

## Verzweigungstypen beblätterter Lebermoose

von

*Uwe Schwarz*

Im Rahmen des Studiums der auf dem Philippinen von Dr. Felix Schumm und dem Autor gesammelten Kryptogamen zeigte sich sehr schnell, dass bei der Untersuchung der Lebermoose anatomische Merkmale herangezogen werden mussten, die für europäisches Material nur wenig Verwendung finden. Dazu zählen auch die Verzweigungstypen der Lebermoose, die im Folgenden dargestellt werden sollen.

### 1. Allgemeine Bemerkungen

Das Wachstum des Laubmooses basiert auf Zellteilungsvorgängen einer dreischneidigen Scheitelzelle an der Spitze des Stämmchens, d.h. dass die Zellteilung grundsätzlich in 3 Richtungen erfolgen kann. Durch die Beibehaltung des dorsiventralen Aufbaus des Lebermooses lassen sich deshalb auch zu einem späteren Zeitpunkt der Entwicklung der Ursprung von Flanken- und Unterblättern, aber auch der Seitenäste einer der 3 Richtun-

gen zuordnen. Abbildung 1 zeigt einen schematischen Querschnitt eines Laubmoosstängels.

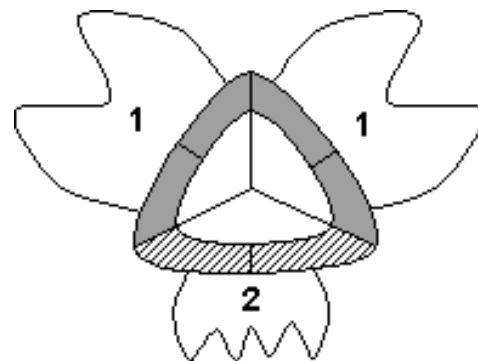


Abb. 1: Schematischer Stängelquerschnitt.

1 Flankenblätter,  
2 Unterblatt,  
grau Seitensegmente,  
schraffiert ventrales  
Segment

Bei den Seitensegmenten lassen sich jeweils eine ventrale (bauch-/unterseitige) und eine dorsale (rücken-/oberseitige) Hälfte unterscheiden, beim ventralen Segment, aus dem Unterblätter und Rhizoiden entspringen.

gen, eine linke und eine rechte. Aus jeweils einem vollständigen Seitensegment wird ein Flankenblatt, aus einem vollständigen, ventralen Segment ein Unterblatt gebildet.

## 2. Übersicht der Verzweigungstypen

Grundsätzlich lassen sich die Verzweigungen nach folgenden Kriterien einteilen

- Ursprung des Astes hinsichtlich der Segmente, d.h. Bildung durch eine Hälfte eines Seiten- bzw. des ventralen Segmentes
- Ursprung des Astes in Beziehung zum Blatt, d.h. direkt oberhalb oder unterhalb eines Blattes oder die Astbildung anstelle eines halben Flanken- oder Unterblattes

Als weiteres Kriterium spielt die Bildung eines "Kragens" am Grunde des Astes eine entscheidende Rolle. Das Auftreten eines Kragens beruht auf der Tatsache, dass der Ast nicht aus Epidermiszellen, sondern durch

supepidermale Zellen gebildet wird. Beim "Durchbrechen" der Epidermis bleibt diese als Kragen am Grunde des Astes erhalten. Dem gegenüber steht die Astbildung aus der Epidermisschicht, so dass keine Kragenbildung zu beobachten ist.

Einen Gesamtüberblick der bei beblätterten Lebermoosen auftretenden Verzweigungstypen gibt folgende Tabelle 1.

Die grau hinterlegten Verzweigungstypen werden als **interkalare** Verzweigung ("Äste zwischen den Blättern entspringend") bezeichnet, alle anderen als **terminale** Verzweigung.

In vielen Fällen ist an denselben Pflanzen nicht nur einer der Verzweigungstypen zu finden, d.h., dass bei den genannten Gattungen mehrere Typen vorkommen können. Am Ende des Artikels ist eine tabellarische Auflistung der Verzweigungstypen von europäischen Lebermoosgattungen beigefügt (Tabelle 4). Im folgenden werden die einzelnen Verzweigungstypen im Detail besprochen.

Tabelle 1: Überblick der Verzweigungstypen

		Astbildung aus den Seitensegmenten		Astbildung aus dem ventralen (= Bauch-) Segment
		Astbildung aus dem ventralen Teil	Astbildung aus dem dorsalen Teil	
Ast am Grunde ohne Kragen	Astbildung oberhalb des Blattes			
	Astbildung anstelle einer Blatthälfte	<i>Frullania</i> -Typ	<i>Microlepidozia</i> -Typ*	<i>Acromastigium</i> -Typ
	Astbildung unterhalb des Blattes	<i>Radula</i> -Typ** <i>Fontinalis</i> -Typ** (auch Moos- oder <i>Haplomitrium</i> -Typ)	<i>Fontinalis</i> -Typ**	
Ast am Grunde mit Kragen	Astbildung oberhalb des Blattes	<i>Plagiochila</i> -Typ	<i>Anomoclada</i> -Typ	<i>Bazzania</i> -Typ
	Astbildung anstelle einer Blatthälfte			
	Astbildung unterhalb des Blattes	<i>Bryopteris</i> -Typ*** <i>Lejeunea</i> -Typ*** adventiver <i>Radula</i> -Typ***		

\* Beim *Microlepidozia*-Typ wird in der Regel der Ast auf einer Seite des Segments vom dorsalen, auf der anderen vom ventralen Teil des Seitensegments (wie beim *Frullania*-Typ) gebildet.

\*\* Durch den meist radiären Aufbau der Laubmoose (*Fontinalis*-Typ) ist die Unterscheidung zwischen ventralen und dorsalen Teil des Seitensegmentes in der Regel nicht möglich.

\*\*\* Die Unterscheidung der Verzweigungstypen beruht auf den Zellteilungsvorgängen, die zur Astbildung führen.

### 3. Terminale Verzweigungstypen

Hinweis: In den Abbildungen 2 bis 4 entspricht die Stengelunterseite der waagerechten Seite des Dreiecks. Sie ist bei den Lebermoosen Ursprung von Rhizoiden und Unterblättern.

#### 3.1 *Frullania*-Typ

Charakteristika:

- Astbildung durch die ventrale Hälfte eines Seitensegments anstelle einer Blatthälfte
- Das mit dem Ast assoziierte Blatt wird nur zur Hälfte ausgebildet, d.h., dass z.B. die Anzahl der ursprünglichen Blatlappen auf die Hälfte reduziert ist.

Schema:

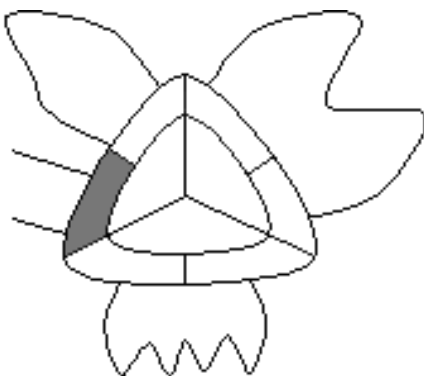


Abb. 2. *Frullania*-Typ

Der *Frullania*-Typ ist u.a. bei den Gattungen *Anthelia*, *Cephalozia*, *Frullania*, *Blepharostoma*, *Nowellia*, *Pleuroclada*, *Ptilidium*, *Mastigophora* und *Trichocolea* zu finden.

Untersucht man diese Astbildung bei der namensgebenden Gattung *Frullania*, so ist das Fehlen des Wassersackes an der Ursprungsstelle des Astes erkennbar. Bei 4lappigen Arten der Gattung *Lepidozia* wird die Anzahl der Blatlappen auf zwei reduziert.

#### 3.2 *Microlepidozia*-Typ

Charakteristika:

- Astbildung durch die dorsale Hälfte eines Seitensegments anstelle einer Blatthälfte
- Z.T. wird auf einer Stengelseite die dorsale, auf der anderen die ventrale Hälfte des Seitensegmentes zum Ast
- Das mit dem Ast assoziierte Blatt wird nur zur Hälfte ausgebildet, d.h., dass z.B. die Anzahl der ursprünglichen Blatlappen auf die Hälfte reduziert ist.

Schema:



Abb. 3 *Microlepidozia*-Typ

Dicht beblätterte Pflanzen von *Microlepidozia* lassen die Verzweigungstypen nur schlecht erkennen, da rudimentäre Blätter z.T. schlecht erkennbar sind. Zum anderen führt die eingeschränkte Bildung von Rhizoiden zu einer schwierigen Orientierung hinsichtlich der Stengelober- und unterseite. Für die Untersuchung sind deshalb lockerwüchsige Formen am geeignetsten.

Europäisches Material von *Microlepidozia* lässt sich ohne

Probleme der Gattung zuordnen. Schwieriger gestaltet sich die Einreihung tropischer Proben. Die Abgrenzung von *Microlepidozia* und der sehr ähnlichen *Telaranea* ist jedoch durch den Verzweigungstyp einfach möglich.

### 3.3 Acromastigium-Typ

Charakteristika:

- Astbildung durch eine Hälfte des ventralen Segments anstelle einer Unterblatthälfte
- Das mit dem Ast assoziierte Unterblatt wird nur zur Hälfte ausgebildet, d.h., dass z.B. die Anzahl der ursprünglichen Blattlappen auf die Hälfte oder ein Drittel reduziert ist.

Schema:



Abb. 4. *Acromastigium*-Typ

Die Gattung *Acromastigium* gehört zu den Lepidoziaceen und besitzt gewisse Ähnlichkeit mit *Bazzania*. Die Arten sind hauptsächlich im asiatischen Raum und auf der Südhalbkugel verbreitet. Auch hier gilt für die Untersuchung das zu *Microlepidozia* gesagte – empfehlenswert ist die Untersuchung lockerblättriger Pflanzen.

## 4 Interkalare Verzweigungen

### 4.1 *Radula*-Typ

Charakteristika:

- Astbildung durch die ventrale (bauchseitige) Hälfte des Seitensegments direkt unterhalb des Blattes
- Die Astbildung erfolgt aus Epidermiszellen, so dass es zu keiner Kragenbildung kommt.
- Der Winkel zwischen Stamm und Ast beträgt ca. 45°.
- Die Blätter in unmittelbarer Nähe des Astursprungs sind nahezu unverändert.

Schema:

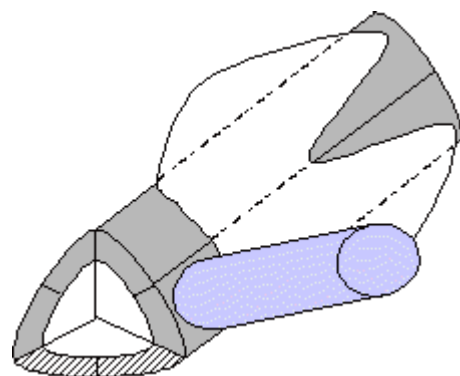


Abb. 5. *Radula*-Typ



Abb. 6. Schematischer Querschnitt des *Radula*-Typs (bi = Astinialen)

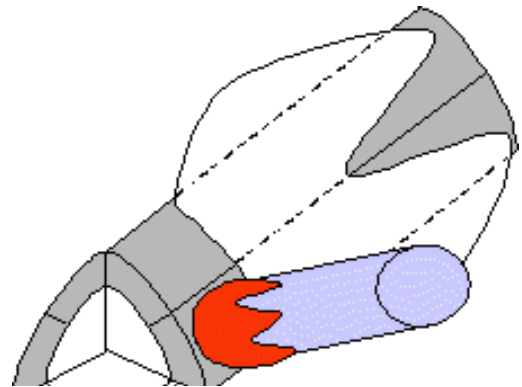


Abb. 7. Schema des *Bryopteris*-, *Lejeunea*- und adventiven *Radula*-Typs

Der *Radula*-Type ist vor allem bei der namensgebenden Gattung *Radula* zu beobachten.

#### 4.2 *Bryopteris*-Typ, *Lejeunea*-Typ und adventiver *Radula*-Typ

Charakteristika:

- Astbildung durch die ventrale (bauchseitige) Hälfte des Seitensegments direkt unterhalb des Blattes
- Der Winkel zwischen Stamm und Ast beträgt ca. 90°.

Schema:

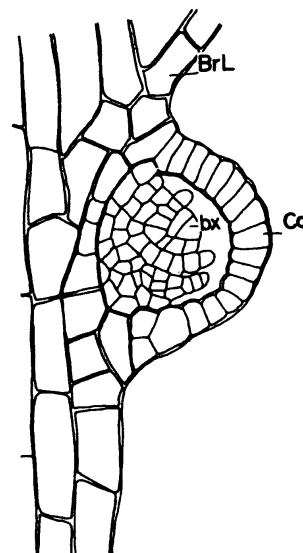


Abb. 8. *Bryopteris*-Typ (Co – kragenbildende Epidermis)

Bei voll entwickelten Pflanzen sind die 3 Typen nur noch schwer voneinander zu trennen, da die Hauptunterscheidungsmerkmale in den Zellteilungsvorgängen bestehen. Der Kragen bietet jedoch ein In-

diz, um welchen der Typen es sich handelt. Folgende Tabelle 2

fasst die Kragenmerkmale zusammen.

Tabelle 2: Kragenmerkmale

	<i>Bryopteris</i> -Typ	<i>Frullania</i> -Typ	<i>adventiver Radula</i> -Typ
Kragen	kurz, ungeteilt	± verlängert, gelappt (meist aus 3 Lappen bestehend)	verlängert, unregelmäßig gelappt
Kragenrand	unregelmäßig, zerrissen und gezackt	nie zerrissen oder gezackt	nicht zerrissen oder gezackt

4.3 Bazzania-Typ

Charakteristika:

- Bildung aus einer Hälfte des ventralen Segments (Bauchsegments), direkt oberhalb eines Unterblattes
- Kragen kurz und ungeteilt, mit einem unregelmäßigen Rand
- Winkel zwischen Stamm und Ast ca. 90°

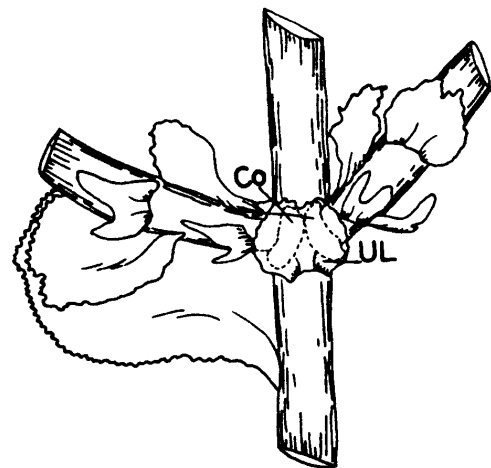


Abb. 9 *Bazzania*-Typ (Co – Kragen, UL – Unterblatt)

Der *Bazzania*-Typ ist einer der verbreitetsten Verzweigungstypen bei den Lebermoosen. Bei der namensgebenden Gattung *Bazzania* tritt er bei der Bildung von Flagellenästen auf der Stengelunterseite auf.



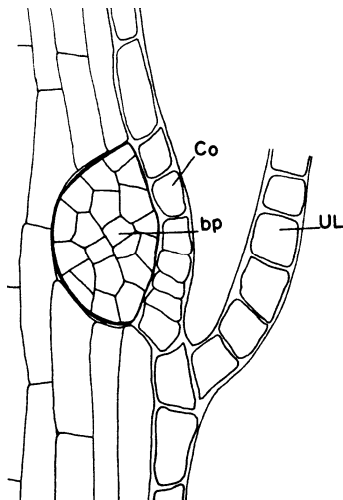


Abb. 10. Längsschnitt *Bazzania*-Typ (Co – Kragen, UL – Unterblatt)

#### 4.4 *Plagiochila*-Typ

Charakteristika:

- Bildung aus der ventralen Hälfte des Seitensegment
- Bildung des Astes, wie beim *Bazzania*-Typ, in einer Blattachsel, d.h. direkt oberhalb des assoziierten Blattes
- Kragen kurz (1-3 Zellen lang) und ungeteilt, mit einem unregelmäßigen Rand
- Winkel zwischen Stamm und Ast ca. 90°

Schema:

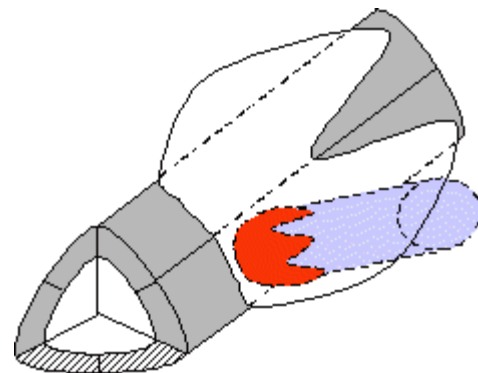


Abb. 11 *Plagiochila*-Typ

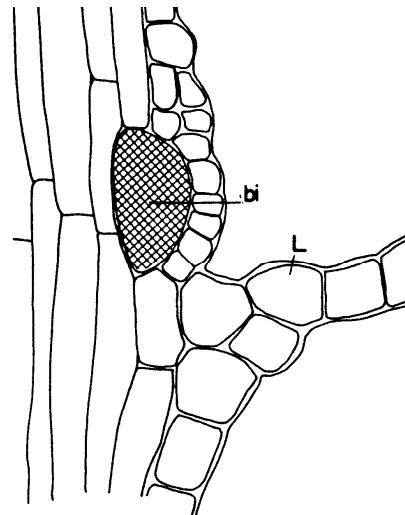


Abb. 12 Längsschnitt *Plagiochila*-Typ (bi – Astinitiale, L – Blatt)

Der *Plagiochila*-Typ stimmt auch in den Zellteilungsvorgängen mit dem *Bazzania*-Typ überein. Die Unterscheidung erfolgt nur durch den Ursprung des Astes, d.h. ob der Ast dem Bauch-

oder dem Seitensegment entspringt.

Bei dicht beblätterten Pflanzen ist die Unterscheidung, ob der Ast ober- oder unterhalb des Blattes entspringt nur schwer möglich. Die Unterscheidung zwischen *Plagiochila*- und *Bryopteris*-Typ wird in solchen Fällen fraglich bleiben.

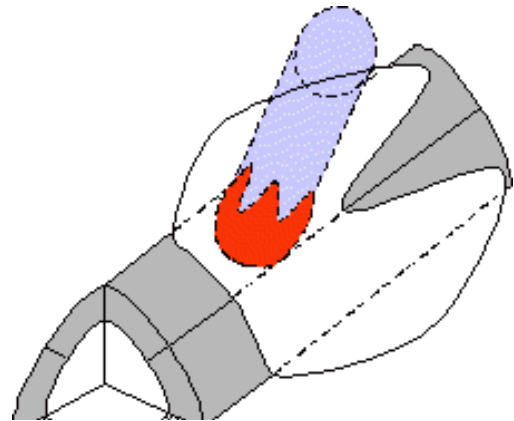


Abb. 13. *Anomoclada* – Typ

#### 4.5 *Anomoclada*-Typ

Charakteristika:

- Bildung aus der dorsalen (rückenseitigen) Hälfte des Seitensegment
- Bildung des Astes, wie beim *Plagiochila*-Typ, in einer Blattachsel, d.h. direkt oberhalb des assoziierten Blattes
- Kragen kurz und ungeteilt, mit einem unregelmäßigen Rand
- Winkel zwischen Stamm und Ast ca. 90°

Schema:

#### *Fontinalis*-Typ

Auf den *Fontinalis*-Typ (Moos- oder *Haplomitrium*-Typ) soll hier nur der Vollständigkeit halber nochmals hingewiesen werden. Die Bildung der Äste erfolgt aus einer Hälfte des Seitensegments, wobei das benachbarte Blatt nur wenig verändert wird. Durch die spirale Drehung des Moosstämmchens sind die Verhältnisse bei weitem schlechter zu erkennen als bei dorsiventralen Lebermoosen.

## 5. Übersicht der Verzweigungstypen europäischer Lebermoose

Nicht alle Arten der aufgeführten Gattungen konnten mit ihren Verzweigungstyp berücksichtigt werden. Im Einzelfall sei auf die Monographien oder anatomische Untersuchungen verwiesen. Der *Acromastigium*-Typ ist bei europäischen Gattungen nicht zu finden.

**Tabelle 3:** Abkürzungen / Erklärungen

<i>Begriff</i>	<i>Erläuterung</i>
lateral	Typ der Seitenäste
ventral	Typ von Ästen die auf der Bauchseite entspringen
x	nicht näher spezifizierter Astursprung
sl	Typ der Astbildung bei subfloralen Innovationen
dS	Typ der Astbildung bei dekapitierten Stämmchen
sex	Typ der Astbildung bei Ästen mit Archegonien oder Antheridien

Tabelle 4: Verzweigungstypen europäischer Lebermoose

Gattung	Frullania-Typ	Microlepidozia-Typ	Bryopteris-Typ	Lejeunea-Typ	Bazzania-Typ	Radula-Typ	Plagiochila-Typ	Anomocladium-Typ	Fontinalis-Typ
Acrobolus					ventral		lateral		
Anastrepta	x				x				
Anastrophyllum	lateral				ventral		lateral		
Anthelia	lateral								
Barbilophozia	lateral				x				
Bazzania	lateral				ventral				
Blepharostoma	x	x							
Calypogeia					x				
Cephalozia	lateral				ventral				
Cephaloziella					x				
Chiloscyphus	lateral						lateral		
Claopodiella					ventral				
Cololejeunea				x		sl			
Crossocalyx	lateral						lateral		
Diplophyllum							lateral		
Frullania	x		dS						
Geocalyx					ventral				
Gymnocolea	lateral				dS			sex, dS	
Gymnomitrium					ventral				
Haplomitrium									x

Gattung	Frullania-Typ	Microlepidozia-Typ	Bryopteris-Typ	Lejeunea-Typ	Bazzania-Typ	Radula-Typ	Plagiochila-Typ	Anomocladium-Typ	Fontinalis-Typ
Harpanthus	lateral				sex		dS		
Herberta					x			sl	
Hygrobrella					dS		x, sl		
Jaemsoniella	lateral				ventral				
Jubula	lateral		sex			sl			
Jungermannia							lateral		
Lejeunea				x		sl			
Lepidozia	lateral				ventral		dS		
Lophocolea	lateral				ventral		lateral		
Lophozia	lateral				x				
Marsupella					lateral		lateral		
Microlejeunea				x		sl			
Microlepidozia	x	x			ventral, sex				
Nardia	lateral				dS				
Nowellia	lateral				ventral				
Odontoschisma					x				
Pedinophyllum	lateral				ventral				
Plagiochila	lateral				ventral		lateral, dS		
Plectocolea					ventral		lateral		
Pleuroclada	x								
Pleurozia							lateral		
Porella	lateral						dS		
Ptilidium	x								

Gattung	Frullania-Typ	Microlepidozia-Typ	Bryopteris-Typ	Lejeunea-Typ	Bazzania-Typ	Radula-Typ	Plagiochila-Typ	Anomocladium-Typ	Fontinalis-Typ
Radula						x			
Saccogyna					ventral				
Scapania					ventral	lateral	lateral		
Sphenolobus	lateral						lateral		
Trichocolea	x								
Tritomaria	lateral						dS		

## 6 Literatur

- Crandall, B.J. (1969)  
 Morphology and development of branches in the Hepaticae.  
*Beihefte zur Nova Hedwigia*  
**30**:1-261