

Lycopodiopsida – Bärlappgewächse

Die Lycopodiopsida sind eine erdgeschichtlich sehr alte Gruppe von Landpflanzen, die bereits im Devon vor 416 Mio. Jahren (evtl. sogar schon früher) das erste Mal auftraten und sich relativ früh von den übrigen damaligen Landpflanzen abspalteten. Zu dieser Gruppe werden 3 rezente Ordnungen, die **Lycopodiales** (Bärlappe), die **Selaginellales** (Moosfarne) und die **Isoetales** (Brachsenkräuter) gestellt.

1. Ordnung: Lycopodiales (Bärlappe)

1.1 Systematik und Verbreitung

Zur Ordnung Lycopodiales wird 1 Familie mit 16 Gattungen und ca. 390 Arten gestellt. Bei den Lycopodiaceae handelt es sich um **Kosmopoliten**, die sowohl in tropischen als auch kühl gemäßigten Breiten vorkommen. In Mitteleuropa ist die Gruppe mit den Gattungen *Diphasiastrum* (Flachbärlapp), *Huperzia* (Tannenbärlapp), *Lycopodiella* (Sumpfbärlapp) und *Lycopodium* (Bärlapp) vertreten.



Abb. 1: *Lycopodium annotinum*, Habitus;



Abb. 2: *Huperzia selago*, Habitus;

1.2 Morphologie

1.2.1 Habitus

Es handelt sich um immergrüne krautige Pflanzen, die sich in die drei Grundorgane Wurzel, Sprossachse und Blatt gliedern lassen und somit zu den Kormophyten

gehören. Alle Arten der Lycopodiales sind gabelig (dichotom) verzweigt. Auf der Unterseite der niederliegenden Sprossachsen inserieren dichotom verzweigte Wurzeln. Das Leitbündel in der Sprossachse ist eine **Plektostele**, welche von einer unverholzten **Leitbündelscheide** umgeben ist. Im Phloem sind bereits **Siebzellen** und **Siebfelder** vorhanden, Siebplatten fehlen. Die Plektostele der Lycopodiales lässt sich aus einer **Aktinostele** ableiten. Auf die unverholzten Zellen der Scheide schließt sich eine ein bis zwei Zellen starke und schwach verholzte Zellschicht an, die sog. **Endodermis**. Diese stellt bei den Lycopodiales wie auch bei allen übrigen Farnpflanzen die innerste Schicht der Rinde dar. Die äußere Rinde besteht aus stark lignifizierten, sklerenchymatischen Zellen.

1.2.2 Blatt

Die (meist) schraubig angeordneten, nadelförmigen oder pfriemlichen Blätter sind klein und werden als **Mikrophylle** bezeichnet. Sie weisen nur einen **zentralen Leitbündelstrang** auf. Bei nur wenigen Taxa ist das **Mesophyll** in ein adaxiales Palisaden- und ein abaxiales Schwammparenchym gegliedert. Bei den meisten Arten ist das Mesophyll einheitlich ausgebildet (z.B. *Lycopodium clavatum*). Sowohl die Blattunterseite als auch die Sprossachse sind dicht mit **Stomata** besetzt.

1.2.3 Sporophylle

Die Sporangien bei den Lycopodiales sind auf der Oberseite eines Sporophylls angeordnet. Bei einigen Arten (z.B. *Lycopodium* und *Diphasiastrum*) sind die Sporophylle in zapfenartig abgesetzten terminalen Ständen zusammengefasst.

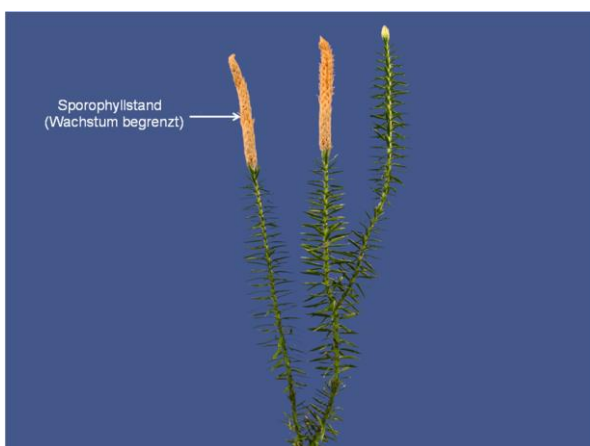


Abb. 3: *Lycopodium annotinum*, die Sprossachsen enden mit einem zapfenartigen Sporophyllstand mit begrenztem Wachstum; Sprossachse beendet Wachstum mit Bildung des Sporophyllstands;



Abb. 4: *Huperzia selago*, Sporangien nicht in terminalen zapfenartigen Ständen zusammengefasst, sondern stehen in der Achsel von normalen Blättern; die Sprossachse wächst über Jahre weiter;

Im Gegensatz dazu werden bei den Arten der Gattung *Huperzia* die Sporophylle in einem nicht deutlich abgesetzten terminalen Bereich des Sprosses gebildet. Der Spross beendet im Unterschied zu *Lycopodium* mit der Ausbildung der Sporophylle sein terminales Wachstum nicht. Es werden im Laufe der Jahre abwechselnd Trophophylle und Sporophylle

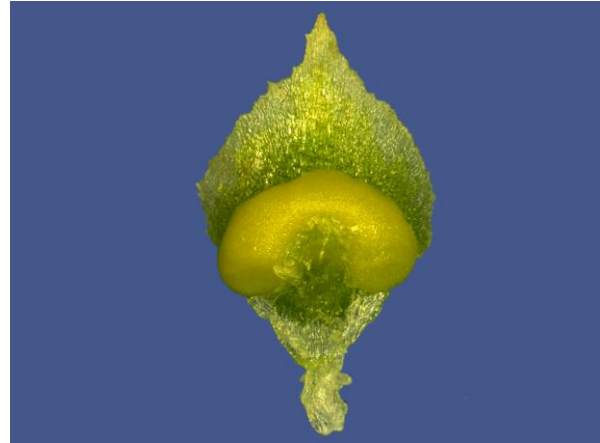


Abb. 5: *Lycopodium annotinum*; Sporophyll mit reifem Sporangium;

ausgebildet. Bei *Lycopodium* und *Diphasiastrum* schließt die Sprossachse ihr Wachstum mit der Bildung der zapfenartigen, terminalen Sporophyllstände ab. Die Lycopodiales sind **eusporangiat**, das bedeutet, die Sporangienwand baut sich aus mehreren Zellschichten auf. Das Sporangium öffnet sich mittig (quer) entlang einer vordefinierten Naht. Es enthält zahlreiche Sporen, die **isospor**, also gleich gestaltet sind. Die Sporen werden in **Sporentetraden** gebildet, die zum Zeitpunkt der Sporenreife in 4 einzelne Sporen zerfallen. Die Oberfläche der Sporen kann gattungsspezifisch deutlich netzartig gefeldert sein. Diese netzartige Struktur ist das **Exospor** mit einer dünneren aufgelagerten Schicht aus **Perispor**.

1.2.4 Generationswechsel

siehe Skript "Generationswechsel der Landpflanzen" (Lycopodiopsida);

2. Ordnung: Selaginellales (Moosfarne)

2.1 Systematik und Verbreitung

Zur Ordnung der Selaginellales wird lediglich 1 monogenerische Familie (Selaginellaceae) gestellt. Die Gattung *Selaginella* umfasst rund 700 Arten. Die Moosfarne sind **kosmopolitisch** verbreitet mit einem Schwerpunkt in den Tropen und Subtropen. Zahlreiche Arten wachsen terrestrisch, einige auch als Epiphyt. In kühl gemäßigten Zonen sind sie seltener anzutreffen. Einige Arten wie z.B. *Selaginella selaginelloides* (Dorniger Moosfarn) kommen in alpinen Lagen sogar in Höhen bis zu 2000 m vor.

2.2 Morphologie

2.2.1 Habitus

Die Selaginellen haben ein moosartiges Erscheinungsbild, daher der deutsche Name "Moosfarne". Moosfarne sind sehr **vielgestaltig**. So kommen niederliegende, aufrechte und auch kletternde Arten vor.



Abb. 6 & 7: *Selaginella* spec., auf der Unterseite der Sprossachse werden zahlreiche Wurzelträger (Rhizophore) hervorgebracht (links); Detail einer Aufsicht auf die beblätterte Sprossoberseite (rechts); Blätter an einem Sprossabschnitt in Form und Größe verschiedenartig gestaltet (Anisophyllie).

Die Sprossachse verzweigt sich bei den meisten Arten stark **anisotom**. Es kommen sowohl **Proto-**, **Di-** und **Siphonostelen** vor. Teilweise werden bereits **Tracheen** mit treppenartigen Wandverstärkungen ausgebildet. **Sekundäres Dickenwachstum** ist, wenn auch nur sehr schwach, vorhanden. Röhrenförmige, voneinander getrennte und mit Casparyschen Streifen versehene Zellen (**Trabeculae**), bilden in der Sprossachse die **Endodermis**. Bei zahlreichen Arten werden an den Sprossachsen exogen zahlreiche Wurzelträger (**Rhizophore**), gebildet. An deren Enden entstehen ebenfalls exogen mehrere büschelartig angeordnete **Wurzeln**.

2.2.2 Blatt

Die in der Jugend meist schraubig angeordneten Blätter sind an älteren Individuen entweder deutlich **dekussiert** und 4-reihig oder schraubig angeordnet (z.B. *Selaginella selaginelloides*). Es gibt jeweils zwei Reihen von kleineren **Oberblättern** und zwei Reihen von größeren **Unterblättern**. Da hier an einem Sprossabschnitt verschiedenartig gestaltete Blätter mit keiner erkennbaren Trennung in den Funktionen ausgebildet werden, spricht man von **Anisophyllie**. Die Blätter der Moosfarne haben, wie die der Lycopodiales, eine unverzweigte Mittelrippe. Das Mesophyll ist meist monomorph, also nicht in Palisaden- und Schwammparenchym gegliedert. In der Blattachsel geht aus der Epidermis eine kleine häutige, schuppige

Struktur hervor. Diese Schuppe wird als **Ligula** bezeichnet. Sie ist aber nicht als homologe Struktur zur Ligula der Poaceae (Süßgräser) zu betrachten. Die Ligula der Moosfarne dient wahrscheinlich als zusätzliches Organ zur Wasseraufnahme. Bei einigen Arten ist diese Schuppe über Tracheiden mit dem Zentralzylinder der Sprossachse verbunden.

2.2.3 Sporophylle

Die **Sporangien** sind in der Achsel eines Sporophylls angeordnet, wie dies auch bei den Lycopodiales der Fall ist. Die Sporophylle sind in zapfenartigen, terminalen **Sporophyllständen** konzentriert. Es gibt zwei verschiedene Arten von Sporangien: 1. **Mikrosporangien**, in denen die männlichen **Mikrosporen** gebildet werden und 2. die weiblichen **Makrosporangien**, in denen große, mit bloßem Auge erkennbare **Makrosporen** entstehen. Die weiblichen Makrosporen entsprechen teilweise dem 20fachen der Größe einer männlichen Mikrospore.

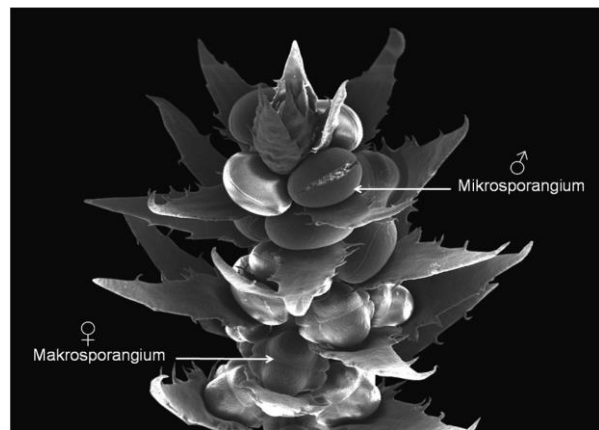


Abb. 8 & 9: *Selaginella selaginelloides*, Sporophylle in endständigen zapfenartigen Ständen (links); Mikro- und Makrosporangien gemeinsam in einem Sporophyllstand (rechts).

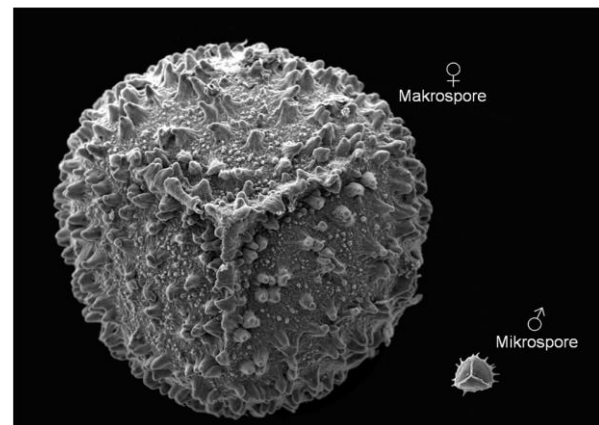
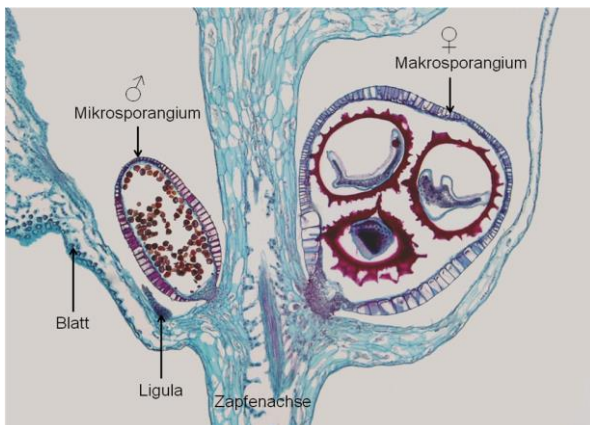


Abb. 10 & 11: *Selaginella selaginelloides*, Längsschnitt durch einen Sporophyllstand; in den weiblichen Makrosporangien wird lediglich 1 Makrosporentetrade gebildet, in den männlichen Mikrosporangien werden zahlreiche Mikrosporen gebildet (links); Makrospore rund 20x so groß wie die Mikrospore (rechts).

Mikro- und Makrosporangium sind bereits an der Form deutlich voneinander zu unterscheiden. Im Makrosporangium wird lediglich eine einzige Makrosporentetrad gebildet. In den Mikrosporangien werden hingegen zahlreiche kleinere Tetraden Mikrosporen gebildet. Sowohl die weibliche Makrosporen- als auch die männliche Mikrosporentetrad zerfallen zum Zeitpunkt der Sporenreife in die einzelnen Sporen. Da Makrosporen und Mikrosporen ausgebildet werden, spricht man von **Heterosporie**. Die Sporen unterscheiden sich deutlich in Größe und Form voneinander. Somit ist die **Geschlechtsdetermination diplomodifikatorisch**.

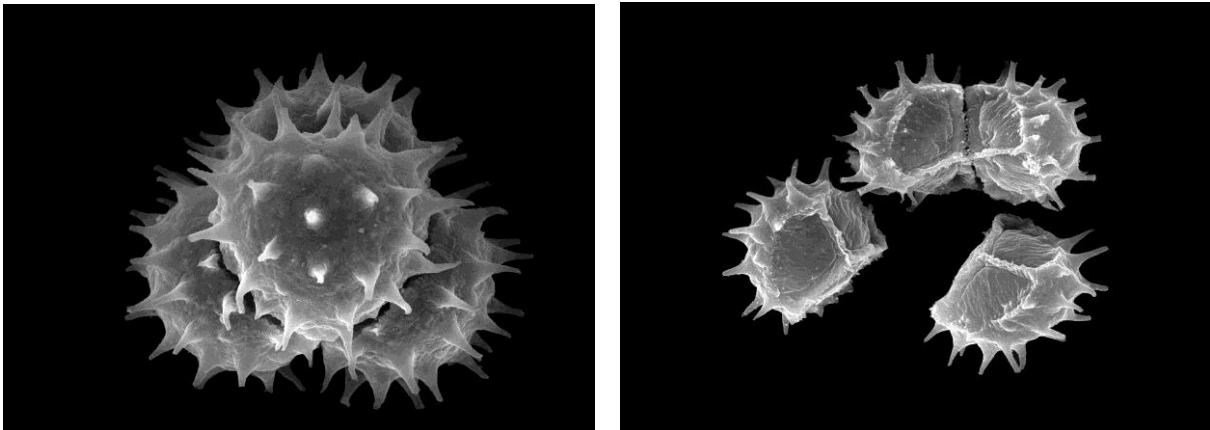


Abb. 12 & 13: *Selaginella selaginelloides*; die Mikrosporentetrad (links) zerfällt zum Zeitpunkt der Sporenreife und der Freisetzung in 4 einzelne Mikrosporen (rechts).

2.2.4 Generationswechsel

siehe Skript "Generationswechsel der Landpflanzen" (Lycopodiopsida);

3. Ordnung: Isoetales (Brachsenkräuter)

3.1 Systematik und Verbreitung

Zur Ordnung der Isoetales werden 3 Familien gestellt. Die Pleuromeiaceae (bisher 4 bekannten Gattungen mit rund 14 Arten) sowie die Chaloneriaceae (bisher 4 bekannte Gattungen mit rund 9 Arten) sind ausgestorben jedoch fossil recht gut dokumentiert. Die Isoetaceae sind mit nur einer Gattung (*Isoetes*), die rund 200 Arten umfasst, rezent monogenerisch. Sie leitet sich wahrscheinlich über Zwischenformen von den karbonischen Siegelbäumen ab und erreichte die höchste Arten- und Formenvielfalt in der Kreidezeit.

Brachsenkräuter sind **kosmopolitisch** verbreitet. Es handelt sich entweder um **Landpflanzen**, die in sumpfigen bis feuchten Böden oder um **Wasserpflanzen**, die

vollständig unter Wasser (= **submers**) vorkommen. In Europa kommen 11 Arten, in Deutschland lediglich 2 Arten (*Isoetes lacustris* und *Isoetes echinospora*) vor.

3.2 Morphologie

3.2.1 Habitus

Brachsenkräuter haben einen **binsenartigen** Habitus. Die Sprossachse ist zumeist knollig verdickt oder stark gestaucht. Nur bei sehr wenigen Arten kommt eine dichotom verzweigte Sprossachse vor. Lediglich 2 rezente peruanische Arten bilden noch ein kleines, bis 10-15 cm langes Stämmchen aus. Unter den fossilen Vorläufern gab es auch baumartig wachsende Arten. Die aus der Sprossachse hervorgehenden Wurzeln sind wie bei den Bärlappen gabelig verzweigt. Die Sprossachse ist zu einem sehr schwach entwickelten, **sekundären Dickenwachstum** befähigt.



Abb. 14 & 15: *Isoetes lacustris*, binsenartiger Habitus (links); im Blattquerschnitt 4 große Durchlüftungskammern erkennbar (rechts).

3.2.2 Blatt

Die binsenartigen Blätter, die artspezifisch bis 1 m lang werden können, sind in einer **grundständigen Rosette** angeordnet. Die Blätter der in Mitteleuropa heimischen Arten sind jedoch kaum über 30 cm lang. Im Blatt-Querschnitt sind 4 große **Durchlüftungskammern** sowie ein **zentrales Leitbündel** zu erkennen. Brachsenkräuter haben einen **diurnalen Säurerhythmus** (CAM), wie dieser für Pflanzen an Trockenstandorten typisch ist.

3.2.3 Sporophylle

Im Unterschied zu den Bärlappen und den Moosfarren stehen die Sporophylle nicht in speziellen, zapfenartigen Ständen konzentriert. An der Basis eines jeden Blattes ist auf der Oberseite eine grubenartige Vertiefung (**Fovea**), ausgebildet, in der jeweils

ein **Sporangium** sitzt. Oberhalb der Fovea ist eine **Ligula** in Form eines kleinen transparenten Häutchens ausgebildet.

Die Brachsenkräuter sind wie die Moosfarne **heterospor**. Die riesigen weiblichen **Makrosporen** sind rund 20x so groß wie die kleinen männlichen **Mikrosporen**. Die Makrosporangien tragenden Makrosporophylle stehen in der Peripherie der Rosette, die weiter innen gelegenen Mikrosporophylle tragen die männlichen Mikrosporangien. Nur die innersten Blätter im Zentrum der Rosette sind steril.

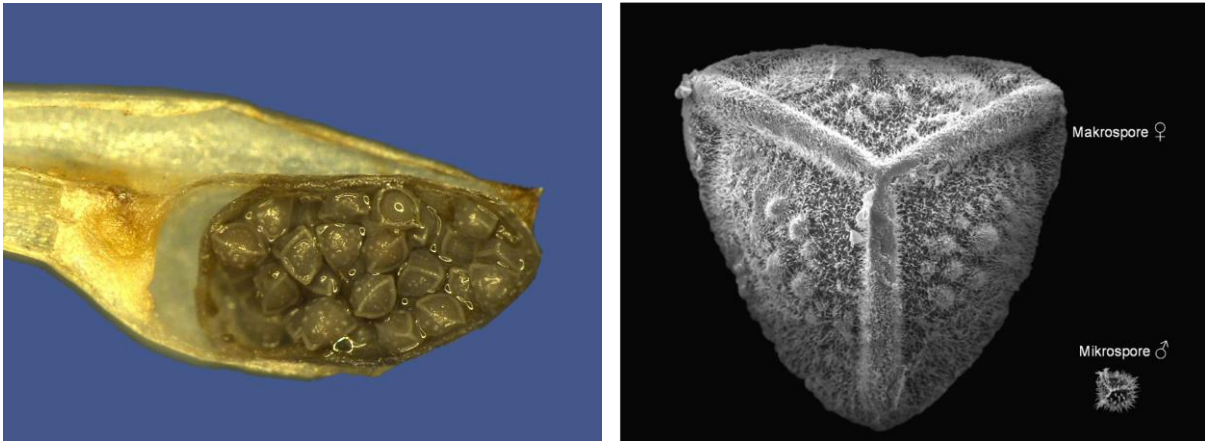


Abb. 16 & 17: *Isoetes lacustris*, Querschnitt durch ein Makrosporangium mit zahlreichen großen Makrosporen (links); weibliche Makrospore rund 20x so groß wie die männliche Mikrospore (rechts).

3.2.4 Generationswechsel

siehe Skript "Generationswechsel der Landpflanzen" (Lycopodiopsida);

4 Weiterführende Literatur

ACHELE D. & SCHWEGLER H.W. (1999). Unsere Moos- und Farnpflanzen. – Kosmos, Stuttgart.

BENNERT. H.W., HORN K. & BENEMANN J. (1999). Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. – Landwirtschaftsverlag, Münster.

ESSER K. (1992). Kryptogamen II, Moose, Farne. – Springer, Berlin, Heidelberg.

FIELD A.R. (2020). Classification and typification of Australian lycophytes and ferns based on Pteridophyte Phylogeny Group classification PPG I. – *Aust. Syst. Bot.* **33**(1): 1-102.

FISCHER E., FREY W. & STECH M. (2009). Syllabus of plant families. Vol.3: Bryophytes and seedless vascular plants. – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.

- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3. Aufl. – Freeman and Company, New York.
- KRAMER K.U., GREEN P.S. & GÖTZ E. (2010).** Pteridophytes and Gymnosperms. In: KUBITZKI K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. – Springer, Berlin, Heidelberg.
- PPG I. (2016).** A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – *J. Syst. Evol.* **54**(6): 563-603.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009).** Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.
- WILSON N.S. & ROTHWELL G.W. (1993).** Palaeobotany and the Evolution of Plants, 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.