

# Equisetidae – Schachtelhalmgewächse (Polypodiopsida)

## 1 Systematik und Verbreitung

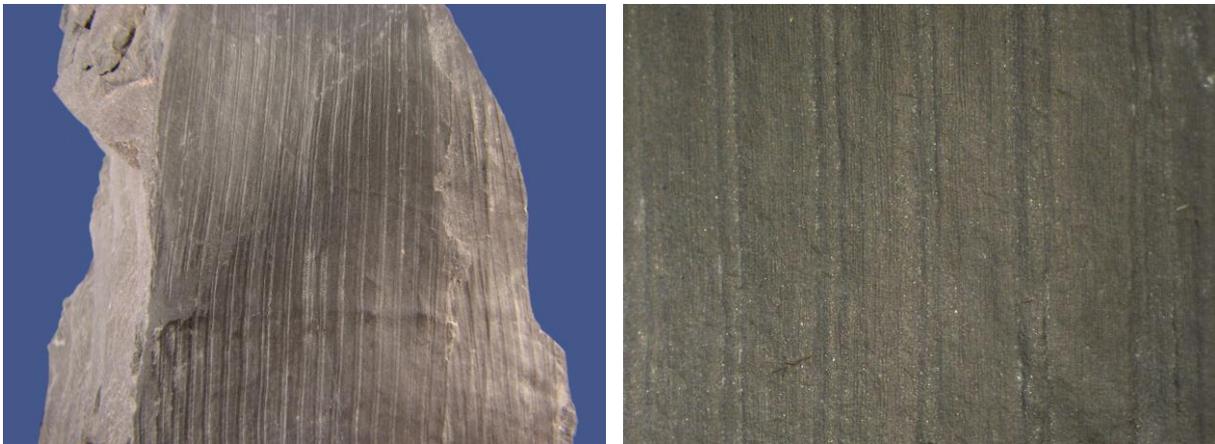
Die Equisetidae lassen sich bis ins Devon zurückverfolgen. Die Schachtelhalmgewächse (Equisetaceae) traten erstmalig im Karbon vor 360 Mio. Jahren auf. Die rezenten Taxa repräsentieren die **Endglieder einer erdgeschichtlich sehr alten Linie**. Die Gruppe wies ehemals besonders im Karbon eine wesentlich höhere Artendiversität auf und hat hinsichtlich der Artenanzahl, der mit dem "krautigen Leben" verbundenen Größenreduktion sowie des Aussterbens der heterosporen und samenbildenden Linien rezent nur noch **Reliktcharakter**.

Zu den Equisetidae werden 4 Ordnungen gestellt: 1. Pseudoborniales, 2. Sphenophyllales, 3. Calamitales und 4. Equisetales. Bis auf die Equisetales sind die die übrigen drei Ordnungen ausgestorben. Sie waren maßgeblich an der Steinkohlebildung beteiligt und sind fossil gut dokumentiert. Von den Pseudoborniales konnte bislang nur eine Familie (Pseudoborniaceae) mit nur einer Gattung (*Pseudobornia*) und einer Art (*Pseudobornia ursiana*) aus dem oberen Devon nachgewiesen werden. Es handelte sich um bis zu 20 m hohe Bäume mit einem gespaltenen Sporangophor und zahlreichen Sporangien an den eingekrümmten Blattspitzen.

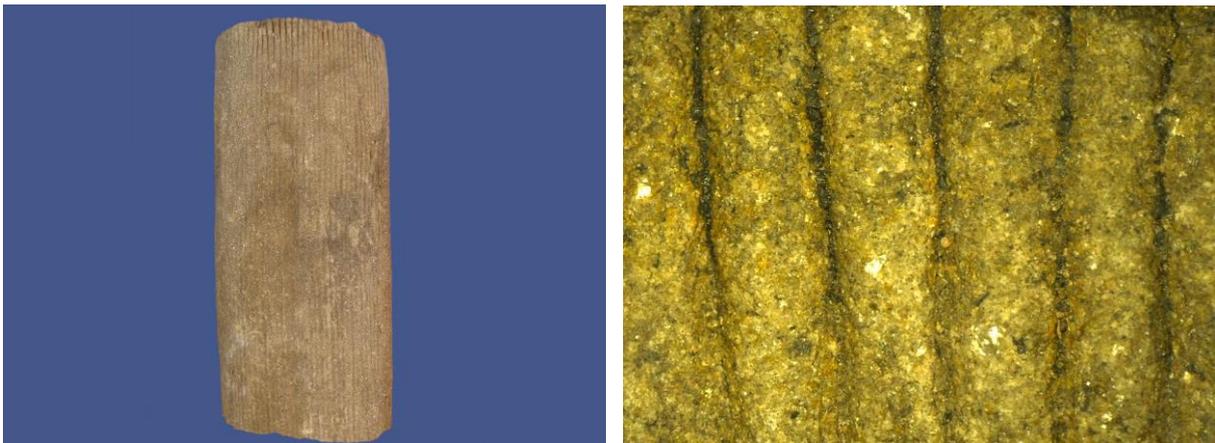


**Abb. 1 & 2:** Beblätterter Sprossabschnitt von *Sphenophyllum cuneifolium* (Sphenophyllaceae, Sphenophyllales) mit deutlichen Keilblättern (links) und Detail eines Keilblattes (rechts); Oberkarbon, Westfal B, Alsdorfer Schichten, Grube Anna, Alsdorf, Kreis Aachen, NRW; Flöz 25, Eduardschacht, 153-m-Sohle;

Die Sphenophyllales, deren Vertreter aufrechte oder kletternde Pflanzen mit wirtelartig angeordneten Keilblättern gewesen waren, einige sogar mit sekundärem Dickenwachstum sind mit 4 Familien (Sphenophyllaceae, Lilpopiaceae, Eviostachyaceae und Cheirostrobaceae) wesentlich artenreicher gewesen. Die Sphenophyllales traten erstmals im Karbon auf, starben jedoch bereits im Perm wieder aus. Aus Ordnung der Calamitales, deren Vertreter riesige baumartige Formen mit einem stark gerieften Stamm und sekundärem Dickenwachstum waren, konnten bisher ebenfalls 4 Familien (Archaeocalamitaceae, Calamitaceae, Calamocarpaceae und Apocalamitaceae) nachgewiesen werden. Die höchste Arten- und Formenvielfalt erreichte diese Gruppe im Karbon.



**Abb. 3 & 4:** Stammstück von *Calamites cisti*, Calamitaceae, Calamitales (links) und Rippendetail (rechts); Oberkarbon, Westfal A, Kohlscheider Schichten, Grube Anna, Alsdorf, Kreis Aachen, NRW; 4. Flözberg: Flöz W nach Osten aus Blindschacht NW 111.2 bei 250 m, Ostfeld 860-m-Sohle;



**Abb. 5 & 6:** Sprossstück von *Equisetites arenarius*, Equisetaceae, Equisetales (rechts) und Längsrippendetail (links); Obertrias, Mittelkeuper, Schilfsandstein; Stuttgart, Württemberg;

Von den 3 Familien (Phyllothecaceae, Schizoneuraceae und Equisetaceae) aus den Equisetales, deren Vertreter ausschließlich krautige Pflanzen ohne sekundäres Dickenwachstum waren bzw. sind, sind nur die Equisetaceae heute noch vorhanden. Die heutigen Equisetaceae sind eine recht kleine Familie zu der rund 15 Arten

gestellt werden, 9 davon sind alleine in Mitteleuropa beheimatet. Hybridisierungen sind nicht selten.

Die gattungsinterne Systematik wird nach wie vor kontrovers diskutiert. In der traditionellen Systematik werden lediglich 2 Untergattungen unterschieden: **Equisetum** (mit *E. arvense*, *bogotense*, *diffusum*, *fluvialtile*, *sylvaticum*, *palustre*, *pratense* & *telmateia*) und **Hippochaete** (mit *E. giganteum*, *hyemale*, *laevigatum*, *myriochaetum*, *ramosissimum*, *scirpoides* & *variegatum*). Neuste molekulare Phylogenien legen aber die Eingruppierung des aus Chile stammenden *E. bogotense* in eine dritte, monotypische Untergattung **Paramochaete** nahe. Da sich *E. bogotense* sowohl genetisch als auch morphologisch deutlich von den übrigen Schachtelhalmen unterscheidet, ist die Isolation in eine eigenständige Untergattung durchaus zu rechtfertigen. Heimisch sind bei uns nur Arten aus den Untergattungen *Equisetum* und *Hippochaete*.

Merkmal	Untergattung <i>Equisetum</i>	Untergattung <i>Hippochaete</i>
<b>Sprossdimorphismus</b> (chlorophyllfreie, fertile Frühjahrssprosse & chlorophyllreiche, sterile Sommersprosse)	meist vorhanden	fehlt
<b>Lebensdauer der Luftsprosse</b>	einjährig	mehrfährig
<b>Sprossoberfläche</b>	glatt bis schwach rau	meist sehr rau
<b>Stomata</b>	exponiert	tief eingesenkt
<b>Strobilus</b>	mit stumpfer Spitze	mit aufgesetzter Spitze

Tab. 1: Wichtige Unterscheidungsmerkmale zw. den Untergattungen *Equisetum* & *Hippochaete*.

Die **Untergattung *Hippochaete*** umfasst die Vertreter der Schachtelhalme mit überwiegend mehrjährigen, in der Regel gleichgestalteten Sprossen. Die oberirdischen Sprossachsen sind meist sehr rau und recht steif. Die Stomata sind tief in die Epidermis eingesenkt und weitgehend von ihr verdeckt. Die zapfenartigen Sporophyllstände (= Strobili) enden stets mit einer kleinen, aufgesetzten Spitze. Zu dieser Untergattung gehören die größten Vertreter unter den heutigen Schachtelhalmen wie z. B. der tropischen *E. giganteum* (5-10 m). Der Großteil der

Arten aus der **Untergattung *Equisetum*** hat hingegen meist einen Sprossdimorphismus. So kommen weitgehend chlorophyllfreie fertile Frühlingsprosse und chlorophyllhaltige sterile Sommersprosse vor. Bei allen Arten dieser Untergattung sterben die Sprosse am Ende der Vegetationsperiode ab. Die Stomata sind nicht tief in die Epidermis eingesenkt, sondern liegen mit den Epidermiszellen auf gleicher Höhe. Die oberirdischen Sprossachsen sind meist glatt bis schwach rau und weniger steif. Die Stomata sind frei exponiert. Die Strobili weisen eine stumpfe Spitze auf.

Die Schachtelhalme sind heute **kosmopolitisch** verbreitet. Sie fehlten ursprünglich in Australien und Neuseeland. Dort wurde aber durch Siedler der Acker-Schachtelhalm (*E. arvense*) eingeschleppt. Die Schachtelhalme weisen eine relative große ökologische Amplitude auf. Sie sind sowohl in tropischen Urwäldern als auch in Tundren vertreten. Dabei kommen sie sowohl in vollschattigen als auch vollsonnigen Lagen sowie in Sümpfen bis hin zu trockeneren Äckern und sogar in Trockenrasen-Gesellschaften vor.

## 2 Morphologie

### 2.1 Habitus

Die Arten der einzigen rezenten Gattung (*Equisetum*) sind morphologisch recht einheitlich gebaut. Es handelt sich bei den heutigen Arten ausschließlich um **krautige Rhizompflanzen**, die entweder einjährige oberirdische Sprosse ausbilden (z. B. *E. arvense*), die am Ende der Vegetationsperiode absterben, oder um Arten mit ausdauernden oberirdischen Sprossen (z. B. *E. hyemale*), die über mehrere Jahre erhalten bleiben.



**Abb. 7:** *Equisetum arvense*, Sporophylle in terminalem zapfenartigen Stand am chlorophyllfreien Spross hervorgebracht;



**Abb. 8:** *Equisetum hyemale*, Sporophylle in terminalem zapfenartigen Stand am chlorophyllhaltigen Spross hervorgebracht;



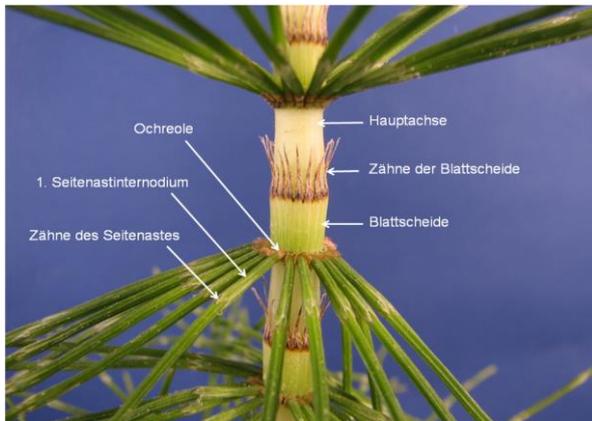
**Abb. 9:** *Equisetum hyemale*, Sprossachse unverzweigt;



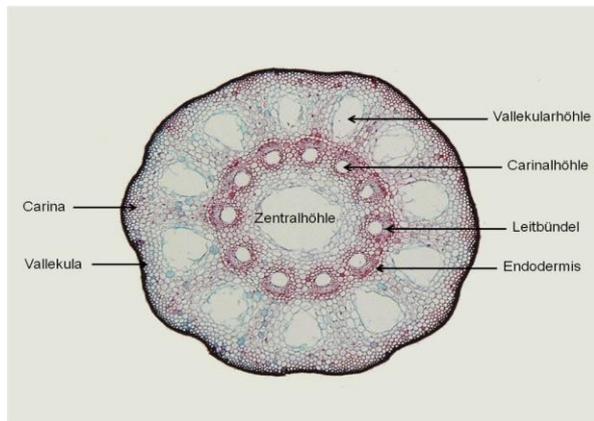
**Abb. 10:** *Equisetum telmateia*, Sprossachse mit Seitentrieben bis zur 2. Ordnung;

Die Sprossachsen sind entweder unverzweigt (*E. hyemale*) oder (wesentlich häufiger) verzweigt (z. B. *E. arvense*, *E. telmateia* und *E. sylvaticum*). Jedoch kann auch bei den normalerweise unverzweigten Arten, z. B. durch Verletzung der Sprossachse, die Bildung von Seitenästen induziert werden. Die Seitenverzweigung geht dabei allerdings so gut wie nie über Verzweigungen des 2. bis 3. Grades hinaus. Bei allen heutigen Schachtelhalmen ist die Sprossachse deutlich in **Knoten** (Nodi) und **Internodien** gegliedert.

Die Sprossachse hat eine **zentrale luftführende Markhöhle**. Um diese stehen ringartig angeordnet die Leitbündel. Nur im Bereich der Nodi wird ein geschlossener Leitbündelring ausgebildet. In den **kollateralen Leitbündeln** der rezenten Arten ist das Xylem generell nur sehr schwach ausgebildet. Bei den ausgestorbenen fossilen Arten, die zu sekundärem Dickenwachstum in der Lage waren, wurde an dieser Stelle nach innen Sekundärholz gebildet. Der zentralen Markhöhle schließen sich zwei weitere Kreise mit zahlreichen Hohlräumen an: Die **Carinalhöhlen** entstehen durch sekundäres Schwinden der älteren Xylemanteile. Im Rindengewebe alternieren zu den Carinalhöhlen weitere luftgefüllte Interzellularräume, die sog. **Vallekularhöhlen**. Diese liegen immer unter den Oberflächenrinnen der Sprossachsen, die Carinalhöhlen unter den erhabenen Längsrippen. Die Sprossachsen sind chlorophyllreich, erbringen den wesentlichen Teil der Photosyntheseleistung und enthalten hohe Gehalte an **Kieselsäure**. Dieser kann artspezifisch bis zu 10 % der Trockenmasse betragen.



**Abb. 11:** *Equisetum telmateia*, Detail eines Nodus mit Seitenverzweigung;



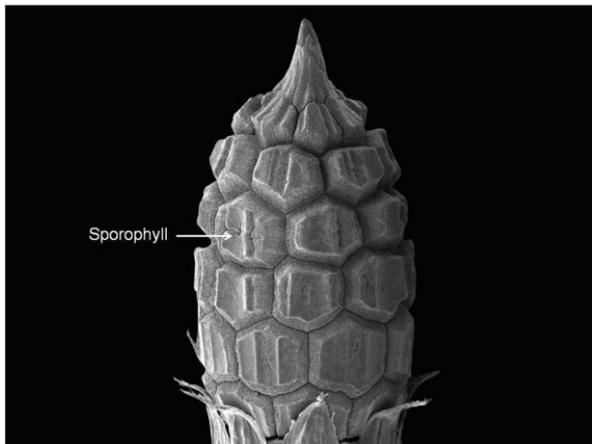
**Abb. 12:** *Equisetum telmateia*, im Querschnitt durch eine Sprossachse mehrere Hohlräume erkennbar;

## 2.2 Blatt

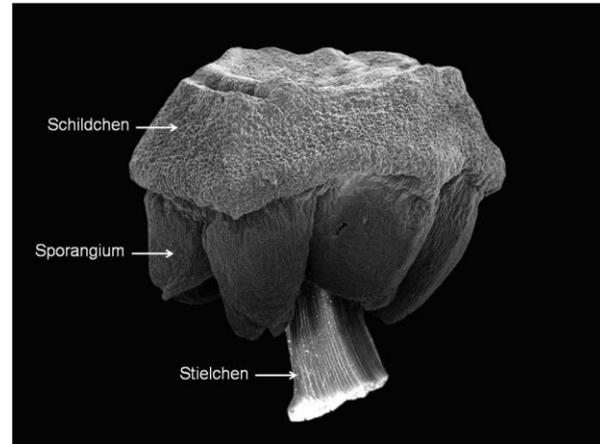
Die rezenten Schachtelhalme haben ausschließlich **Mikrophyll**, die nur einen **zentralen Leitbündelstrang** aufweisen. Die Blätter inserieren **wirtelig**, sind mehr oder weniger stark miteinander **verwachsen** und bilden im unteren Teil eine **Blattscheide** an den Knoten (Nodi) aus. Durch diese wachsen später die Seitenzweige hindurch. Nur die Blattspitzen sind frei. An den Blattspitzen befindet sich eine **Hydathode**, die **Guttationstropfen** absondert, um den Wasserfluss in der Pflanze aufrecht zu erhalten.

## 2.3 Sporophylle

Die Sporophyllstände stehen immer terminal an den Sprossachsen, sodass das Wachstum der Sprossachse mit der Bildung des Sporophyllstandes beendet wird. Das Sporophyll besteht aus einem terminalen, tellerartig abgeflachten Schildchen mit einem zentralen Stiel. Unter dem Schildchen sind zahlreiche Sporangien ausgebildet. Die Sporophylle stehen in mehreren Etagen in zapfenartigen, unverzweigten Ständen quirlig angeordnet. Diese werden entweder am Ende chlorophyllfreier, fertiler Sprosse, die lediglich der Sporenproduktion dienen (z. B. *E. arvense* und *E. telmateia*) oder ausdauernder chlorophyllreicher Sprosse hervorgebracht. Bei Arten, bei denen die Sporophylle auf chlorophyllfreien fertilen Sprossen hervorgebracht werden, erfolgt eine zeitlich getrennte Ausbildung von fertilen und sterilen Sprossen. Dabei treiben die fertilen Sprosse vor den chlorophyllreichen sterilen Sprossen aus. Nach Entlassung der Sporen sterben die fertilen bleichen Sprosse rasch ab.



**Abb. 13:** Sporophyllstand mit zahlreichen, wirtelig inserierenden Sporophyllen;



**Abb. 14:** Detail eines Sporophylls mit terminalem Schildchen und zahlreichen Sporangien;

Schachtelhalmsporen sind **isospor** und weisen Haftorgane (**Hapteren**), auf. Dies sind **hygroskopische Schraubenbänder**, die sich bei Trockenheit entfalten und bei Feuchtigkeit wieder einrollen. Sie halten mehrere Sporen zusammen, die dann als Einheit ausgebreitet werden, sodass nach der Keimung eine Gruppe von **Prothallien** entsteht. Eine weitere Besonderheit der Schachtelhalmsporen ist das Vorhandensein von Chlorophyll.



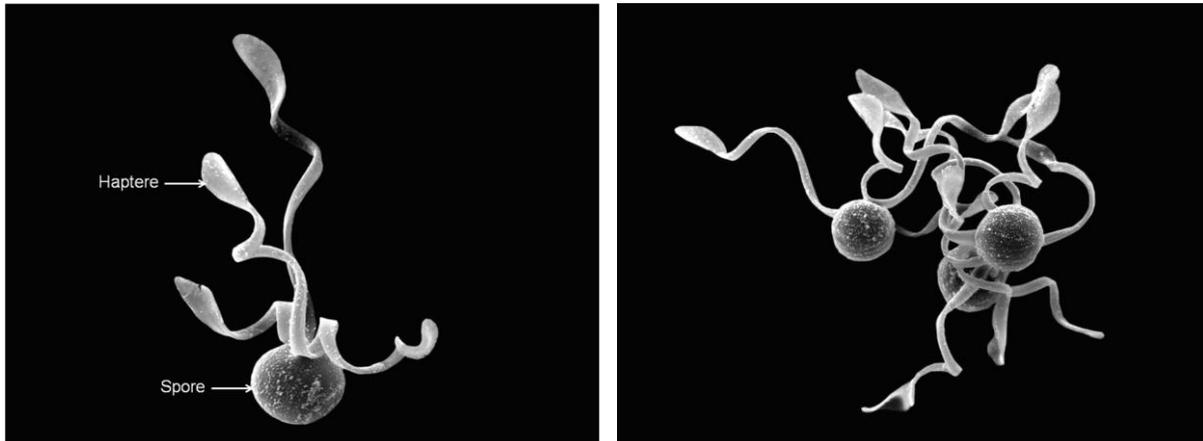
**Abb. 15:** *Equisetum telmateia*; Sporophyll;



**Abb. 16:** *Equisetum telmateia*; Sporen chlorophyllreich;

Unter den fossilen Schachtelhalmverwandten (z. B. bei *Sphenophyllum*) gab es Entwicklungslinien hin zu einer Heterosporie, die sich jedoch 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.



**Abb. 17 & 18:** *Equisetum hyemale*, Spore mit 4 hygroskopischen Schraubenbändern (= Hapteren) (links); durch Verhakungen der Hapteren werden die Sporen nicht einzeln, sondern immer zu mehreren als Paket ausgebreitet (rechts);

## 2.4 Generationswechsel

siehe Skript "Generationswechsel der Landpflanzen" (Equisetidae);

## 3 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.

**CHRISTENHUSZ M.J., CHASE M.W., FAY M.F., HIDALGO O., LEITCH I.J., PELLICER J. & VIRUEL J. (2021).** Biogeography and genome size evolution of the oldest extant vascular plant genus, *Equisetum* (Equisetaceae). – *Ann. Bot.* **127**(5): 681-695.

**CHRISTENHUSZ M.J., BANGIOLO L., CHASE M.W., FAY M.F., HUSBY C., WITKUS M. & VIRUEL J. (2019).** Phylogenetics, classification and typification of extant horsetails (*Equisetum*, Equisetaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* **189**(4): 311-352.

**ELGORRIAGA A., ESCAPA I.H., ROTHWELL G.W., TOMESCU A.M. & RUBÉN CÚNEO N. (2018).** Origin of *Equisetum*: Evolution of horsetails (Equisetales) within the major euphyllophyte clade Sphenopsida. – *Amer. J. Bot.* **105**(8): 1286-1303.

**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. ed. – Freeman and Company, New York.
- GUILLOIN J.M. (2004).** Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast rps4 gene and adjacent noncoding sequences. – Syst. Bot. **29**(2): 251-259.
- LUBIENSKI M. (2010).** Die Schachtelhalme (Equisetaceae, Pteridophyta) der Flora Deutschlands - ein aktualisierter Bestimmungsschlüssel. – Jahrb. Bochumer Bot. Ver. **2**: 82-100.
- LUBIENSKI M. & DÖRKEN V.M. (2020).** *Equisetum reginense* – ein früher Nachweis von *E. xlofotense* (*E. arvense* × *E. sylvaticum*, Equisetaceae) aus Bayern und zugleich der Erstfund für Mitteleuropa. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **90**: 107-128.
- LUBIENSKI M. & DÖRKEN V.M. (2017).** Two hybrids of *Equisetum sylvaticum* (Equisetaceae) on the island of Senja, Troms, Norway. – Fern Gaz. **20**: 181-196.
- LUBIENSKI M. & DÖRKEN V.M. (2016).** The Hybrid between *Equisetum scirpoides* and *E. variegatum* in Northern Europe. – Am. Fern J. **106**: 116–130.
- LUBIENSKI M. & DÖRKEN V.M. (2013).** Morphological studies on *Equisetum xrothmaleri* C.N. PAGE (*E. arvense* L. × *E. palustre* L., Equisetaceae, Equisetopsida) in Finland. – Fern Gaz. **19**: 117-134.
- 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.
- STANICH N.A., ROTHWELL G.W. & STOCKEY R.A. (2009).** Phylogenetic diversification of *Equisetum* (Equisetales) as inferred from lower cretaceous species of British Columbia, Canada. – Amer. J. Bot. **96**(7): 1289-1299.
- TAYLOR T.N., TAYLOR E.L. & KRINGS M. (2009).** Paleobotany, the biology and evolution of fossil plants. 2<sup>nd</sup> ed. – Academic Press, Burlington, London, San Diego, New York.
- WILSON N.S. & ROTHWELL G.W. (1993).** Palaeobotany and the Evolution of Plants, 2<sup>nd</sup> ed. – Cambridge University Press, Cambridge.