und billiger durchgeführt werden als mit technischen Sammelgeräten.

4) Systematische Einteilung:

Die Moose werden in drei, stammesgeschichtlich getrennte Klassen eingeteilt.

1. Klasse **Marchantiopsida** (Lebermoose)

Ist wahrscheinlich die phylogenetisch älteste Gruppe mit weltweit ca. 10'000 Arten

- Gametophyt thallos oder beblättert mit Rhizoiden ohne Querwände.
- Der Sporophyt hat keine Spaltöffnungen und enthält kein Chlorophyll; die Kapsel öffnet sich mit 2, 4 oder 6 Längsrissen; Elateren (Schleuderfäden) mit spiraligen Wandverstärkungen sind häufig, sie dienen der Ausbreitung der Sporen durch ruckartige Bewegungen mittels Adhäsionskräfte des Wassers; Haube fehlt.

a) Beblätterte Lebermoose (UKL. Jungermanniidae)

(9000 Arten)

Gametophyt aus beblättertem Stämmchen, ähnlich Laubmoose.

Sie sind dorsiventral (nicht schraubig) gebaut mit oft gelappten Blättchen aber immer ohne Mittelrippe; enthalten oft charakteristische Ölkörper (von einer Membran umschlossene, spezifisch gestaltete Tropfenzusammenballungen aus Terpenen). Gametangien sitzen ohne Träger direkt auf Gametophyt.

b) Thallose Lebermoose (UKL. Marchantiidae)

(1000 Arten)

Gametophyt ist ein flächiger, anatomisch hoch differenzierter Gewebethallus. Gametangien oft auf Trägern.

Marchantia polymorpha, Brunnenlebermoos

2-häusig: ♂ Scheibenförmig, kurz gestielt, Antheridie, oben eingesenkt.

♀ 9-strahlige, langgestreckte Schirmchen, Archegonien unten; mit Brutbechern, die linsenförmige Brutkörperchen bilden.

2. Klasse **Anthoceropsida** (Hornmoose)

Weltweit ca. 100 Arten (in Europa 6)

- Gametophyt ist ein scheibenförmiger, gelappter, mit Rhizoiden festgewachsener Thallus. Antheridien und Archegonien sind in die Thallusoberseite eingesenkt.
- Sporophyt ist eine ungestielte, hornförmige (Name!) Kapsel ohne Träger, die sich schotenartig mit zwei Längsklappen öffnet; in der Längsachse befindet sich eine sterile Gewebesäule (Kolumella). Die Kapsel reift nicht gleichzeitig, sondern wird durch eine meristematische Zone an der Kapselbasis dauernd verlängert.
- Einheimische Hornmoose besiedeln vorwiegend Stoppeläcker (im Herbst nicht umgegraben) oder Gräben.

3. Klasse **Bryopsida** (Laubmoose)

- Der Gametophyt ist stets beblättert (meist schraubig) mit meist einfach zugespitzten Blättchen mit Mittelrippe; sie enthalten keine Ölkörper. Die Rhizoiden sind mehrzellig (Querwände) und verzweigt. Der Sporophyt enthält meist Chlorophyll und hat im untern Teil der Kapsel Spaltöffnungen. Die Kapsel trägt bei den Bryidae eine Haube (Calyptra, Reste der Archegoniumwand) und öffnet sich meist mit einem Deckel.

Die drei Unterklassen unterscheiden sich hauptsächlich im Bau der Kapsel.

1. UKL. **Sphagnidae** (Torfmoose) ca. 350 Arten, 1 Gattung

Gametophyt bildet dichte Polster mit Büscheln von Seitenästen und endständiger Rosette. Blättchen enthalten tote Zellen, die der Wasserspeicherung dienen (Hyalocyten). Sporophyt besteht aus gametophytischem Fuss (Pseudopodium) und kugelige Kapsel mit Deckel (ohne Peristom). Pflanzen wachsen an der Spitze immer weiter, während die unteren Teile zu Torf umgewandelt werden (in Hochmooren unter anaeroben Bedingungen).

2. UKL. **Andreaeidae** (Klaffmoose) ca. 120 Arten

Gametophyt bildet dichte, dunkelbraune Rasen auf Felsen der Arktis, Antarktis und im Hochgebirge. Sie zeichnen sich durch einen besonderen Öffnungsmechanismus der Sporenkapsel aus (4 bis 8 Spalten öffnen sich um eine 4-kantige Kolumella). Sonst ähnlich wie Bryidae.

3. UKL. **Bryidae** (echte Laubmoose) ca. 15'000 Arten

Unter den Laubmoosen weisen die Bryidae die grösste Mannigfaltigkeit und die höchste Differenzierung des Gametophyten auf. Das Stämmchen wird oft von einem Zentralstrang durchzogen, welcher dem Wasser- selten auch dem Nährstofftransport dient. Der Sporophyt besteht meist aus einem deutlichen Stiel mit radiär oder dorsiventral gebauter Kapsel, die von einem Deckel verschlossen ist. Die eigentliche Kapselöffnung, die nach Absprengen des Deckels sichtbar wird, wird meist von einem aus Zähnen gebildeten Mundbesatz, dem Peristom verschlossen (nur bei Bryidae so!). Diese Zähne regulieren durch hygroskopische

Bewegungen (an- und abschwellen) die Öffnung der Kapsel (bei trockenem Wetter Zähne meist nach aussen gekrümmt und offen).

Bei den Bryidae können zwei Wuchsformen unterschieden werden.

a) Akrokarpe Moose (Gipfelmoose): Gametophyt aufrecht mit endständigen Geschlechtsorganen, der Sporophyt entsteht an der Spitze des Stämmchens (Bsp. *Polytrichum*).

b) Pleurokarpe Moose (Astmoose): Gametophyt meist niederliegend und verzweigt mit Geschlechtsorganen an kurzen Seitentrieben, der Sporophyt wächst auf Seitenästen (Bsp. *Brachythetium rutabulum*).

Die Wuchsform hat als Einzelmerkmal keine systematische Bedeutung; beide Wuchsformen kommen in unterschiedlichen taxonomischen Einheiten vor, ist aber für praktisches Bestimmen wichtig.

ABTEILUNG PTERIDOPHYTA (FARNE)

Die Pteridophyten haben sich aus moosähnlichen Vorfahren entwickelt und gehören zu den ersten Sprosspflanzen (Kormophyten). Sie sind in Wurzeln, Sprossachse und Blätter (mit Spaltöffnungen) gegliedert. Die Sprossachse ist bei rezenten Formen von differenzierten Leitgefässen (meist Tracheiden und Siebröhren) durchzogen (=Gefässkryptogamen). Wichtige Anpassungen oder Neuerungen sind ausserdem die Ausbildung von Stützgeweben (Lignin wird in Cellulosematrix der Tracheiden eingelagert) und eines verbesserten Transpirationsschutzes (durch Bildung einer Cuticula mit Cutin und Suberin). Dies ermöglichte die reiche Entfaltung der Farne auf dem Festland als grosse Kräuter und Bäume. Farne haben wie die Moose einen auffallenden Generationswechsel, der aber hinsichtlich der Dominanz der beiden Generationen Änderungen erfahren hat.

Farnzyklus (isospores Farn, vereinfacht).

Haploide Spore ($1n$, mit kompliziert strukturierter Exine), die vom Sporophyt auf den Boden fällt, keimt, bildet Zellklumpen und entwickelt sich zum Prothallium (vielgestaltig, flach-blattartig bis knollenförmig; wenige Millimeter bis einige Zentimeter im Durchmesser). Auf dem Prothallium entstehen die Geschlechtsorgane, weibliche Archegonien, männliche Antheridien, meist auf demselben Prothallium (bei heterosporen Farnen auf verschiedenen Prothallien) auf der Unterseite eingesenkt. Befruchtung (nur in Wasser) durch bewegliche Spermatozoiden, die vom Archegonium chemotaktisch angelockt werden. Zygotenbildung und Entstehung eines diploiden Embryos, der sich zur Farnpflanze entwickelt (Farn, Schachtelhalm, Bärlapp). Auf den Blättern des Sporophyten werden in Sporangien durch Meiose wieder haploide Sporen gebildet.

Auf dem Prothallium entwickelt sich meist nur eine befruchtete Eizelle zu einem Sporophyten. Sobald dieser sich differenziert hat und ernährungsmässig selbständig ist, stirbt Prothallium ab (wenige Wochen bis viele Jahre z.B. Bärlapp, knollig und meist mykorrhiziert).

Sporangien entstehen auf Blättern oder Organen, die sich von Blättern ableiten, einzeln oder in Gruppen (Sori).

Zusammenfassung Generationswechsel:

Bei den Farnen ist der Sporophyt die auffallende dominierende Generation (selbständig), während der Gametophyt zurücktritt und klein und kurzlebig ist (wichtiger Unterschied zu den Moosen).

Bau der Fortpflanzungsorgane im Detail:

- Antheridien: kugelige, von Wandzellen mit verdickten Zellwänden umschlossene männliche Gametangien, in deren zentralem Gewebe die Gameten (Spermatozoiden) entstehen.
- Spermatozoiden: Spermakern ist eingeschlossen in korkzieherartig gedrehten Körper (10-100 μm), der mind. 2 und bis 100 Geisseln trägt; an ihm haften Plasmaklumpen mit Organellen.
- Archegonien: Flaschenförmiges, weibliches Gametangium, von meist einzellschichtiger Wand umgeben; Eizelle im untersten, erweiterten Teil, bedeckt von Bauchkanalzelle, und im Halsteil durch meist nur 1 Halskanalzelle (Unterschied Moose) verschlossen. Vor der Befruchtung lösen sich Hals- und Bauchkanalzellen auf, so dass Spermatozoid eindringen kann.
- Querschnitt durch einen Sorus (Tüpfelfarn):
Häufchen von gestielten Sporangien auf der Blattunterseite; diese können von einem membranartigen Gewebe, das aus der Epidermis hervorgeht, bedeckt sein (= Schleier, Indusium, wichtiges Bestimmungsmerkmal bei Tüpfelfarnen). Im Innern des Sporangiums bilden sich aus Sporenmutterzellen durch Meiose haploide Sporen; diese sind bei Reife mehrzellig und werden durch einen besonderen Öffnungsmechanismus ausgestreut: ein über dem Kapselscheitel

verlaufender Ring (Anulus) schnell bei Austrocknung (freiwerden von Kohäsionskräften) ruckartig auf (Ausschleuderung 1 m und mehr).

Die Pteridophyten sind nicht monophyletisch sondern stellen eine paraphyletische Gruppe dar, die aus 5 rezenten (heute noch lebenden) Evolutionslinien besteht.

Systematik der Pteridophyten

Abteilung **PTERIDOPHYTA** (Gefässkryptogamen)

1. Urfarne (Psilophyten)
2. Klasse: Lycopodiopsida (Bärlappgewächse)
 - Familie: **Lycopodiaceae**, Bärlapp
 - Familie: **Selaginellaceae**, Moosfarne
3. Klasse: Filicopsida (Eigentliche Farne)
 - Unterklasse: Ophioglossidae (Eusporangiate Farne)
 - Ordnung: Psilotales (Gabelblattgewächse)
 - Ordnung: Ophioglossales
 - Familie: **Ophioglossaceae**, Natterzungengewächse
 - Unterklasse: Equisetidae (Schachtelhalme)
 - Familie: **Equisetaceae**
 - Unterklasse: Polypodiidae (Echte Farne)
 - Ordnung: Polypodiales (Tüpfelfarne)
 - Ordnung: Salviniales (Wasserfarne)

1. Psilophyten (Urfarne)

Nur fossil bekannt; als Urlandpflanze gilt *Rhynia*, Prototyp der ersten Gefässpflanzen, die im oberen Silur (ca. 400 mio) auftrat und im Devon bereits wieder ausstarb, binsenartig mit stielrunden, gabelig verzweigte Sprossen und 1 Leitbündel, blattlos, aber mit Cuticula und Spaltöffnungen, endständige Sporangien ohne Öffnungsmechanismus, bis 1/2 m hoch; Gametophyt (Prothallium) als Rhizom; Sumpfpflanze. Älteste Fossilien *Cooksonia* (408 mio) und *Aglaophyton* (420 mio).

2. Klasse Lycopodiopsida (Bärlappgewächse)

- Hauptentwicklung im Karbon mit bis 40 m hohen Bäumen (Siegelbaum, Schuppenbaum).
- Heutige Vertreter habituell einem Laubmoos ähnlich (kleine Blätter mit 1 Nerv).
- Sporangien geschlossen, einzeln am Grunde der Blätter auf der Oberseite.

Fam. **Lycopodiaceae**, Bärlapp

Prothallium gross (bis 2 cm), knollenförmig; Sporophyt kriechend, verzweigt mit aufgerichteten Trieben; Stengel dicht beblättert mit ährenartigen Sporophyllständen an den Triebspitzen. Sporangientragende Blätter (Sporophylle) oft kleiner und von anderer Form; Sporangienwand derb aus mehreren Zellschichten, isospor. In der Schweiz 8 Arten.

Fam. **Selaginellaceae**, Moosfarngewächse

Prothallien weitgehend reduziert (bleibt in Sporen eingeschlossen), heterospor. Sporophyt ähnlich Bärlapp, etwas zarter und meist kleiner. Sporangienstände im unteren Teil mit Megasporangien (Blattoberseite am Grunde von Schuppe bedeckt) mit 4 weiblich determinierten Megasporen (1 mm), im oberen Teil Mikrosporangien mit zahlreichen, kleinen, männlich determinierten Mikrosporen. Ausgangspunkt für die Entwicklung von Blüten.

3. Klasse Filicopsida (Eigentliche Farne)

Unterklasse Ophioglossidae (Eusporangiate Farne)

- Sporangiumwand aus mehreren Zellschichten.

Ordnung: **Psilotales** (Gabelblattgewächse)

Heute nur noch mit 4 Arten (*Psilotum*) in den Tropen vertreten; gabelig verzweigt (ähnlich Urfarne) mit schuppenförmigen Blättern, meist epiphytisch.

Ordnung: **Ophioglossales**

Fam. **Ophioglossaceae** (Natternzungengewächse)

Einzige Familie ausserhalb der Tropen.

Unterklasse Equisetidae (Schachtelhalme)

- Spross (Sporophyt) regelmässig in Knoten und Internodien gegliedert, mit quirlständigen Verzweigungen (Seitentriebe) und zu einer röhrenförmigen Scheide verwachsenen Blättern an den Knoten.
- An der Spitze ährenförmige Sporophyllstände mit schildförmigen Sporophyllen und dem Spross zugewandten sackförmigen Sporangien, isospor. Fossile, baumförmige Vertreter auch heterospor mit sek. Dickenwachstum (Konvergenz).
- Rezent nur 1 Gattung (weltweit 30 Arten); Hauptentwicklung im Palaeozoikum (Devon bis Perm, 300-400 mio Jahre) mit baumartigen Vertretern (bis 30 m); wesentlicher Beitrag zur Steinkohlebildung.

Fam. **Equisetaceae**

Einzige Gattung *Equisetum* mit 9 einheimischen Arten. Schachtelhalme zeichnen sich aus durch einen hohen Kieselsäuregehalt, der die mechanische Stützfunktion von Lignin weitgehend übernommen hat (früher als Zinnputzmittel verwendet: 'Zinnkraut'). Typisch ist bei vielen Arten ein Sprossdimorphismus:

- Fertile Sprosse mit Sporophyllständen, meist ohne Chlorophyll
- Sterile Sprosse, die nur der Assimilation dienen

Unterklasse Polypodiidae (Echte Farne)

- Sporangienwand aus einer Zellschicht (leptosporangiat)
- Bilden grosse Blätter (Wedel), die zuerst eingerollt sind.
- Sporangien auf der Blattunterseite, als runde oder strichförmige Häufchen (=Sori); diese können von Schleier bedeckt sein (wichtig für systematische Einteilung).
- umfasst 9'000 Arten (ca. 90 % aller lebenden Farne), 51 in der Schweiz.

Ordnung: **Polypodiales** (Tüpfelfarne)

Typische Merkmale der Unterklasse, isospor, meist Landfarne. Werden in bis zu 14 Familien unterteilt.

Ordnung: **Salviniales** (Wasserfarne)

Sumpf- oder wasserbewohnende Arten, v.a. in den Tropen; alle sind heterospor. Mega- und Mikrosporangien sind in aus Blättern abgeleiteten Behältern (Sporokarprien) eingeschlossen.

Stammesgeschichte und Bedeutung des Generationswechsel

- Der Generationswechsel ist stammesgeschichtlich und biologisch interessant, da parallel in mehreren Gruppen ähnliche Entwicklungstendenzen auftreten:
Ursprüngliche Vertreter: Prothallium gross mit vielzelligen Gametangien beider Geschlechter, isospor.
Entwickelte Vertreter: Prothallium reduziert aus wenigen Zellen bestehend, entwickeln sich vollständig in der Spore (Mikrosporen mit 1 Antheridium und 4 Spermatozoiden, Makrosporen wenige Archegonien), heterospor. Diese werden auf Sprossen mit beschränktem Längenwachstum (Makro- / Mikrosporophylle) gebildet und sind definitionsgemäss bereits Blüten. Nimmt Entwicklung bei Samenpflanzen vorweg!
- Austrocknung der Sümpfe gegen Ende des Karbon und Perm (Bildung eines Superkontinents) hat zum Verschwinden der baumartigen Bärlappe und Schachtelhalme geführt.