

Marchantia polymorpha – Brunnenlebermoos (*Marchantiaceae*)

VEIT MARTIN DÖRKEN

Abstract: *Marchantia polymorpha* (*Marchantiaceae*) is one of the most widespread liverworts in Central Europe and easy to recognize. The haploid cormus represents the persisting stage in the life cycle and is not differentiated in cauloids and phylloids. Instead it has an undifferentiated thallus. The male antheridia (producing the spermatozoids), and the female archegonia (producing only a single large egg) are inserted on special umbrella-shaped parts of the thallus: the antheridiophores and the archegoniophores. The short-lived diploid sporophyte consists only of a small seta and a capsule. The sporophytes die back after releasing the spores. Each capsule contains several 100 thousand spores all similar in size and shape (isospor). Next to the spores several elaters which are important for ballistic dispersal are developed. The morphology, anatomy and life cycle of *Marchantia polymorpha* will be discussed below.

1 Einleitung

In Mitteleuropa gibt es wohl kaum eine Moosart, die so weit verbreitet und gleichzeitig so leicht selbst im vegetativen Zustand zu erkennen ist, dass sie weithin bekannt ist: das Brunnenlebermoos (*Marchantia polymorpha*). Es handelt sich in der Gruppe der sog. Niederen Pflanzen um ein Lebermoos mit einem einfach strukturierten Kormus, der anders als bei den beblätterten Lebermoosen und den Laubmoosen weder in Stämmchen noch in Blättchen gegliedert ist.



Abb. 1: *Marchantia polymorpha* mit Brutbechern im Waldgebiet des Kalwes in Bochum/NRW (A. JAGEL).



Abb. 2: *Marchantia polymorpha* in Simmerath in der Nordeifel/NRW (F. W. BOMBLE).



Abb. 3: *Marchantia polymorpha* mit weiblichen Fortpflanzungsorganen auf einem Bürgersteig in Bad Zwischenahn/Niedersachsen (A. JAGEL).



Abb. 4: *Marchantia polymorpha* als Unkraut in einem Blumentopf in einem Gartencenter in Konstanz/Baden-Württemberg (V. M. DÖRKEN).

Für die universitäre Lehre stellt das Brunnenlebermoos einen wichtigen Standardorganismus dar, der für morphologische und anatomische Studien an Moosen insbesondere zum Einstieg in die Lebenszyklen der Landpflanzen genutzt wird. Schon allein aufgrund der leichten Verfügbarkeit des Pflanzenmaterials und besonders auch fertiler Individuen, ist *Marchantia polymorpha* für diese Rolle bestens geeignet.

2 Namensgebung

Die Gattung *Marchantia* wurde nach dem französischen Gartendirektor NICOLAS MARCHANTS durch dessen Sohn 1713 benannt. Den volkstümlichen deutschen Namen Brunnenlebermoos erhielt die Gattung aufgrund des häufigen Vorkommens in Quellfluren und Brunnenschächten sowie der volksmedizinischen Nutzung als Mittel gegen Lebererkrankungen (DÜLL & DÜLL-WUNDER 2008). Das Artepitheton "*polymorpha*" bedeutet "vielgestaltig".

3 Systematik und Verbreitung

Das Brunnenlebermoos gehört zur Familie der *Marchantiaceae* aus der Ordnung der *Marchantiales*, die 11 Familien und 33 Gattungen umfasst. In Europa gibt es nur zwei *Marchantia*-Arten: Die weit verbreitete *Marchantia polymorpha* und die überwiegend im mediterranen S-Europa anzutreffende und in Deutschland sehr seltene Art *Marchantia palaeacea* (FRAHM & FREY 1992).

Marchantia polymorpha ist in Deutschland weit verbreitet und bildet rasch größere flächige Bestände aus. In Mitteleuropa werden drei Unterarten unterschieden: Die subsp. *polymorpha* und die subsp. *ruderalis* kommen von der Ebene bis in mittlere Gebirgslagen (bis ca. 1000 m ü. NN) vor. In höheren Gebirgslagen werden beide Subspezies durch *Marchantia polymorpha* subsp. *montivagans* abgelöst, welche in Tieflandregionen nur selten anzutreffen ist (DÜLL & DÜLL-WUNDER 2008). In Mitteleuropa ist *Marchantia polymorpha* subsp. *ruderalis* die am weitesten verbreitete Unterart und durch Verschleppungen mittlerweile kosmopolitisch verbreitet.

Das Brunnenlebermoos ist entlang von Bachläufen, in feuchten Sumpfwiesen sowie auf feuchten Wurzeln und Gestein und selbst auf Wegen anzutreffen (Abb. 1-3). Die subsp. *ruderalis* kommt auf sehr nährstoffreichen, vor allem nitratreichen Ruderalstandorten vor und ist somit ein wichtiger Bioindikator für Überdüngung. In Mitteleuropa tritt die Unterart besonders häufig auch in Baumschulen und Gartencentern auf, wo sie in den meist reichlich gewässerten und gut gedüngten Pflanztöpfen dichte Bestände bildet (Abb. 4). Die subsp. *polymorpha* kommt auf versumpften Standorten wie Sumpfwiesen und Bachufern vor. *M. polymorpha* subsp. *montivagans* ist arktisch-alpin und tritt in Mitteleuropa besonders häufig in der Rhön und in den Alpen auf (FRAHM & FREY 1992), wo sie auf sonnigen bis schattigen Standorten in Flachmooren, Quellfluren auf erdigen, kalkreichen Substraten wächst (DÜLL & DÜLL-WUNDER 2008).



Abb. 5: *Marchantia polymorpha*, Thalluslappen mit Spitzenwachstum; die Scheitelzelle gliedert zu jeder Seite gleichmäßig Zellen ab (V. M. DÖRKEN).

4 Morphologie

Marchantia polymorpha ist eine Lagerpflanze (Thallophyt), ihr Kormus ist anders als bei den Höheren Pflanzen nicht in die drei Grundorgane Wurzel, Sprossachse und Blatt gegliedert und anders als bei den beblätterten Leber- und Laubmoosen nicht in Stämmchen (Cauloid) und Blättchen (Phylloid) unterteilt.

Unter den thallosen Lebermoosen gehört die Gattung *Marchantia* zu den am komplexesten organisierten Taxa. Die gabelig verzweigten Lager (= Thalli, Einzahl: Thallus, das Stadium des Gametophyten) sind breit bandartig gestaltet. Sie sind rund 1 mm dick und nur selten über 2-3 cm breit. Durch Spitzenwachstum können sie bis 15 cm lang werden. An der eingekerbten Thallusspitze befindet sich eine Scheitelzelle (Abb. 5), die zu jeder Seite gleichmäßig Zellen abgliedert und somit die dichotome Verzweigung hervorruft. Der Thallusrand ist fast immer stark gewellt. In der Mitte des Thallus ist eine Mittelrippe erkennbar, die bei *Marchantia polymorpha* subsp. *ruderalis* und *M. p.* subsp. *polymorpha* dunkler gefärbt sein kann (Abb. 6 & 7). Auf der Thallusunterseite sind kleine blattartige schuppige Auswüchse, sog. Bauchschuppen (Abb. 8), sowie zahlreiche Rhizoide ausgebildet (Abb. 9). Die kleinen einschichtigen Bauchschuppen werden vor allem in unmittelbarer Nähe der Spitzenregion eines Thalluslappens gebildet und dienen zusammen mit einer Schleimabsonderung dem Schutz der Scheitelzellen (AICHELE & SCHWEGLER 1999).



Abb. 6: *Marchantia polymorpha*, schwarz abgesetzte Mittelrippe auf der Thallusunterseite (V. M. DÖRKEN).



Abb. 7: *Marchantia polymorpha*, Thalluslappen, Oberseite (V. M. DÖRKEN).

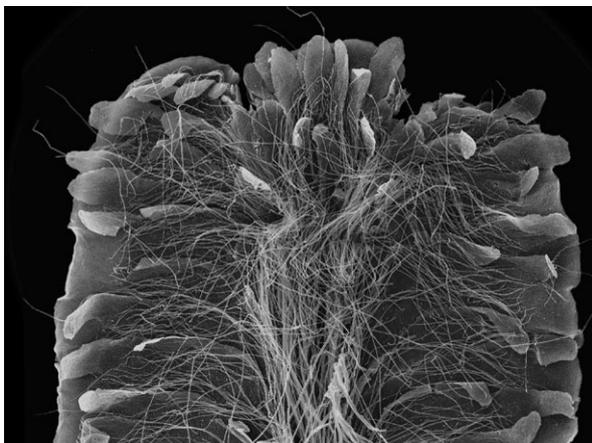


Abb. 8: *Marchantia polymorpha*, Thallusunterseite mit zahlreichen Rhizoiden und Bauchschuppen (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

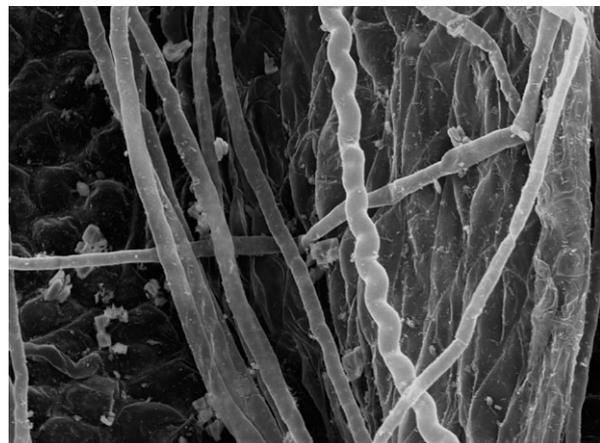


Abb. 9: *Marchantia polymorpha*, auf der Thallusunterseite sind verschiedene Typen von Rhizoiden ausgebildet, im Vordergrund ein sog. Zäpfchenrhizoid (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

Die Rhizoide auf der Thallusunterseite dienen einerseits der Verankerung der Thalli im Substrat, andererseits ermöglichen sie einen kapillaren Wasseraufstieg, sodass der Thalluslappen immer gut mit Wasser versorgt ist. Im Gegensatz zu "echten Wurzeln" der Höheren Pflanzen weisen sie keinen komplexen anatomischen Aufbau auf. Die Rhizoide der Lebermoose sind einzellig und ca. 2-3 cm lang. Sie werden erst am Thallus und nicht, wie bei den Laubmoosen, bereits am Vorkeim (= Protonema) ausgebildet (AICHELE & SCHWEGLER 1999).

Auch aufgrund der Verteilung der Rhizoide am Thallus lassen sich zwei verschiedene Ökotypen unterscheiden. Der Flachthallus (Abb. 10) liegt dem Boden dicht an und auf der gesamten Thallusunterseite sind Rhizoide ausgebildet. Beim Rollthallus (Abb. 11) sind dagegen die Rhizoide nur im Bereich entlang der Mittelrippe ausgebildet, sodass sich der Thallus bei Trockenheit einrollen kann. Solche Thalli kommen eher an häufiger austrocknenden Standorten vor, während der Flachthallus schattenliebend ist und auf durchgängig gut mit Feuchtigkeit versorgte Standorte angewiesen ist (SIEGEL 2000).



Abb. 10: *Marchantia polymorpha*, Flachthallus dicht dem Boden anliegend (V. M. DÖRKEN).



Abb. 11: *Marchantia polymorpha*, Rollthallus mit vom Substrat abgelösten Thalli (V. M. DÖRKEN).

Im Querschnitt durch einen Thalluslappen sind auch anatomische Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite erkennbar, die durch Licht und Schwerkraft induziert werden und sich durch die Ausbildung von zwei verschiedenen Hauptgewebescheiden auszeichnen (Abb. 12).

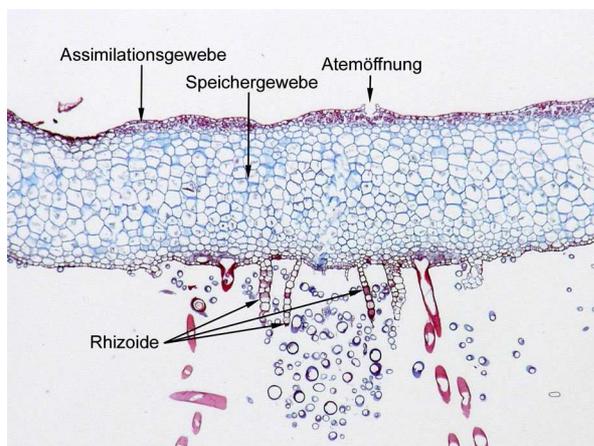


Abb. 12: *Marchantia polymorpha*, Querschnitt durch einen Thallus (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

Unter der oberen Epidermis mit Wachsschicht folgt ein Assimilationsgewebe (im Mikrotom-schnitt rot gefärbt) in der die Photosynthese stattfindet. Hier sind zahlreiche, stäbchenartige

Assimilatoren ausgebildet, die teilweise mit der Epidermis in Kontakt stehen. Darunter liegt ein mächtiges Speichergewebe, das aus charakteristischen sechseckigen Zellen aufgebaut ist (im Mikrotomschnitt blau gefärbt). Hier sind neben Wasser auch Ölkörperchen eingelagert, die der Nährstoffspeicherung dienen. Zahlreiche Zellen mit starken Wandverstärkungen (= Faserzellen), die den Thallus stabilisieren, sind vorhanden. Der Rollthallus ist im Vergleich zum Flachthallus relativ dick und weist derbere Epidermiszellen auf. Das Assimilationsgewebe ist hoch gestreckt. Die Flach-Thalli haben dafür ein mächtigeres Speicherparenchym, ein weniger mächtig ausgebildetes Assimilationsgewebe, das deutlich mehr Chloroplasten enthält (SIEGEL 2000).

Die Thallusoberseite erscheint durch die Zellen der Epidermis klein gefeldert und enthält zahlreiche Atemöffnungen, die hier als Luftspalten bezeichnet werden und die auf der Unterseite fehlen. Es handelt sich nicht um echte Spaltöffnungen (= Stomata), da keine Öffnungs- und Schließzellen beteiligt sind (Abb. 13 & 14). Die Luftspalten stehen im unmittelbaren Kontakt zu dem darunter gelegenen Assimilationsgewebe. Sie bilden kurze Röhren, die in das Assimilationsgewebe ragen. Die Häufigkeit der Luftkammern und der dazugehörigen Atemöffnungen ist von der Lichtintensität und vom Grad der Wasserbenetzung abhängig. Je dunkler und feuchter ein Standort ist, desto weniger Luftspalten und Luftkammern werden ausgebildet. Lediglich in den Assimilatoren des Assimilationsgewebes sowie in der oberen Epidermis und in den oberen Zellen des Grundgewebes sind Chloroplasten ausgebildet, die übrigen Gewebe sind chlorophyllfrei (AICHELE & SCHWEGLER 1999).

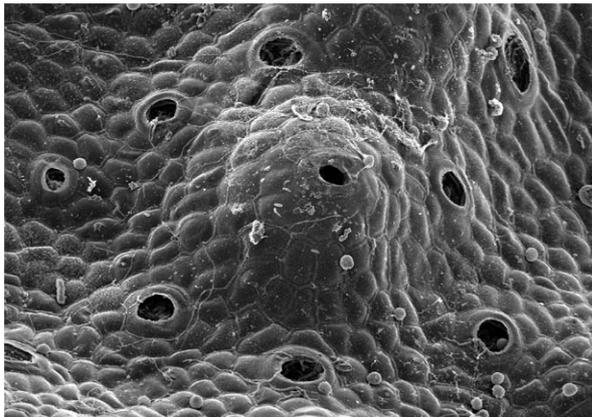


Abb. 13: *Marchantia polymorpha*, Atemöffnungen auf der Oberseite der Gametangienstände (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

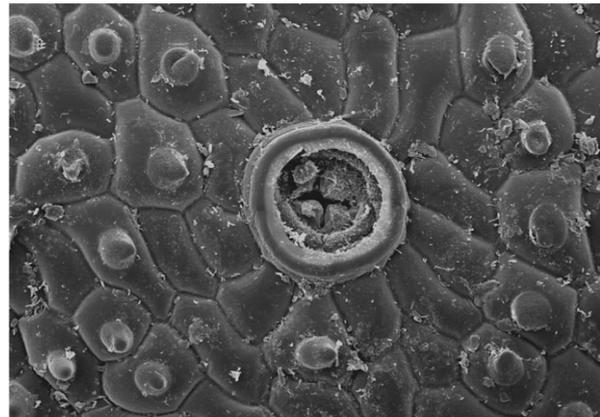


Abb. 14: *Marchantia polymorpha*, Atemöffnungen auf der Thallusoberseite (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

5 Lebenszyklus

Die Geschlechtszellen (= Gameten) werden in den sog. Gametangien gebildet. Sie liegen bei *Marchantia polymorpha* nicht unmittelbar auf der Thallusoberseite auf, sondern werden auf speziell ausgebildeten Trägern (= Gametangienstände) über die Thalli emporgehoben. Da *Marchantia* zweihäusig (= diözisch) ist, stehen Gametangienstände beider Geschlechter auf verschiedenen Individuen (Abb. 15 & 16). Die weiblichen Archegonienstände sind 3-4 cm lang und weisen terminal acht schmale Thalluslappen auf, die ihnen die Gestalt eines Schirmchens geben. Die männlichen Antheridienstände sind tellerförmig abgeflacht und zwischen den "Schirmspeichen" weniger tief eingeschnitten. 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 (Abb. 17).



Abb. 15: *Marchantia polymorpha*, weiblicher Thallus mit Archegonienständen (V. M. DÖRKEN).



Abb. 16: *Marchantia polymorpha*, männlicher Thallus mit Antheridienständen (V. M. DÖRKEN).

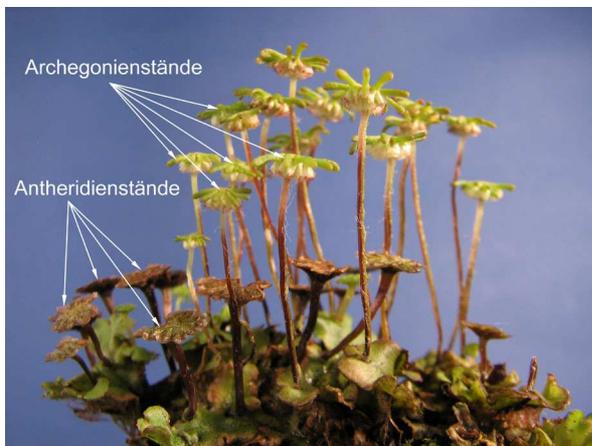


Abb. 17: *Marchantia polymorpha*, weibliche und männliche Thalli kommen häufig zusammen in einem Bestand vor (V. M. DÖRKEN).

Die weiblichen Archegonienstände tragen auf der Unterseite die Archegonien in acht radialen Serien (Abb. 18 & 19). Jede dieser Serien ist von einer gemeinsamen, stark gezähnten Hülle, dem sog. Involucrum (Gruppenhülle), einer weiteren Thalluswucherung, umgeben (BRESINSKY & al. 2008).



Abb. 18: *Marchantia polymorpha*, Archegonienstände (A. JAGEL).

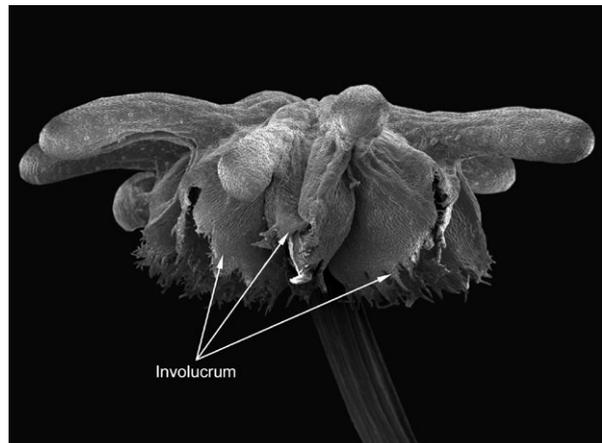


Abb. 19: *Marchantia polymorpha*: Archegonienstand; Archegonien umschlossen vom Involucrum (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

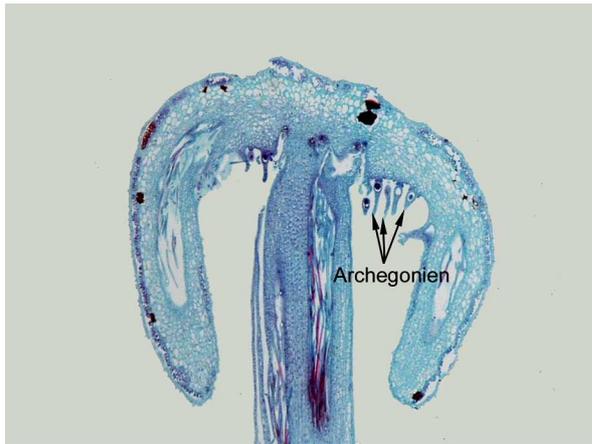


Abb. 20: *Marchantia polymorpha*, Archegonienstand, Längsschnitt (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

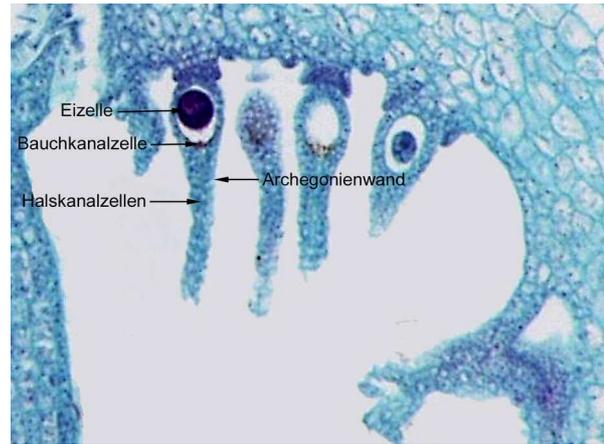


Abb. 21: *Marchantia polymorpha*, Detail eines Archegoniums (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

In jedem Archegonium wird jeweils nur eine Keimzelle (= Eizelle) ausgebildet. Über der Eizelle liegt im Archegonium eine kräftig entwickelte Bauchkanalzelle, der dann mehrere Halskanalzellen folgen (Abb. 20 & 21). Zum Zeitpunkt der Eireife lösen sich die Bauch- und Halskanalzellen sowie die terminalen Archegonienwandzellen auf, sodass die Spermatozoiden zur Eizelle gelangen können. Die Spermatozoiden werden chemotaktisch durch Malat-Ausschüttungen des Archegoniums zur Eizelle hingeführt. Sie folgen dabei dem Konzentrationsgefälle des Malats. Die männlichen Antheridienstände (Abb. 22 & 23) sind mit 1-2 (-3) cm deutlich kürzer gestielt als die weiblichen Archegonienstände.



Abb. 22: *Marchantia polymorpha*, Antheridienstände in Aufsicht (A. JAGEL).

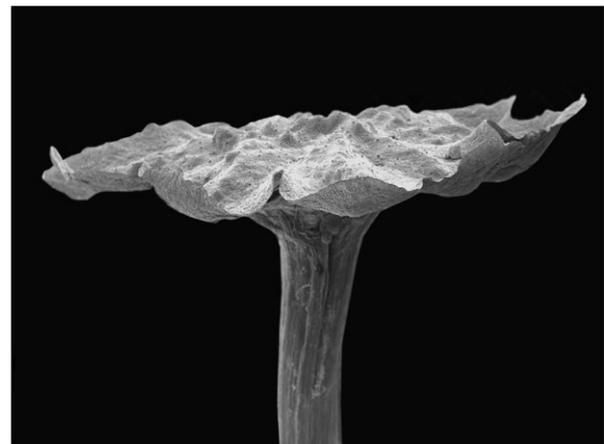


Abb. 23: *Marchantia polymorpha*, Antheridienstand in Seitenansicht (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

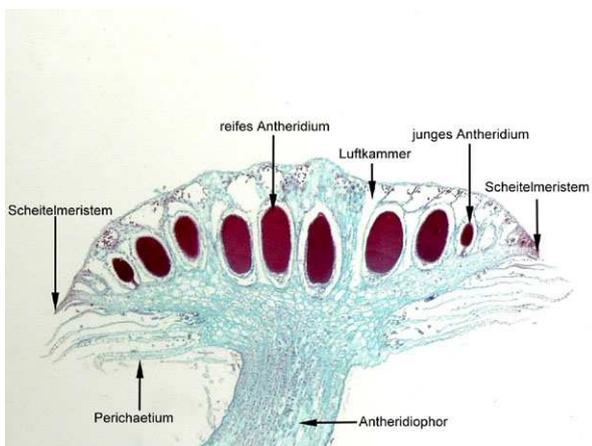


Abb. 24: *Marchantia polymorpha*, Antheridienstand, Längsschnitt (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

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 die Spermatozoiden entlassen werden (Abb. 24).

Damit die frei beweglichen männlichen Keimzellen (= Spermatozoiden) aktiv zum Archegonium schwimmen können, ist eine gute Wasserbedeckung des Thallus notwendig. In der Regel ist der Wasserfilm aber meist so dünn, dass er nur die Thalluslappen eines Individuums bedeckt und die Spermatozoiden so nicht zum benachbarten weiblichen Thallus gelangen können. Allerdings werden die Spermatozoiden bei Regen durch Wassertropfen weggespritzt und erreichen so einen anderen Thallus. Diese Spritzwasserausbreitung wird durch die Verlagerung der Gametangien an die Spitze der Gametangienstände optimiert. Für die Antheridien ist diese Position besonders zweckmäßig, da die Spermatozoiden so leichter vom Regen getroffen und dadurch auf andere Thallus-Lappen gelangen können. Für die Archegonien wäre eine solche Position ungeeignet. Die auftreffenden Wassertropfen würden nach unten abfließen und die für die Befruchtung notwendigen Spermatozoiden entsprechend abspülen. Daher sind in den weiblichen Gametangienständen die Archegonien durch sekundäre Wachstumsprozesse auf die Unterseite der "Schirmchen" verlagert.



Abb. 25: *Marchantia polymorpha*, Sporophyt mit reifen Mooskapseln (A. HÖGGEMEIER).

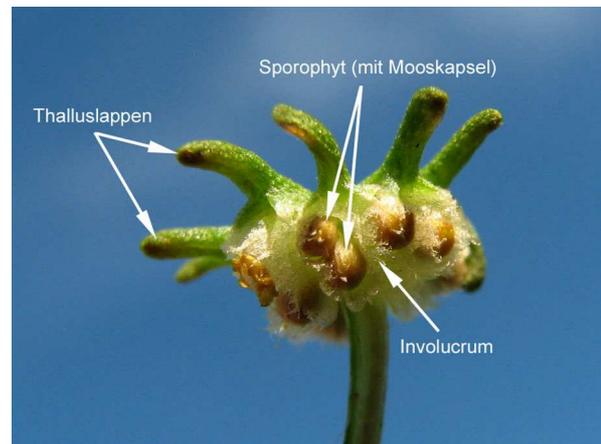


Abb. 26: *Marchantia polymorpha*, Sporophyt mit reifen Mooskapseln (V. M. DÖRKEN).

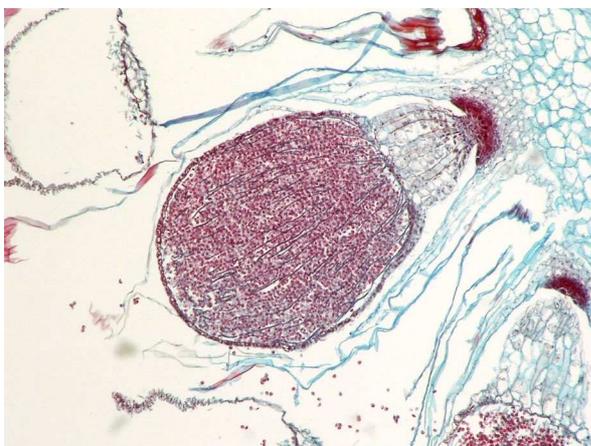


Abb. 27: *Marchantia polymorpha*, reife Mooskapsel im Längsschnitt mit mehreren 100000 Sporen, Längsschnitt (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

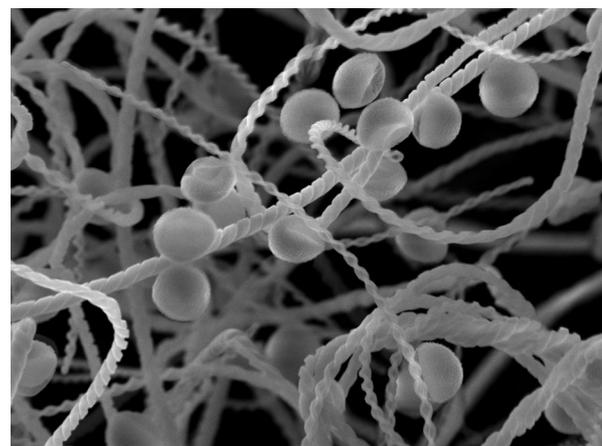


Abb. 28: *Marchantia polymorpha*, Elateren (REM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).



Abb. 29: Voll entwickelter Sporophyt, Mooskapsel mit zahlreichen reifen gelben Sporen (V. M. DÖRKEN).

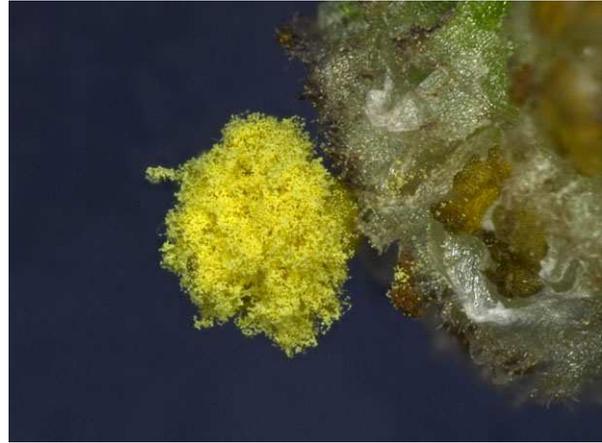


Abb. 30: Aufgeplatzte Mooskapsel, die Sporen werden durch die zahlreichen Elateren aus der Kapsel hinaus geschleudert (V. M. DÖRKEN).

Nach erfolgreicher Befruchtung entwickelt sich aus der Zygote ein kurzlebiger Sporophyt (= Sporogon, vgl. Abb. 25 & 26). Dieser stellt die diploide Phase im Lebenszyklus der Moose dar. Anders als bei den Höheren Pflanzen ist bei den Moosen der größte Anteil der Pflanzen haploid (jede Zelle hat nur einen Chromosomensatz= gametophytische Phase).

Der Sporophyt bildet einen kurzen Stiel (= Seta) aus, der nur ein einziges, sich klappig öffnendes, rundliches bis eiförmiges Sporangium trägt, was als "Mooskapsel" bezeichnet wird (Abb. 25-27, 29-30).

Die Mooskapsel öffnet sich klappig. Die haploiden Sporen von *Marchantia* sind in Form und Funktion alle gleichartig gestaltet (= Isosporie). In der Kapsel werden neben mehreren hunderttausend Sporen Schleuderbänder mit spiraligen Wandverstärkungen (sog. Elateren Abb. 28) ausgebildet, die bei Eintrocknung aufreißen und so die in der Nachbarschaft liegenden Sporen weit aus der Kapsel herausschleudern. Kurz nach der Entlassung der Sporen degeneriert der Sporophyt.

Neben diesem sexuellen Lebenszyklus gibt es bei einigen thallosen Lebermoosen einen (haploiden) vegetativen Nebenzyklus, bei dem keine Geschlechtszellen gebildet werden. Auf der Thallusoberseite werden in speziellen, schüsselartigen Brutbechern mehrzellschichtige Brutkörperchen ausgebildet (Abb. 1, 10, 31 & 32). Die Brutkörper werden durch Regentropfen aus den Brutbechern herausgeschleudert. Aus ihnen wachsen neue Thalli heran, die genetisch identisch mit der Mutterpflanze sind (vegetative Vermehrung). *Marchantia polymorpha* subsp. *polymorpha* bildet meist keine Brutbecher aus.



Abb. 31: *Marchantia polymorpha*, Brutbecher mit Brutkörperchen in Aufsicht (V. M. DÖRKEN).

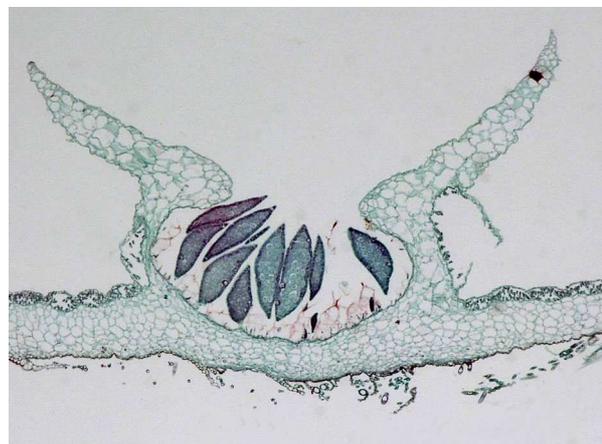


Abb. 32: *Marchantia polymorpha*, Brutbecher im Längsschnitt (LM-Aufnahme, V. M. DÖRKEN).

Bei dem ähnlichen Mondbechermoos (*Lunularia cruciata*), das aus dem Mittelmeerraum stammt und in Mitteleuropa neophytisch vorkommt, sind die Brutkörperchen halbmondförmig (Abb. 33-36). Anhand der Brutbecherform sind die Gattungen *Marchantia* und *Lunularia* auch im Gelände leicht voneinander zu unterscheiden.



Abb. 33: *Lunularia cruciata*, Thalli mit Brutbechern (V. M. DÖRKEN).



Abb. 34: *Lunularia cruciata*, halbmondförmiger Brutbecher mit Brutkörperchen (V. M. DÖRKEN).



Abb. 35: *Lunularia cruciata* im Botanischen Garten Bochum (A. JAGEL).



Abb. 36: *Lunularia cruciata* im Botanischen Garten Bochum (A. JAGEL).

Literatur

- AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.-W. 1999: Unsere Moos- und Farnpflanzen. – Stuttgart: Franckh-Kosmos.
 BRESINSKY A., KÖRNER, C., KADEREIT, J. W., NEUHAUS, G. & SONNEWALD, U. 2008: Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl. – Heidelberg: Spektrum.
 DÜLL, R. & DÜLL-WUNDER, B. 2008: Moose einfach und sicher bestimmen. – Wiebelsheim: Quelle & Meyer.
 FRAHM, J.-P. & FREY, W. 1992: Moosflora, 3. Aufl. – Stuttgart: Ulmer.
 SIEGEL, M. 2000: Urania Pflanzenreich: Moose, Farne Nacktsamer. – Berlin: Urania.

Danksagung

Ich bedanke mich recht herzlich bei Herrn Dr. JOACHIM HENTSCHEL (REM-Zentrum, Fachbereich Biologie, Universität Konstanz) für die technische Unterstützung bei der Anfertigung der rasterelektronischen Aufnahmen (Zeiss Auriga TM).