

Der rätselhafte Ursprung der Moose

Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
72270 Baiersbronn

Zusammenfassung: Der Ursprung der drei Moosklassen (Laubmoose, Lebermoose und Hornmoose) kann anhand von Fossilien nicht nachgezeichnet werden. Bereits die ältesten Fossilien können i. d. R. in heutige Ordnungen gestellt werden. Mögliche Gründe für die Seltenheit paläozoischer Moosfossilien werden diskutiert. Ein neu entdecktes unterdevonisches Fossil weist eine bis dahin unbekannte Kombination aus moosartigen und teilweise gefäßpflanzenartigen Merkmalen auf, erlaubt aber aufgrund der fragmentarischen Natur keine sichere Deutung seiner phylogenetischen Stellung.

Die Moose (Abteilung Bryophyta) sind mit ca. 25.000 Arten weltweit verbreitet. Im Vergleich zu den Farn- und Samenpflanzen sind sie einfacher gebaut. Sie besitzen keine Wurzeln, sondern nur einfach gebaute Rhizoide (einzellige oder vielzellig unterteilte Schläuche), es fehlen ihnen auch Leitbündel (z. T. kommen vergleichsweise einfache Leitgewebe vor); die Blättchen sind meist einschichtig, die Cuticula (wachsartige Auflagerung als Verdunstungsschutz) ist sehr zart, Spaltöffnungen kommen selten vor; der für die Gefäßpflanzen typische Zellwandverstärker Lignin fehlt immer. Zur Befruchtung sind die Moose auf die Gegenwart von Wasser angewiesen. Trotz dieser für das Leben auf dem Land eher dürrig erscheinenden Ausrüstung sind die meisten Arten Landbewohner; einige Vertreter sind sogar ausgesprochen xerophytisch, d. h. sie besitzen eine große Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung, und können daher sogar Extremstandorte wie die höchsten Stufen der Hochgebirge besiedeln. Ob man die Moose vor diesem Hintergrund als „weniger hoch entwickelt“ charakterisieren möchte, ist eine Bewertungsfrage. Jedenfalls sind die Moose in der Lage, mit einfachen Mitteln eine große Zahl unterschiedlichster Standorte zu erobern. Als primitive Vorstufen von Höheren Pflanzen werden sie heute gewöhnlich nicht mehr angesehen.

Mit den Gefäßpflanzen (Farn- und Samenpflanzen) und untereinander haben die Moose gemeinsam:

- einen vielzelligen, von der Mutterpflanze ernährten Embryo (sie gehören daher zu den sog. Embryophyten)
- eine schützende Hülle um die Gametangien (Behälter für die Geschlechtszellen: Archegonien und Antheridien)
- einen ausgeprägten Generationswechsel (Abwechslung einer sporen- und gametenbildenden

Generation, Sporophyt und Gametophyt; Abb. 1).

Im Unterschied zu den anderen Embryophyten ist bei den Moosen der Gametophyt (d. i. die Gameten = Geschlechtszellen bildende Generation) die klar dominierende Generation, wogegen er bei den Farnartigen und den Samenpflanzen relativ unscheinbar bis extrem reduziert ist. Zudem lebt der Sporophyt, also die Sporen produzierende Generation, zeitlebens schmarotzend auf dem Gametophyten und ist ohne ihn nicht lebensfähig (vgl. Abb. 1 und 2).

Die Moose werden gewöhnlich in drei Hauptgruppen unterteilt (Abb. 2), die sich in vielerlei Hinsicht voneinander unterscheiden. Es handelt sich um die Laubmoose (Klasse Bryopsida, z. T. auch als Unterabteilung Bryophytina gewertet), zu der ca. 2/3 aller Moose gehören, die Lebermoose (Hepaticopsida bzw. Hepaticophytina), die etwa 1/3 der Moose umfassen sowie die nur ca. 100 Arten umfassenden Hornmoose (Anthocerotopsida). Neuerdings wird diskutiert, ob aufgrund deutlich unterschiedlicher biochemischer, ultrastruktureller und morphogenetischer Eigenschaften als vierte Klasse bzw. Unterabteilung die Takakiophytina abzutrennen sind (TAYLOR & TAYLOR 1993, 135), deren Vertreter (die Gattung *Takakia*) bisher als Ordnung der Hepaticopsida zählten.

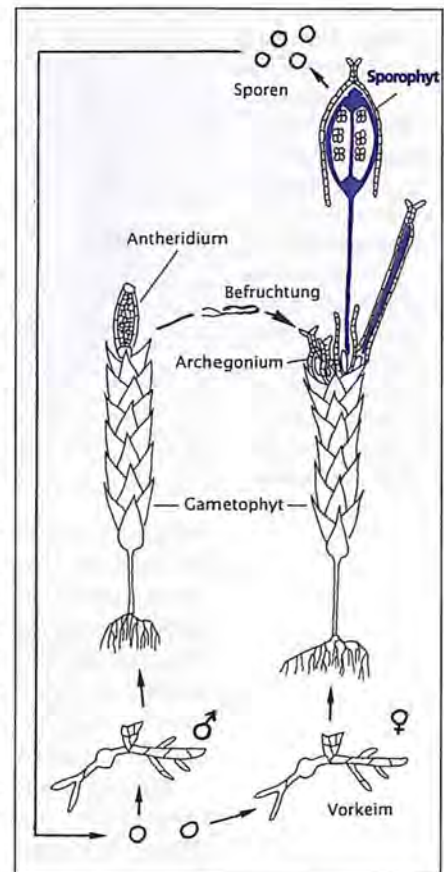
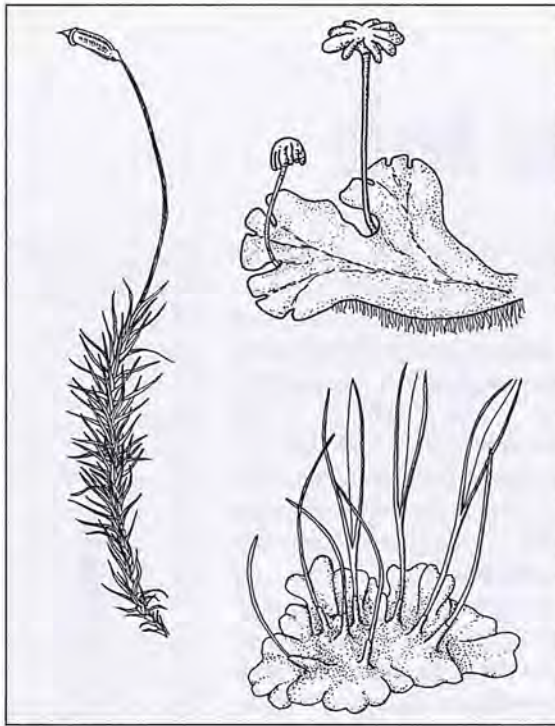


Abb. 1: Generationswechsel bei einem Laubmoos, schematisch. Die Sporophyten-Generation ist blau wiedergegeben. (Nach BRESINSKY 1991, verändert)

Vergleichende Biologie

Auch wenn die Moosgruppen eine Reihe von Gemeinsamkeiten aufweisen (s. o.; vgl. SCHUSTER 1984a), sprechen dennoch grundlegende Unterschiede in der Ontogenese bei den Laubmoosen, Lebermoosen und Hornmoosen für eine Polyphylie der Moose (CRANDALL-STOTLER 1980, 580); die Meinungen hierüber gehen allerdings auseinander (vgl. SCHUSTER 1984a). Unterschiedlich sind bei den Gametophyten die Art der Sporenkeimung, das Wachstum des Sproßscheitels, die Differenzierung der spezialisierten Gewebe des Stämmchens und die Embryogenese. „Clearly, mosses, hepatics, and anthocerotes possess distinctive morphogenetic

Abb. 2: Vertreter der drei Moosklassen: Links: das Laubmoos *Polytrichum formosum* (Schönes Widertonmoos), rechts oben das Lebermoos *Marchantia polymorpha* mit Archegonienständen, unten das Hornmoos *Phaeoceros laevis* mit jungen und geöffneten Sporogonen (= auf dem flächigen Gametophyten aufsitzende Sporophyten). (Nach AICHELE & SCHWEGLER 1978 und BRESINSKY 1991)



designs, regulated by genetic and physiological mechanisms as complex as those described for flowering plants" (CRANDALL-STOTLER 1980, 583). Die Entwicklungsmuster sind in allen Stadien des Wachstumszyklus, von der Sporenkeimung bis zur Sporenbildung, zwischen Laubmoosen und Lebermoosen verschieden (CRANDALL-STOTLER 1986, 18; vgl. CRANDALL-STOTLER 1984).

Ein eigenartiges Merkmalsmosaik weisen die Hornmoose (Anthocerotopsida) auf. BRESINSKY (1991, 649) hält sie für phylogenetische Relikte; allerdings besitzen sie neben „Primitivmerkmalen“ auch Eigenschaften, die als abgeleitet gewertet werden können (Heterobathmie, d. i. Kombination „ursprünglicher“ und „abgeleiteter“ Merkmale): Ihr Sporogon (Sporophyt) weist einen reicher differenzierten Bau auf als das der anderen Moose; der als Kapsel angelegte Teil bleibt längere Zeit meristematisch (teilungsfähig); die Sporogonwand besitzt Spaltöffnungen; ihre Zellen haben Chloroplasten und sind bei der Reife der Sporophyten photosynthetisch aktiv (vgl. auch STEWART & ROTHWELL 1993, 77 und die Ausführungen bei BREMER 1985, 377f.). Es handelt sich um eine recht deutlich abgesetzte Gruppe. Ihre Entstehung wird als unabhängig von den anderen Moosgruppen angesehen (SCHUSTER 1984b, 1073).

Fossilfunde

Inwieweit gibt der Fossilbericht Auskunft über den Ursprung der Moose als Gesamtgruppe und über die genannten Moosklassen? FRAHM (1994) schildert die Situation in einer Überblicksarbeit, in der er die Moose pauschal als „lebende Fossilien“ bezeichnet. „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.“ – „Die heutigen Ordnungen der Moose waren bereits im Paläozoikum differenziert“ (FRAHM 1994, 120, 124). Die Zuordnung von paläozoischen Moosfunden ist allerdings nur vage zu Ordnungen oder sogar nur zu Unterklassen möglich, da wichtige Informationen fehlen: In der Regel handelt es sich bei Moosfossilien um vegetative Teile des Gametophyten; Sporophyten sind nur sehr selten dokumentiert und fossile Bryophyten mit identifizierbaren Geschlechtsorganen sind fast unbekannt (TAYLOR & TAYLOR 1993, 136; EDWARDS 1993, 775). – Das älteste sicher zuordenbare Lebermoos, *Pallavicinites devonicus* aus dem Oberdevon der USA (auf ca. 350 Millionen Jahre datiert) kann zu den heutigen Metzgeriales gestellt werden. Unter den fossilen Laubmoosen tritt *Muscites plumatus* stratigraphisch zuerst auf; diese Gattung wurde im Karbon gefunden und läßt sich den Bryales zuordnen. Die ältesten fossil dokumentierten Torfmoose aus dem Perm weisen die für Torfmoose typische Differenzierung der Blattzellen in assimilierende Chlorenchymzellen (lebende, grüne Blattzellen) und Hyalenchymzellen (tote, mit Wasser oder Luft gefüllte Zellen) auf. Da sie jedoch große Blätter mit Mittelrippe besitzen, werden sie in eine eigene Ordnung gestellt (Protosphagnales).

„Die heutigen Ordnungen der Moose waren bereits im Paläozoikum differenziert“

Ab dem Mesozoikum kann die Mehrheit der Moose sogar heutigen Familien zugeordnet werden (EDWARDS 1993, 775). In der Terminologie der Grundtypenbiologie (vgl. SCHERER 1993, ADLER 1993) könnte man von einer Zuordnung zu Grundtypen sprechen. Dazu kommen Formen mit heute nicht mehr verwirklichten Merkmalskombinationen (FRAHM 1994, 121). Aus dem Känozoikum schließlich sind vergleichsweise viele Moose fossil überliefert, von denen fast alle auch heute vorkommen (FRAHM 1994, 121; ein Beispiel in Abb. 3).

Die Verbindung zwischen den Lebermoosen und den Laubmoosen ist rätselhaft. *Naiadita lanceolata* kombiniert zwar Merkmale aus beiden Gruppen, stammt aber aus der Trias (tritt also viel zu spät für eine Übergangsform auf), was nach Auffassung von STEWART & ROTHWELL (1993, 81) mehr Fragen bezüglich der Moos-Evolution auslöst als Antworten bringt. Es sind keine primitiven Typen bekannt, die als Vorfahren beider Gruppen angesehen werden könnten (STEWART & ROTHWELL 1993, 83). „Eine Form, die als gemeinsamer Vorfahr von Leber- und Laubmoosen in Frage kommt, ist... bis heute nicht bekannt“ (SPECK 1988, 68).

Auch der Ursprung der Hornmoose ist ein ungelöstes Rätsel. Fossil sind die Anthocerotopsida fast unbekannt, nur tertiäre und evtl. kretazische Sporen wurden gefunden (LACEY 1969, 194; TAYLOR & TAYLOR 1993, 147). SCHUSTER (1984b, 1071) spekuliert, daß es sich bei den Hornmoosen um die letzten kümmerlichen Versuche handeln könnte, zu phylogenetisch später Zeit nochmals das Land zu erobern.

Weshalb fehlen die Zwischenformen?

Angeichts von insgesamt ca. 300.000 fossil bekannten Arten der gesamten Tier- und Pflanzenwelt wurde das Argument der Lückenhaftigkeit zur Erklärung für das Fehlen von Übergangsformen allgemein weitgehend aufgegeben; es ist unglaublich. Im Falle der Moose freilich kann man auf die zarte Natur und die insgesamt geringe Zahl paläozoischer fossiler Belege verweisen, so daß hier das Argument der Lückenhaftigkeit doch stehen könnte. „Fossil evidence of liverworts and mosses in general is extremely scanty in the Devonian and Carboniferous and to date does not allow for a good assessment of evolutionary trends and relationships within or between those groups, or between bryophytes and vascular plants“ (GENSEL & ANDREWS 1984, 112). Andererseits ist aber zu bedenken, daß ca. 70 Moos-Arten bereits aus dem Paläozoikum bekannt sind (FRAHM 1994, 120). Es gibt ja trotz ihrer zarten Natur zahlreiche Moosfossilien; es kommt also auf die richtige Art der Sedimentation in der richtigen Situation zur richtigen Zeit an (LACEY 1969, 190, 202); die zarte Natur der Moose alleine gibt keine Erklärung für Nicht-Erhaltung. Überzeugende Gründe, weshalb aus der Zeit, in der die Moose nach evolutionärer Sichtweise entstanden sein dürften (etwa Ordovizium-Silur), passende Fossilien fehlen, sind nicht bekannt.

Da Fossilien also keine Auskunft über den Ursprung der Moose und ihre Aufspaltung in die drei (oder vier) Hauptgruppen geben, ist man in der Evolutionsforschung weitgehend auf weitere vergleichend-biologische Studien angewiesen (Sequenzanalysen, ultrastrukturelle Analysen, anatomische Vergleiche etc.). Im letzten Jahrzehnt wurde hierzu eine Reihe von Untersuchungen durchgeführt, die z. T. unterschiedliche Verwandtschaftsverhältnisse nahelegen. Einen aktuellen Einblick geben KRANZ et al. (1995) und GARBARY et al. (1993); an dieser Stelle gehen wir darauf nicht weiter ein.

Sporen und ein neues Fossil

Fossile Sporen, die u. a. auch Moosen zugeordnet werden könnten (Zuordnung von Sporen zu Makrofossilien ist oft unsicher), sind bereits aus dem Ordo-

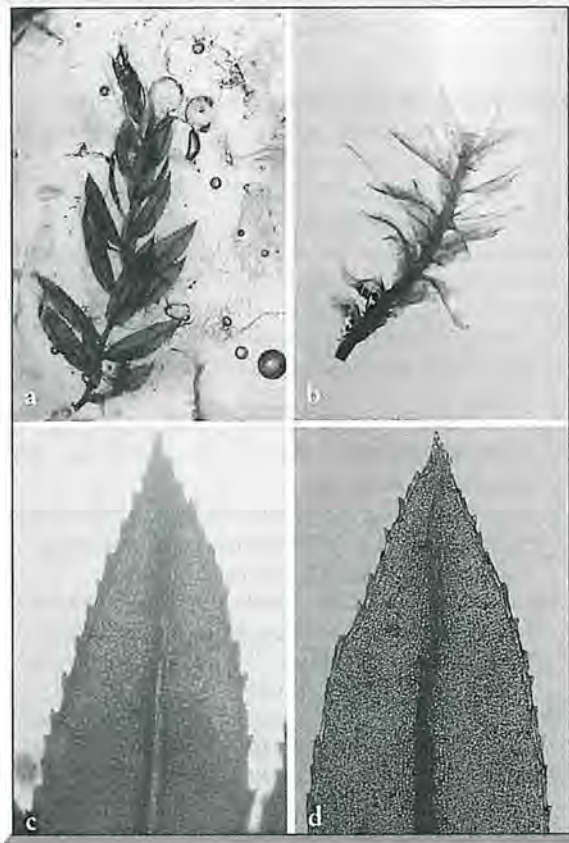


Abb. 3: Beispiel eines „lebenden Moosfossils“:
a Trachycystis flagellaris aus dem Baltischen Bernstein, Originalgröße 4 mm;
b Trachycystis flagellaris, rezent, aus Japan, Originalgröße 8 mm;
c Blatt von fossillem Trachycystis flagellaris, d rezent Blatt (c, d ca. 90x vergrößert).
Nachdruck aus: J.-P. Frahm: Moose – lebende Fossilien. Abb. 6, Biologie in unserer Zeit 24 (1994), Nr. 3. Wiedergabe mit freundlicher Genehmigung.

vizium bekannt (vgl. z.B. GRAY & SHEAR 1987), doch fehlen Nachweise passender Makrofossilien (Stengel, Blätter etc.) aus dieser Zeit. EDWARDS et al. (1995) berichteten kürzlich über die Entdeckung eines 1,54mm langen inkohlten Fossils aus dem walisischen Unterdevon, das glattwandige tetraedrische Tetraden enthält, die den ersten ordovizischen Tetraden ähneln. Damit liegt zum ersten Mal ein entsprechendes Makrofossil vor, allerdings stratigraphisch sehr viel später als die ersten Sporenfunde. Im Gesamten entspricht die Anatomie keinen bekannten Embryophyten. Eine Reihe von Einzelmerkmalen ähnelt hauptsächlich heutigen Gametophyten thallöser Lebermoose. Morphologisch besteht jedoch eher Ähnlichkeit zu Moos-Sporophyten; dazu paßt allerdings die Verzweigung des neuen Fossils nicht (Moos-Sporophyten sind außer im Falle von Mißbildungen immer unverzweigt). Längliche Zellen und röhrenförmige Elemente könnten als Vorstufen von Tracheiden interpretiert werden (EDWARDS et al. 1995). Nach Ansicht dieser Autoren gibt dieses Fossil mit neuartiger Organisation einen einzigartigen Eindruck von einer Organisationshöhe unterhalb der Stufe der Gefäßpflanzen wieder. Allerdings gehört das Fossil zu einem Zeitraum, da echte Gefäßpflanzen bereits überliefert sind („Psilophyten“). Ob aus diesem winzigen fossilen Bruchstück weitergehende Schlußfolgerungen gezogen werden können, wird die Zukunft erweisen müssen; weitere Funde werden benötigt. Die vorliegenden Daten lassen zu viele Deutungsmöglichkeiten offen.

Literatur

- ADLER M (1993) Merkmalsausbildung und Hybridisierung bei den Funariaceen (Bryophyta, Musci). In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 67-70.
- AICHELE D & SCHWEGLER H-W (1978) Unsere Moos- und Farnpflanzen. Stuttgart.
- BREMER K (1985) Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* 1, 369-385.
- BRESINSKY A (1991) Eukaryota. In: SITTE P, ZIEGLER H, EHRENDORFER F & BRESINSKY A (Hg) Lehrbuch der Botanik, 33. Aufl. (begr. von E. Strasburger u. a.), Stuttgart – Jena – New York.
- CRANDALL-STOTLER B (1980) Morphogenetic designs and a theory of bryophyte origins and divergence. *Bio Science* 30, 580-585.
- CRANDALL-STOTLER B (1986) Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: Contraindications of monophyly. *J. Bryol.* 14, 1-23.
- CRANDALL-STOTLER B (1984) Musci, hepatics and anthocerotae – an essay on analogues. In: SCHUSTER RM (Hg) New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp 1093-1129.
- EDWARDS D, DUCKETT JG & RICHARDSON JB (1995) Hepatic characters in the earliest land plants. *Nature* 374, 635-636.
- FRAHM J-P (1994) Moose – lebende Fossilien. *Biologie in unserer Zeit* 24, 120-124.
- GARBARY WA, RENZAGLIA KS & DUCKETT JG (1993) The phylogeny of land plants: a cladistic analysis based on male gametogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 188, 237-269.
- GENSEL PG & ANDREWS HN (1984) Plant Life in the Devonian. New York: Praeger.
- GRAY J & SHEAR W (1992) Early life on land. *Am. Sci.* 80, 444-456.
- KRANZ HD, MIKS D, SIEGLER M-L, CAPESIUS I, SENSEN CW & HUSS VAR (1995) The origin of land plants: Phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete Small-Subunit Ribosomal RNA gene sequences. *J. Mol. Evol.* 41, 74-84.
- LACEY WS (1969) Fossil bryophytes. *Biological Review* 44, 189-205.
- SCHERER S (1993, Hg) Typen des Lebens. Berlin.
- SCHUSTER RM (1984a) Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. In: SCHUSTER RM (Hg): New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp 892-1070.
- SCHUSTER RM (1984b) Morphology, phylogeny and classification of the Anthocerotae. In: SCHUSTER RM (Hg): New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp 1071-1092.
- SPECK T (1988) Fernstudium Naturwissenschaften. Evolution der Pflanzen- und Tierwelt. 5/1 Geschichte der Pflanzen 2. Teil. Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) Palaeobotany and the evolution of plants. 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- TAYLOR TN & TAYLOR EL (1993) The biology and evolution of fossil plants. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall.

Wie konstant sind die fundamentalen Naturkonstanten?

Thomas Portmann, Zur Zinsbach 45, 57076 Siegen

Zusammenfassung: Die problematische Bedeutung der Konstanz der fundamentalen Konstanten für die Schöpfungsforschung wird behandelt. Isotopengeologie und beobachtende Kosmologie legen ein Kosmosalter von größenordnungsmäßig 10^{10} Jahren nahe, wobei die raumzeitliche Unveränderlichkeit einiger Konstanten vorausgesetzt wird. Daher scheint eine Variabilität dieser Konstanten die Möglichkeit anzubieten, die empirischen Daten mit dem niedrigen Kosmosalter zu harmonisieren, das sich bei einem wörtlichen Verständnis aus der biblischen Überlieferung (den ersten Genesiskapiteln) ergibt. Es wird unter der exemplarischen Erläuterung einer empirischen Schranke und anhand allgemeiner Betrachtungen über den Charakter fundamentaler physikalischer Konstanten gezeigt, warum sich dieser Weg als Sackgasse erweist.

Einführung

Abgesehen von der grundlegenden Bedeutung der Titelfrage für alle naturwissenschaftlichen Fakultäten spielt die Frage für Untersuchungen im Rahmen der Schöpfungslehre eine besonders problematische Rolle. Einerseits beruhen die radiometrischen Datierungen von terrestrischen und extraterrestrischen Gesteinen unter anderem auch auf der Konstanz der Zerfallsreihen radioaktiver Isotope und der Konstanz der Halbwertszeiten im Verlauf der Erdgeschichte. Die Datierungen hängen also unmittelbar von der Unveränderlichkeit der fundamentalen Konstanten ab, wie z.B. der Elementarteilchenmassen, der elektrischen Elementarladung, der Stärke der Kernkraft (starke Wechselwirkung), der Lichtgeschwindigkeit, der Planckschen Konstanten usw. Andererseits ergibt sich aus der beobachtenden Astronomie ein Bild des uns umgebenden Welt-