

Generationswechsel

Equisetidae (Schachtelhalme)

Auch der Generationswechsel der Schachtelhalme ist, wie bei den Moosen, immer noch stark abhängig vom Vorhandensein von freiem äußeren Wasser. Jedoch sind hier bereits Tendenzen zu erkennen, um diese Abhängigkeit zu reduzieren. Eine einfache aber sehr effektive Möglichkeit ist eine Reduktion der Strecke, welche die Spermatozoiden zurücklegen müssen. Weitere wichtige evolutionäre Neuerungen zielen darauf ab, die Selbstbefruchtungsraten herabzusetzen. Um die Homozygotie durch Selbstbefruchtung herabzusetzen und eine Durchmischung des Genpools zu ermöglichen, bilden Schachtelhalme daher eingeschlechtliche Prothallien aus. Allerdings ist die Geschlechtsdetermination dieser Prothallien noch nicht genetisch, sondern modifikatorisch bedingt.

1 Ausbildung der Sporophylle

Bei Schachtelhalmen werden die Sporangien an **fertilen Blättern (Sporophylle)** ausgebildet. Diese stehen dicht gedrängt am Ende der Sprossachsen (meist an den Hauptachsen). Die Sporophylle sind in **Wirteln** angeordnet. Die Internodien zwischen den "Stockwerken" sind stark gestaucht, sodass eine **zapfenartige Struktur (Strobilus)** entsteht. Die Größe der Strobili variiert im interspezifischen Vergleich zwischen 0,5 und 5 cm stark.

Es lassen sich zwei Formen von Sporophyll tragenden Sprossachsen unterscheiden. So kommen in der Untergattung *Equisetum* weitgehend **chlorophyllfreie, fertile Sprosse** vor. Diese werden im zeitigen Frühjahr ausgebildet und degenerieren nach Entlassung der Sporen durch Eintrocknen. Erst danach werden die **chlorophyllhaltigen, sterilen Sommersprosse** hervorgebracht. Bei Arten aus der Untergattung *Hippochaete* werden die zapfenartigen Sporophyllstände hingegen ausschließlich am Ende **chlorophyllhaltiger fertiler Sprosse** gebildet.

2 Ausgestaltung der Sporophylle

Die Sporophylle sind schildblattartig gestaltet. Sie bestehen aus einer stark abgeplatteten **schildartigen Blattspreite** (Lamina) und einem zentralen Blattstiel. Auf der Unterseite der am Rande eingekrümmten Blattspreite inserieren zahlreiche Sporangien rings um das zentrale Stielchen. Die Wand des jungen Sporangiums ist zunächst noch 3-4 Zellreihen mächtig, zur Reife hingegen nur noch einschichtig.

3 Die Sporenmorphologie

Die Sporen aller heutigen (rezenten) Schachtelhalmmarten sind **gleich gestaltet (isospor)** und nicht geschlechtlich determiniert. Eine Differenzierung in weibliche Makro- und männliche Mikrosporen, wie sie bei einigen rezenten Pteridophyten (Farne und Farnverwandte), einigen Bärlappgen (*Isoetes*, Brachsenkraut und *Selaginella*, Moosfarn) und bei Wasserfarne (Salviniales) auftritt, fehlt. Die Sporen sind grün, eine Besonderheit, die bei keiner anderen heutigen Sporenpflanze zu finden ist.

Unter den fossilen Schachtelhalmverwandten (z.B. bei *Sphenophyllum*) gab es Entwicklungslinien hin zu einer Heterosporie, die sich wahrscheinlich von noch früheren isosporen Vorläufern ableiten lässt. Die heutigen isosporen Schachtelhalme dürfen dabei jedoch nicht als Weiterentwicklung dieser ausgestorbenen heterosporen Linie verstanden werden. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass sich aus dieser ehemaligen Heterosporie die rezente Isosporie entwickelt hat. Heterosporie ist generell als ein von einem isosporen Vorfahren abgeleitetes Merkmal zu verstehen. Wie auch die heterosporen Schachtelhalmverwandten sind die samenbildenden Formen wie z.B. *Calamocarpon* ebenfalls ausgestorben.

Die junge Meiospore (durch Meiose [Reduktionsteilung] entstandene haploide Spore) hat zunächst nur eine Hüllmembran. Innerhalb dieser wird dann später eine zweite ausgebildet, sodass bei reifen Sporen zwei Membranen vorhanden sind. Die äußere Membran wird als **Exospor**, die innere als **Endospor** bezeichnet. Später wird der Spore eine weitere Schicht (**Perispor**) aufgelagert, aus der die für diese Gruppe typischen fadenartigen Haftorgane (**Hapteren**) hervorgehen. Dies sind **hygroskopische Schraubenbänder**, die sich bei Trockenheit entfalten und bei Feuchtigkeit wieder um die Spore einrollen.

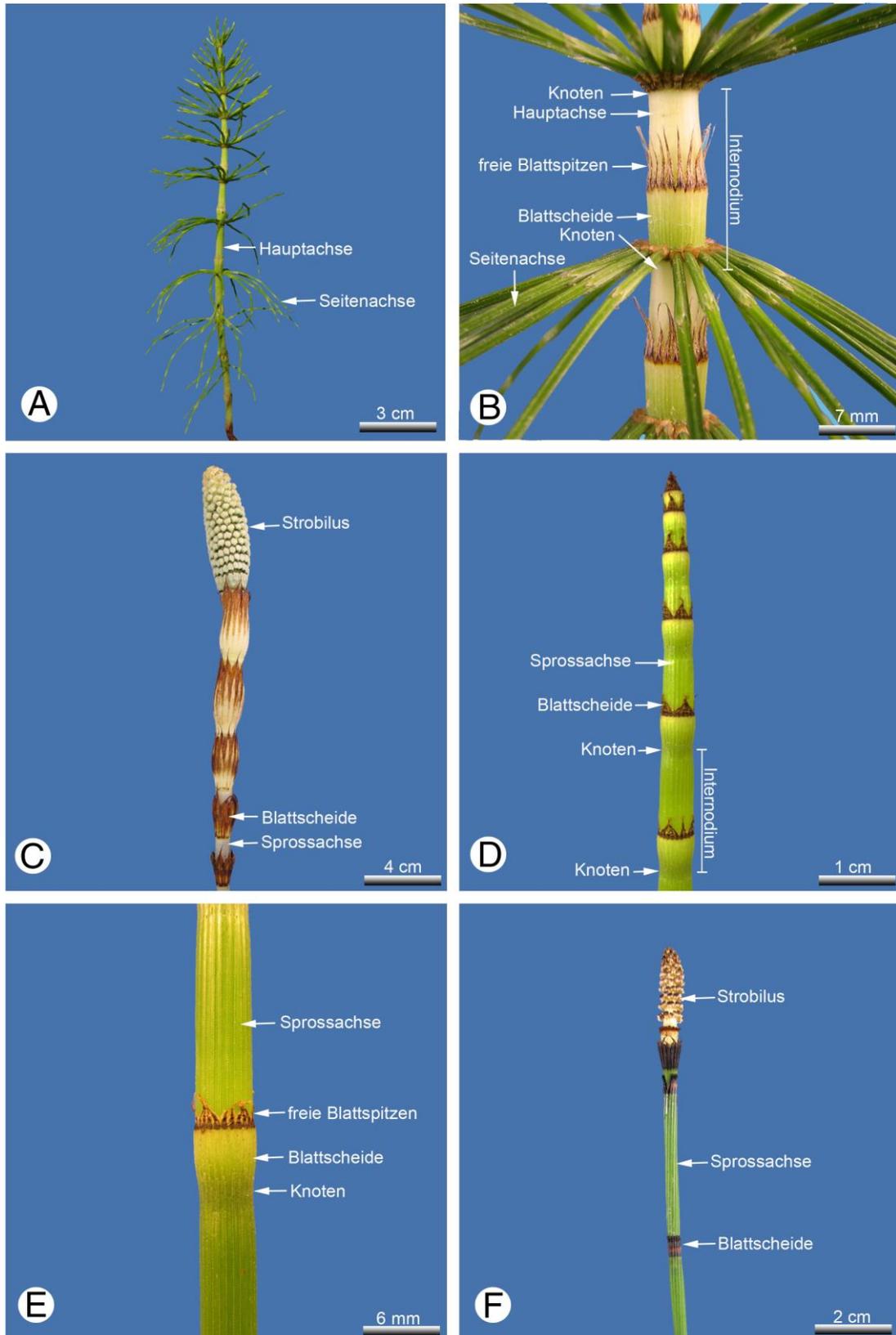


Fig. 1: Morphologie der vegetativen Organe und Ausbildung der Sporophyllstände; **A-C:** Untergattung *Equisetum*; **D-F:** Untergattung *Hypochaete*; **A:** *Equisetum arvense* (Acker-Schachtelalm); Habitus eines grünen sterilen Sommersprosses; Achsen deutlich in Knoten (Nodi) und Internodien gegliedert; Hauptachse mit zahlreichen Seitenachsen erster Ordnung; **B & C:** *Equisetum telmateia* - Riesen-Schachtelalm; **B:** Detail eines Internodiums; **C:** Sporophylle sind in zapfenartigen Strukturen (Strobili) ausgebildet; diese stehen hier am Ende von chlorophyllfreien Sprossachsen, die im zeitigen Frühjahr ausgebildet werden und nach der Sporementlassung degenerieren, bevor dann die grünen sterilen Sommersprosse austreiben; **D-F:** *Equisetum hyemale* - Winter-Schachtelalm; **D:** Unverzweigte Achse; **E:** Detail der Blattscheide; **F:** Terminaler Strobilus am Ende einer ausdauernden, grünen Achse.

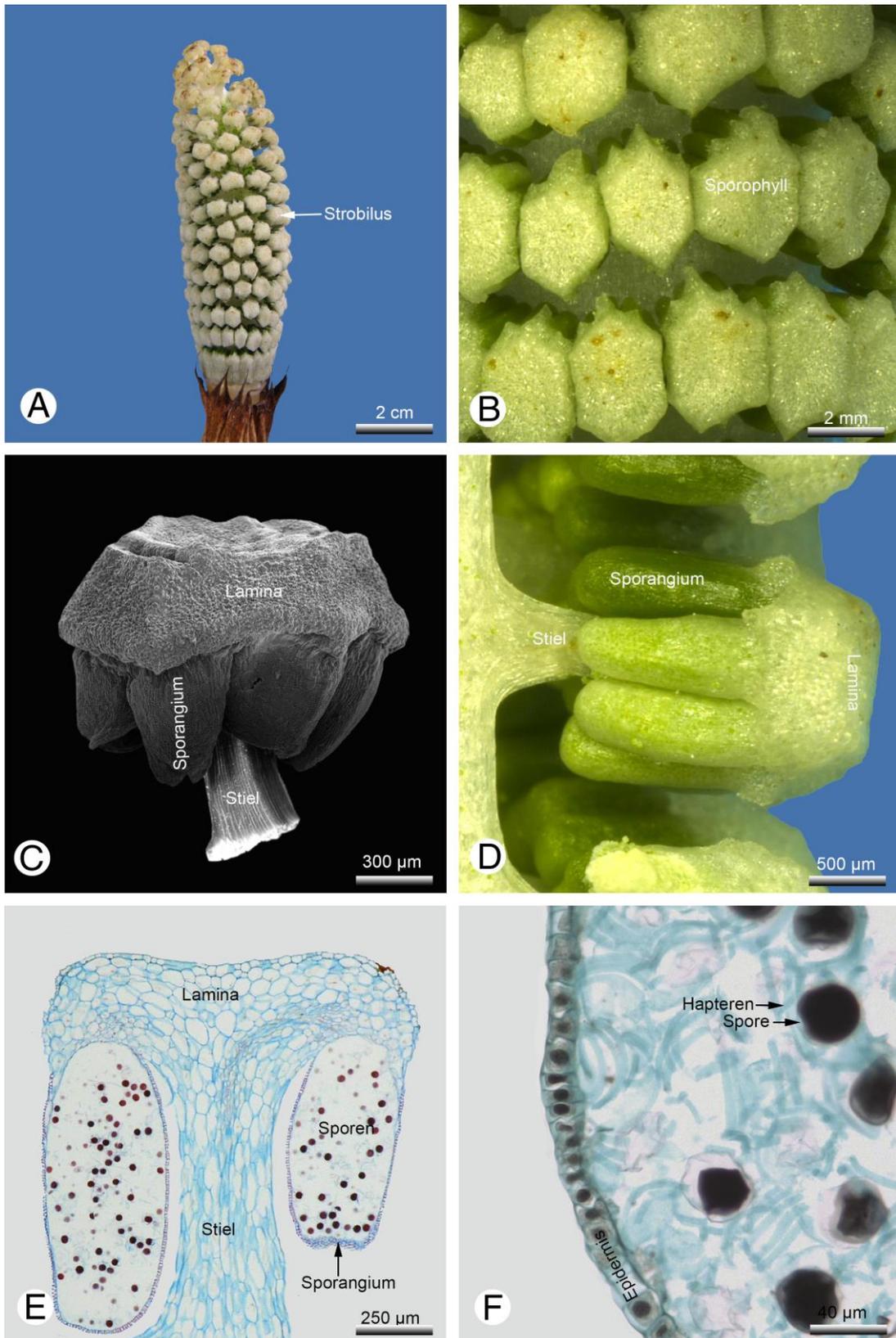


Fig. 2: Morphologie von Sporophyllen; **A & B:** *Equisetum telmateia* - Riesen-Schachtelalm; **A:** Die Sporophylle sind in terminalen, kompakten zapfenartigen Ständen (Strobili) angeordnet; **B:** Zum Zeitpunkt der Sporenentlassung streckt sich die Strobilusachse; die Sporen werden dann durch den Wind aus dem Strobilus heraustransportiert; **C:** *Equisetum arvense* - Acker-Schachtelalm; unreifes Sporangium; die grünen Sporen schimmern durch die Sporangienwand, dadurch erscheint diese fälschlicherweise ebenfalls grün; **D:** *Equisetum telmateia* - Riesen-Schachtelalm; reifes, schildblattartiges Sporophyll; die Sporangien sind randständig ausgebildet; **E & F:** *Equisetum arvense* - Acker-Schachtelalm; **E:** Längsschnitt durch ein Sporophyll; die Sporangien stehen randständig am eingekrümmten Blattrand und liegen daher parallel zum Stiel des Blattes; **F:** Detail eines reifen Sporangiums; in frühen Entwicklungsstadien besteht die Sporangienwand aus 3-4 Zellschichten, von denen zur Reife nur noch 1, die Epidermis, erhalten bleibt.

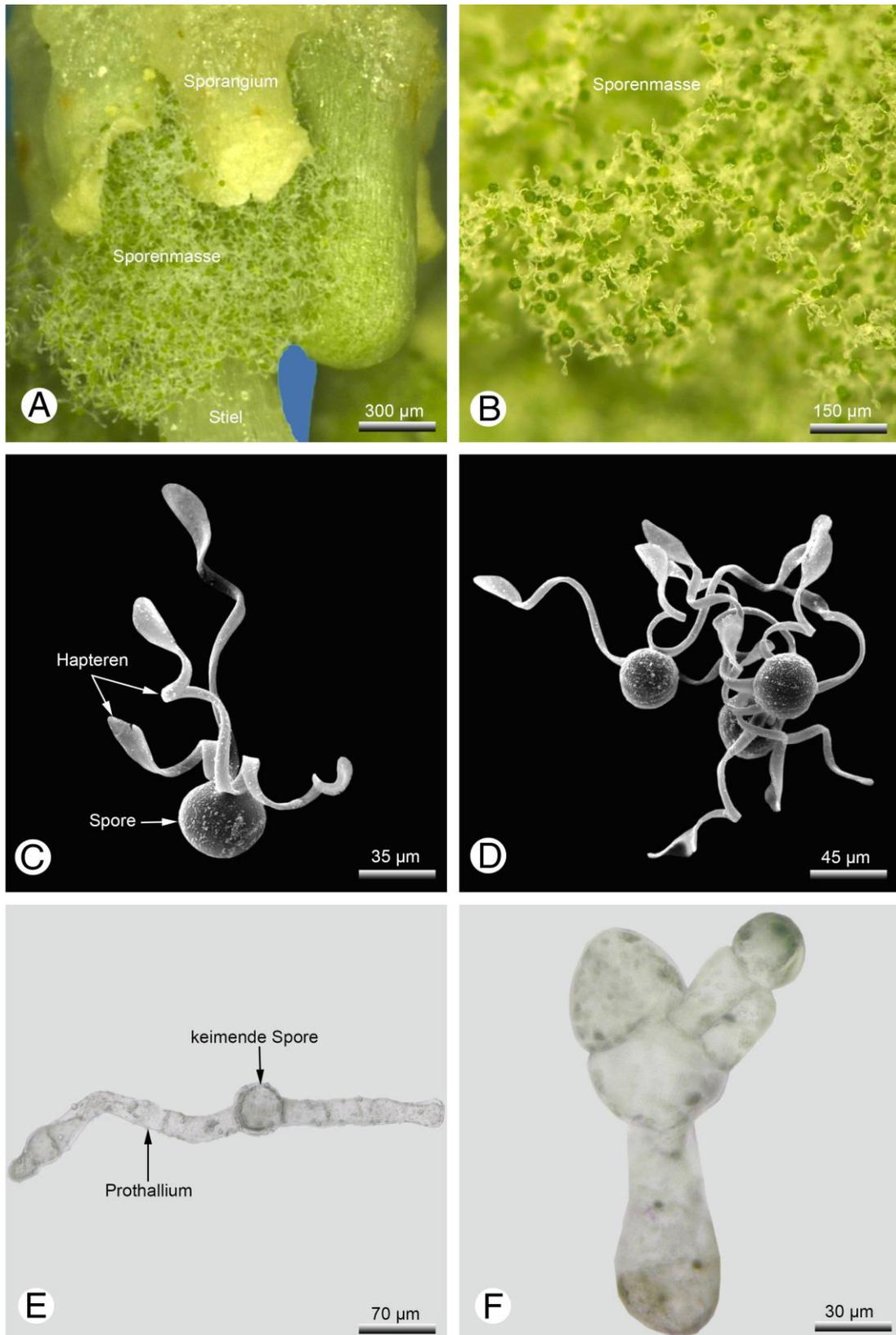


Fig. 3: Morphologie der Sporen und Gametophyten am Beispiel von *Equisetum telmateia* (Riesen-Schachtelhalm); **A:** Sporenentlassung; reife Sporangien öffnen sich durch Eintrocknen durch eine Längsriss; **B:** Sporenmasse; Schachtelhalmsporen sind alle gleichgestaltet (isospor), grün und weisen hygroskopische Schraubenbänder (Hapteren) auf; **C:** Sporendetail; die Hapteren sind aufgelagerte Strukturen, die vom Plasmodialtapetum (plasmareiche innere Zellschicht des Sporangiums) stammen; diese entrollen sich bei Trockenheit und rollen sich bei Feuchtigkeit wieder ein; dadurch verhaken sich die Sporen untereinander und werden in Sporenpaketen ausgebreitet; **D:** Sporenpaket; **E:** Keimende Spore mit jungem Vorkeim (Prothallium); **F:** Frühes Entwicklungsstadium eines Gametophyten.

4 Sporenfreisetzung und Sporenkeimung

Zum Zeitpunkt der Sporenreife streckt sich die Achse des Sporophyllstands deutlich, sodass die Sporophylle weit auseinander stehen und die Sporen optimal durch Wind ausgestreut werden können. Die Öffnung des Sporangiums erfolgt über einen durch Eintrocknen der Sporangienwand entstehenden Längsriss. Die Sporenkeimung beginnt zunächst mit der Ausbildung eines Rhizoids. Aus der zweiten Zelle wird später das chlorophyllreiche, einschichtige, haploide **Prothallium** (Vorkeim) gebildet. Im Unterschied zu den Prothallien der Farne i.e.S. sind die Prothallien der Schachtelhalme nicht herzförmig gestaltet, sondern recht variabel geformt und mehrfach stark gelappt.

In Kulturversuchen ließ sich nachweisen, dass ein Prothallium grundsätzlich beide Geschlechter hervorbringen kann. Für die Geschlechtsdetermination eines Prothalliums spielen hier Umwelteinflüsse wie z.B. Temperatur, Belichtung, Feuchtigkeit oder auch die Bodenfruchtbarkeit eine entscheidende Rolle. So führt zum Beispiel ein Nährstoffdefizit im Boden zur Ausbildung von überwiegend männlichen Mikroprothallien. Dieser Vorgang der gametophytischen Geschlechtsbestimmung wird als **haplomodifikatorisch** bezeichnet.

Das weibliche Makroprothallium ist stets deutlich größer als das männliche Mikroprothallium. In das Gewebe der Mikroprothallien eingesenkt werden die Antheridien hervorgebracht, in denen zahlreiche begeißelte, polyciliate Spermatozoiden gebildet werden. Auf den weiblichen Prothallien entwickeln sich die Archegonien, die je eine große Eizelle, eine Bauchkanalzelle sowie mehrere Halskanalzellen enthalten.

5 Befruchtung

Für eine erfolgreiche Befruchtung ist es notwendig, dass die männlichen und weiblichen Prothallien so dicht wie möglich beieinanderliegen und zur Entwicklung kommen. Dies wird bei Schachtelhalmen dadurch erzielt, dass aufgrund der Ausbildung der Hapteren die Sporen nicht einzeln, sondern immer zu mehreren als verhakte Einheit ausgebreitet werden. So entsteht nach der Keimung immer eine kleine Gruppe von **Prothallien**.

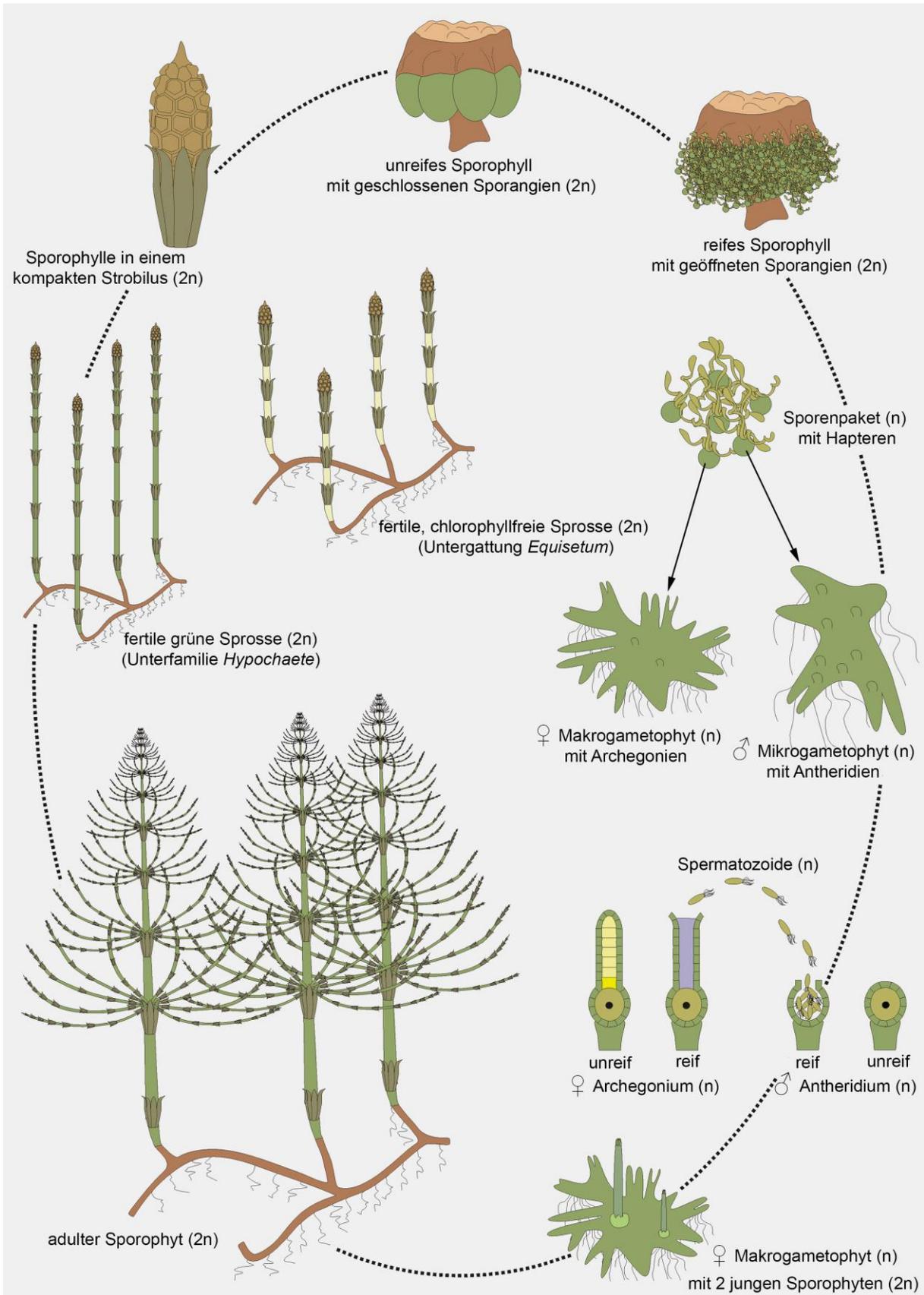


Abb. 4: Übersicht über den Generationswechsel der Schachtelhalme;

Dadurch umgehen Schachtelhalme scheinbar die **Homozygotiefalle**. Allerdings tritt hier das Problem auf, dass stets mehrere Sporen bzw. Prothallien des gleichen Sporophyten nebeneinanderliegen und somit genetisch identisch sind. Somit findet vielfach eine intergametophytische Selbstbefruchtung statt, also keine echte Fremdbefruchtung. Nach der Verschmelzung der beiden haploiden Gameten bildet sich die diploide Zygote aus, aus der der junge Sporophyt hervorgeht.

6 Entwicklung des Sporophyten

Am jungen Spross befindet sich terminal eine dreischneidige Scheitelzelle, an der der distale Zuwachs erfolgt. Im basalen Bereich wächst die Wurzel durch das Prothallium hindurch in das Substrat. Bereits in sehr frühen Entwicklungsstadien, noch vor der Wurzelbildung, werden terminal an der Sprossachse Mikrophyllie hervorgebracht, sodass der empfindliche Vegetationspunkt des jungen Sporophyten bereits beim Verlassen des Archegoniums durch einen Blattquirl gut geschützt ist. Meist entwickelt sich nur ein Sporophyt je Makroprothallium. Sobald der junge Sporophyt mit seinen Wurzeln in das Substrat eingedrungen ist und eigenständig Wasser und Nährelemente aufnimmt, degeneriert der Gametophyt. Die Sporophyten können über Jahre hinweg immer wieder sporulieren und stellen im Generationswechsel die ausdauernde Phase der Schachtelhalme dar.

7 Weiterführende Literatur

AICHELE 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.

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.

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. (2009). Protracheophyta (Horneophytosida), Tracheophyta p.p.: Rhyniophytina, Lycophytina, "Trimerophytina", Moniliformopsis ("Pteridophyta"),

- Radiatopses (Progymnospermopsida). – In: FREY W. (ed.): Syllabus of plant families, ADOLF ENGLERS´s Syllabus der Pflanzenfamilien, 13th ed. – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd ed. – Freeman and Company, New York.
- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl. – Springer, Berlin.
- KRAMER K.U & GREEN P.S. (2010).** Pteridophytes and Gymnosperms. In: KUBITZKI K. (ed.): The Families and Genera of Vascular Plants. – Springer, Berlin, Heidelberg.
- LUBINSKI M. (2011).** Die Schachtelhalme (Equisetaceae, Pteridophyta) der Flora Deutschlands – ein aktualisierter Bestimmungsschlüssel. – Jahrb. Boch. Bot. Ver. **2**: 82-100.
- PPG I. (2016).** A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – *J. Syst. Evol.* **54**(6): 563-603.
- PROBST W. (1986).** Biologie der Moos- und Farnpflanzen. – Quelle und Meyer, Wiesbaden.
- 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.