

Generationswechsel

Marchantiophyta (Lebermoose)

Bei den Lebermoosen handelt es sich um eine Gruppe von sog. Niederen Pflanzen. Für die universitäre Lehre stellt das *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos) einen wichtigen Standardorganismus dar, der für morphologische und anatomische Studien an Moosen, insbesondere auch zum Einstieg in die Lebenszyklen der Landpflanzen genutzt wird. Schon allein aufgrund der leichten Verfügbarkeit des Pflanzenmaterials, besonders auch fertiler Individuen, ist die Art für diese Rolle bestens geeignet. Die am einfachsten strukturierten Lebermoose haben einen thallosen Aufbau. Es sind **Lagerpflanzen (Thallophyten)**. Dies bedeutet, es fehlt eine Gliederung in die drei Grundorgane Wurzel, Sprossachse und Blatt, wie man diese bei Kormophyten vorfindet.

1 Position der reproduktiven Strukturen

Unter den thallosen Lebermoosen zählt die **zweihäusige (diözische)** Gattung *Marchantia* zu den am höchsten entwickelten Taxa. Hier werden die **Archegonien** (weibliche Gametangium, die die Eizellen ausbilden) als auch die **Antheridien** (männliche Gametangien, die die Spermatozoiden ausbilden) auf verschiedenen **Thalli** ausgebildet. Diese diözische Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Individuen ist erst beim genaueren Hinsehen erkennbar, denn männliche und weibliche Thalli wachsen häufig zusammen und überlagern sich dadurch.

Die Geschlechtszellen (**Gameten**) werden in den **Gametangien** gebildet. Sie liegen bei *Marchantia polymorpha* nicht unmittelbar auf der Thallusoberseite auf, sondern werden auf speziell ausgebildeten Trägern (**Gametangiophore**) über die Thalli emporgehoben. Die weiblichen, die die Archegonien tragen, werden als Archegoniophore bezeichnet, die männlichen, die die Antheridien tragen, als Antheridiophore. Da *Marchantia* diözisch ist, stehen Gametangiophore beider Geschlechter auf verschiedenen Individuen.

1.1 Die weiblichen Archegoniophore

Die **weiblichen Archegoniophore** sind 3-4 cm lang und weisen terminal 8 schmale Thalluslappen auf, die ihnen die Gestalt eines Schirmchens geben. Auf der Unterseite stehen die Archegonien in 8 radialen Serien. Jede dieser Serien ist von einer gemeinsamen, stark gezähnten Gruppenhülle (**Involucrum**), einer weiteren Thalluswucherung, umgeben. In jedem Archegonium wird jeweils nur eine weibliche haploide Keimzelle (**Eizelle**) ausgebildet. Über der Eizelle liegt im Archegonium eine kräftig entwickelte **Bauchkanalzelle**, der dann mehrere **Halskanalzellen** folgen. Zum Zeitpunkt der Eireife lösen sich die Bauch- und Halskanalzellen sowie die terminalen Archegonienwandzellen auf, sodass die Spermatozoide zur Eizelle gelangen können.

1.2 Die männlichen Antheridiophore

Die **männlichen Antheridiophore** sind tellerförmig abgeflacht und zwischen den "Schirmspeichen" weniger tief eingeschnitten. Die männlichen Antheridienstände sind mit 1-2 cm deutlich kürzer gestielt als die weiblichen. Die Antheridien (Organe, in denen die männlichen Fortpflanzungszellen, die Spermatozoiden, gebildet werden) sind in krugförmigen Hohlräumen auf der Thallus-Oberseite eingesenkt. Diese Hohlräume münden in einer kleinen Öffnung, durch die später bei Regen bzw. Tauabsatz oder Spritzwasser die Spermatozoiden entlassen werden.

2 Position der Gametangien

Die Ausbreitung der Spermatozoiden durch Spritzwasser ist allem Anschein nach ein erfolgreicher Mechanismus, der in verschiedenen Taxa, vermutlich mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist (polyphyletisches Merkmal). Am einfachsten ist es, die **Spritzwasserausbreitung** durch eine Verlagerung der Gametangien an die Spitze von aufrecht wachsenden Thalluslappen zu optimieren, wie dies bei *Marchantia* der Fall. Hier werden die Gametangien auf langen Stielen über den Thallus emporgehoben. Dabei sind sowohl der Stiel als auch das terminale schirmartige Gebilde umgewandelte Thalluslappen, auf deren Oberseite eingesenkt die männlichen Gametangien ausgebildet werden. Für die Antheridien ist diese Position besonders zweckmäßig, da die Spermatozoiden so leichter vom Regen/Spritzwasser getroffen und dadurch auf andere Thalluslappen gelangen können. Für die Archegonien wäre eine solche Position eher ungeeignet. Die auftreffenden Wassertropfen würden nach unten abfließen und die für die Befruch-

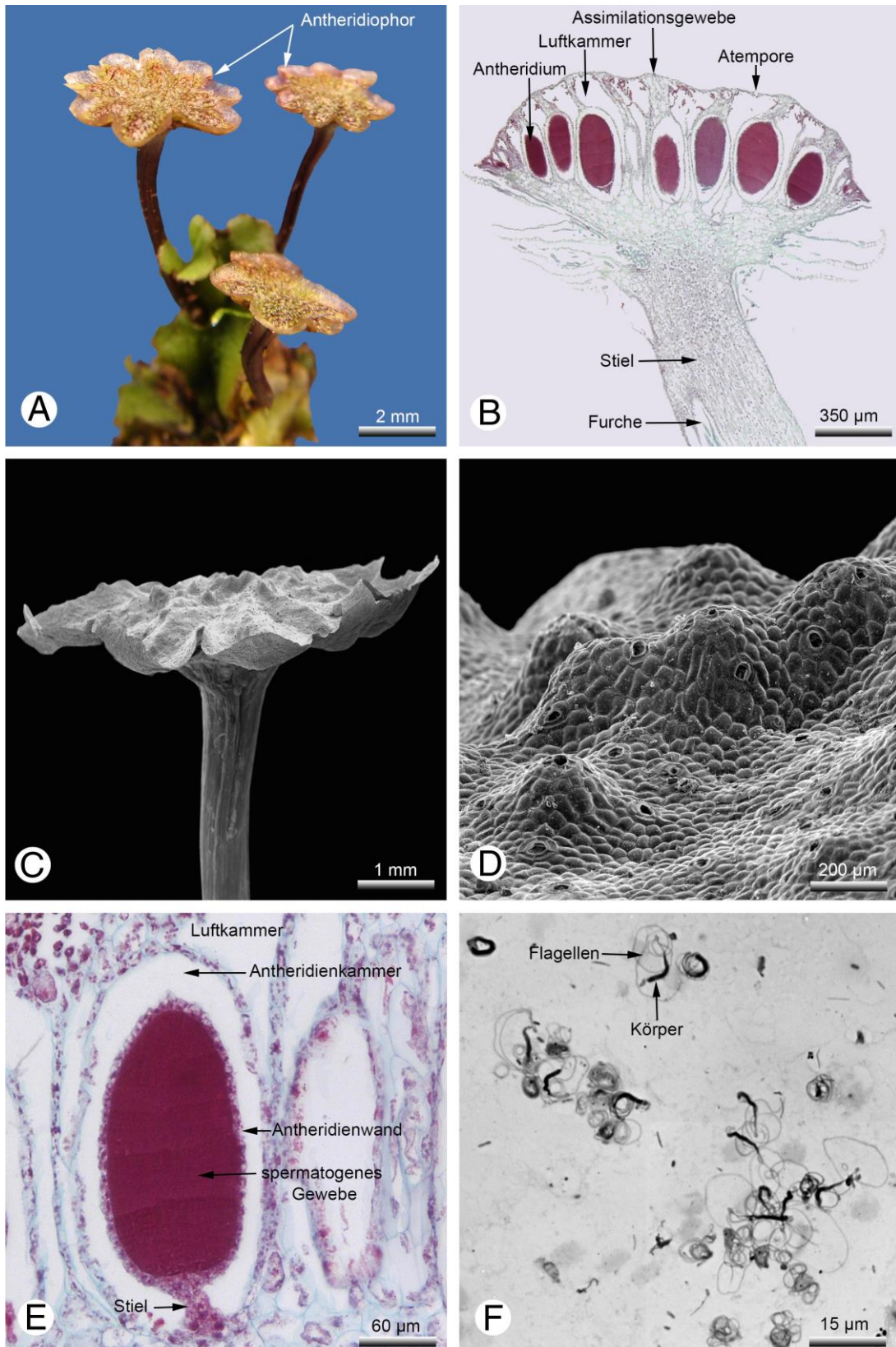


Fig. 1: Die männlichen reproduktiven Strukturen von *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos); **A:** Antheridiophor kurz gestielt; **B:** Längsschnitt durch ein Antheridiophor mit zahlreichen tief eingesenkten Antheridien, die sich zur Oberseite des Antheridiophors öffnen; **C:** Aufsicht auf ein Antheridiophor im rasterelektronenmikroskopischen Bild; **D:** Detail von C; unter jeder Aufwölbung liegt ein Antheridium; **E:** Junges Antheridium in einer luftgefüllten Antheridienkammer; Antheridienwand zellulär und einschichtig; das spermatogene Gewebe ist voll entwickelt; **F:** Begeißelte Spermatozoiden.

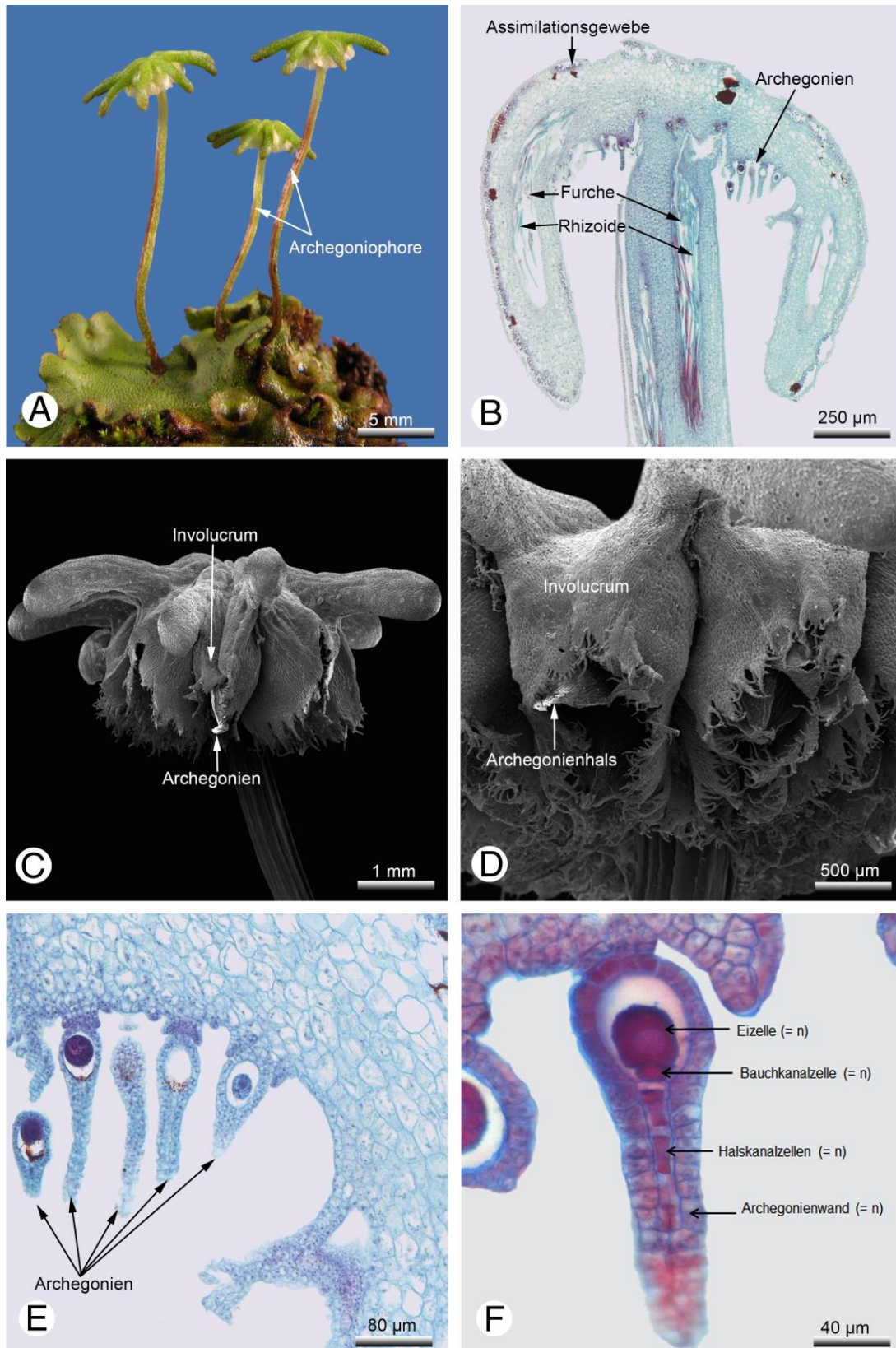


Fig. 2: Die weiblichen reproduktiven Strukturen von *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos); **A:** Lang gestieltes Archegoniophor; der distale Bereich ist tief eingeschnitten; **B:** Längsschnitt durch den distalen Bereich eines Archegoniophors; jeder der strahlenförmigen Lappen trägt auf der Unterseite einreihig angeordnet die Archegonien; **C:** Die Archegonien sind in einer hängenden Position und von einem häutigen Involucrum umgeben (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **D:** Der Archegonienhals ragt leicht aus dem Involucrum heraus (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **E:** Einreihige Anordnung der Archegonien; **F:** Reifes Archegonium mit einer riesigen basalen Eizelle und einem langen Hals.

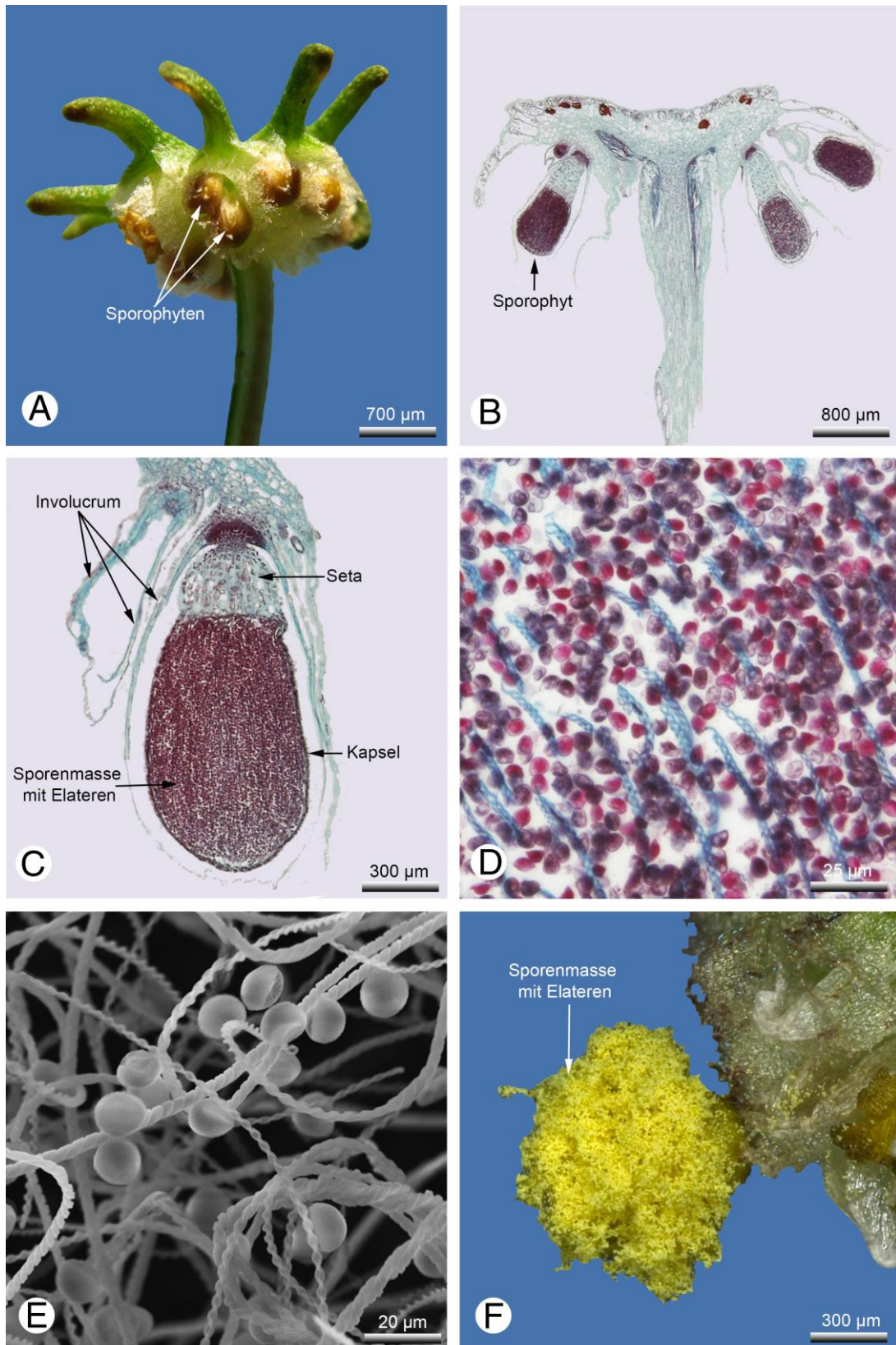


Fig. 3: Der Sporophyt von *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos); **A:** Der Sporophyt ist keine eigenständig lebensfähige Generation, sondern entwickelt sich auf dem Archegoniophor und wird auch von diesem ernährt; **B:** Längsschnitt durch ein Archegoniophor mit reifen Sporophyten; **C:** Der reife Sporophyt besteht aus einem kurzen Stiel (Seta) und einem terminalen Sporangium (Kapsel); **D:** Sporenmasse in der Kapsel; alle Sporen gleich gestaltet (isospor); neben den haploiden Sporen sind auch zahlreiche hygroskopische Schleuderbänder (Elateren) ausgebildet; **E:** Detail der Sporenmasse mit Elateren (rasterelektronenmikroskopisches Bild); **F:** Reife Kapsel öffnet sich vierklappig; durch hygroskopische Bewegungen der Elateren werden die Sporen aus der Kapsel hinausgeschleudert; nach der Sporentlassung degeneriert der Sporophyt und trocknet ein, wie dies auch für das gesamte Antheridiophor der Fall ist.

tung notwendigen Spermatozoiden entsprechend abspülen. Daher sind in den weiblichen Gametangienständen, die Archegonien, durch sekundäre Wachstumsprozesse auf die Unterseite der Schirmchen verlagert.

3 Die Befruchtung

Damit die frei beweglichen männlichen Keimzellen (**Spermatozoiden**) aktiv zum Archegonium schwimmen können, ist eine gute Wasserbedeckung der Thalli notwendig. In der Regel ist dieser Wasserfilm aber so dünn, dass er lediglich die Thalluslappen einer Pflanze bedeckt und die Spermatozoiden daher nur selten zu einem benachbarten weiblichen Thallus gelangen können. Bei Regen werden die Spermatozoiden allerdings durch auftreffende Wassertropfen weggespritzt und können so einen anderen Thallus erreichen. Die evolutionsbiologische Potenz innerhalb der Lebermoose bleibt aufgrund dieser Wasserabhängigkeit sehr begrenzt.

4 Entwicklung des Sporophyts

Nach der Befruchtung entwickelt sich aus der diploiden **Zygote** ein kurzlebiger **Sporophyt (Sporogon)**. Dieser bildet einen langen Stiel aus, der nur ein einziges rundliches bis eiförmiges Sporangium (**Mooskapsel**) trägt. In der Kapsel werden neben mehreren hunderttausend Sporen auch Schleuderbänder mit spiraligen Wandverstärkungen (Elateren) ausgebildet. Diese reißen durch Eintrocknen auf und schleudern so die Sporen weit aus der geöffneten Kapsel heraus. Die Sporen sind alle gleichartig gestaltet (**Isosporie**). Kurz nach der Entlassung der Sporen degeneriert der Sporophyt und nachfolgend das gesamte Archegoniophor.

5 Der vegetative (= asexuelle) Nebenzyklus

Neben diesem sexuellen Zyklus gibt es bei einigen thallosen Lebermoosen einen **haploiden Nebenzyklus**. Bei diesem werden auf der Thallusoberseite in speziellen **Brutbechern** auf vegetativem Weg **Brutkörper** ausgebildet. Diese werden ebenfalls durch Regentropfen aus den Brutbechern herausgeschleudert. Aus ihnen wachsen dann neue Thalli heran, die aber genetisch identisch mit der Mutterpflanze sind (**vegetative Vermehrung = Klonierung**).

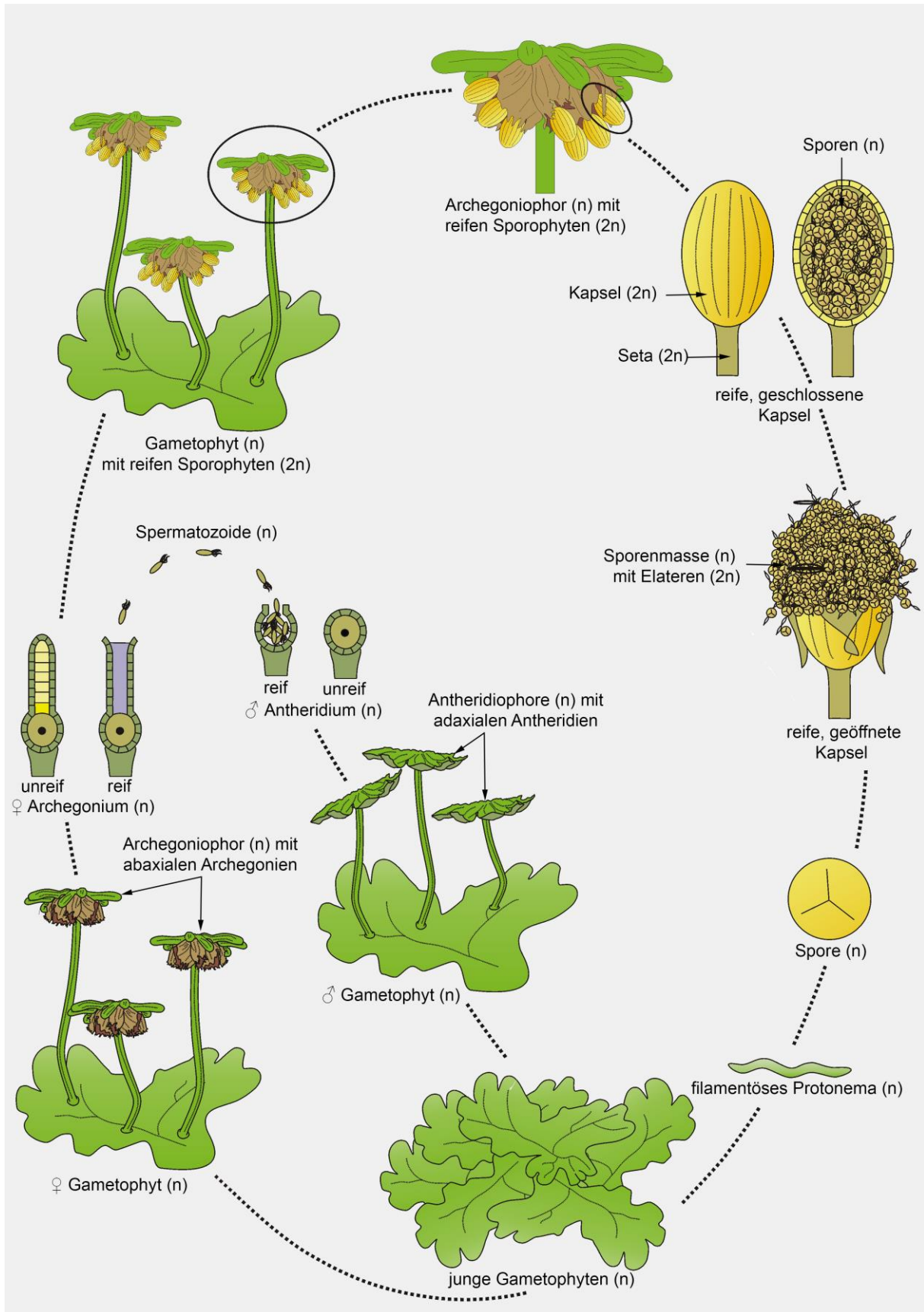


Abb. 4: Übersicht über den Generationswechsel von *Marchantia polymorpha* (Brunnenlebermoos).

6 Weiterführende Literatur

- AICHELE D. & SCHWEGLER H.W. (1999).** Unsere Moos- und Farnpflanzen. – Kosmos, Stuttgart.
- DÖRKEN V.M., EDWARDS D., LADD P.G. & PARSONS R.F. (2021).** The four dimensions of terrestrial plants: reproduction, structure, evolution and ecology – Verlag Kessel, Remagen-Oberwinter.
- DÖRKEN V.M. (2012).** *Marchantia polymorpha* – Brunnenlebermoos (Marchantiaceae). Jahrb. Boch. Bot. Ver. **3**: 236-245. http://www.botanik-bochum.de/html/jahrbuch/2011/Pflanzenportraet_Marchantia_polymorpha.pdf
- DÜLL R. & DÜLL-WUNDER B. (2023).** Die Moose Mitteleuropas: Bestimmung und Beschreibung der wichtigsten Arten, 3. Aufl. – Quelle und Meyer, Wiesbaden.
- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl. – Springer, Berlin.
- FRAHM J.P. & FREY W. (1992).** Moosflora, 3. Aufl. – Quelle und Meyer, Wiesbaden.
- FREY W. & STECH M. (2009).** Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta. – In: FREY W. (ed.): Syllabus of plant families, ADOLF ENGLERS´S Syllabus der Pflanzenfamilien, 13th ed. – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- PROBST W. (1986).** Biologie der Moos- und Farnpflanzen. – Quelle und Meyer, Wiesbaden.