

Natur und Heimat

Floristische, faunistische und ökologische Berichte

Herausgeber

Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster

– Landschaftsverband Westfalen-Lippe –

Schriftleitung: Dr. Brunhild Gries

59. Jahrgang

1999

Heft 2

Ein aberranter, fertiler Sommersproß von *Equisetum arvense* L. aus der Umgebung von Münster (Westfalen)

Michael Krings, Münster

Einleitung

Die Schachtelhalme (Equiseten) gehören zu den urtümlichsten der lebenden Gefäßpflanzen und stellen den einzigen Überrest der einst sehr erfolgreichen Pflanzengruppe der Equisetopsida (= Arthrospida, Sphenopsida) dar; in vielen Aspekten ihrer einzigartigen Morphologie unterscheiden sich die heutigen Equiseten nicht oder nur wenig von ihren ausgestorbenen Vorfahren (PAGE 1972). Aufgrund ihrer Urtümlichkeit und aufgrund morphologischer und anatomischer Besonderheiten sind die Equiseten heute eine in vielen Aspekten sehr ausführlich untersuchte Pteridophytengruppe (vgl. z.B. BOUREAU 1971).

Zu den meistbeachteten Besonderheiten der Equiseten gehören ihre hohe intraspezifische Variabilität und das Auftreten morphologisch aberranter Formen (HAUKE 1963, 1978; MILDE 1852, 1867; SCHAFFNER 1933). Varietäten und morphologische Aberrationen in der Gattung *Equisetum* sind nichts Ungewöhnliches und lange bekannt; von nahezu allen *Equisetum*-Arten sind sie beschrieben worden (z.B. CLUTE 1928; EATON 1899; HUMBERT 1945; MILDE 1852, 1867; PAGE 1972; POPE 1983; SCHAFFNER 1933; TSCHUDY 1939; WESTWOOD 1989). Während die Entstehung von Varietäten in der hohen morphologischen Plastizität der Equiseten begründet liegt (HAUKE 1966; PAGE 1972) und in der Regel ökologisch bedingt ist (z.B. CLUTE 1928; EATON 1899; HAUKE 1966), sind morphologische Aberrationen auf lokale, nicht prognostizierbare, interne Störungen der Mechanismen zur Differenzierungs- und Entwicklungssteuerung zurückzuführen (PAGE 1972; SCHAFFNER 1933). Die speziellen Auslöser für derartige Störungen sind im einzelnen bislang noch unklar; von einer Zunahme aberranter Formen bei Umweltstress ist jedoch in mehreren Fällen berichtet worden (z.B. HAUKE 1966; HEGI 1906).

Equisetum arvense L. ist die weitaus häufigste der in Westfalen vorkommenden acht Arten der Gattung. Sie ist, was den Standort betrifft, weitaus weniger wählerisch als die übrigen Arten und daher fast überall anzutreffen. Verschiedene Varietäten und aberrante Formen von *E. arvense* sind von HAUKE (1966), HEGI (1906) und MILDE (1852, 1867) zusammengestellt worden. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einer bislang nicht beschriebenen komplexen Aberration von *Equisetum arvense*, bei der der obere Teil eines Sommersprosses durch die Ausbildung von Strobili fertil geworden ist.

Material und Dokumentation

Der hier beschriebene fertile Sommersproß von *Equisetum arvense* wurde im Juli 1994 am Rande der Hagelbachstiege in Münster-Nienberge gesammelt und befindet sich seitdem im Herbar des Verfassers (Nr. Pt. 73/94).

Die photographische Dokumentation der Pflanze erfolgte mittels einer Spiegelreflexkamera bzw. eines Photomakroskops (Wild M400) auf panchromatischem Film (Agfapan 25 ASA).

Beschreibung

Entlang der Hagelbachstiege in Münster-Nienberge findet man im Frühling (ab April) ausgedehnte Bestände fertiler Frühjahrssprosse und im Sommer die zugehörigen sterilen Sommersprosse von *Equisetum arvense* L.. Innerhalb eines solchen Bestandes wurde vom Verfasser Anfang Juli 1994 ein einzelnes Exemplar eines aberranten, da fertilen Sommersprosses dieser Art gefunden. Dieser Sommersproß fiel schon im Bestand dadurch auf, daß er etwas größer und insgesamt kräftiger war als die sterilen Sprosse der Umgebung. Trotz intensiver Suche konnte in den folgenden Jahren in diesem und in benachbarten Beständen keine weitere aberrante, fertile Form gefunden werden.

Der aberrante, fertile Sommersproß von *E. arvense* (Abb. 1) ist insgesamt 28 cm hoch, besitzt eine mit 3-4 mm Breite recht kräftige Hauptachse (Primärast) und ist deutlich in drei Teile unterteilt. Im sterilen, niederliegenden unteren und aufrechten mittleren Teil ist er von einem normalen Sommersproß kaum zu unterscheiden; im oberen Teil weicht er aber deutlich von einem normalen Sproß ab. Dieser obere Teil des Sprosses ist fertil. Er besteht aus fünf Nodien - fertile Seitenäste (Sekundäräste) tragend - und den jeweils darunterliegenden, zwischen 3,3 und 1,5 cm langen Internodien sowie aus einem Apikalteil, welcher seinerseits aus zwei Nodien, den darunterliegenden Internodien sowie einem terminalen Strobilus besteht.

Dem untersten Nodium im fertilen Teil des Sprosses sitzen acht Sekundäräste an, die zwischen 1,6 und 3,5 cm lang sind und jeweils einen kleinen, bis zu 0,3 cm langen, rundlichen, grünen Strobilus tragen. Unterhalb des Strobilus bestehen alle Äste aus zwei gleichlangen Internodien. Während fünf der Äste im Strobilus enden, setzen sich die übrigen drei Äste oberhalb der Strobili mit einem oder zwei weiteren, kurzen Internodien fort (Abb. 8, 9) - d.h., die Strobili sind interkalar. Den apikalwärts fol-

genden vier Nodien des Primärastes sitzen jeweils zwischen 7 und 8 sehr dünne, mit zwischen 0,2 und 1 cm Länge auch vergleichsweise kurze Sekundäräste an. Diese Äste bestehen aus einem oder zwei Internodien und enden in einem bis zu 0,5 cm langen, eiförmigen oder kugeligen, grünlichen Strobilus (Abb. 2-4). Einige dieser Strobili tragen apikal einen kleinen Schopf aus bis zu 4 linealischen oder dreieckigen Anhängseln (Abb. 2, 4 [Pfeile]), die nichts anderes sind als die Scheidenzähne der obersten Scheide, die normal entwickelt ist. Der Apikalteil des Sprosses (Abb. 5) ist ins-

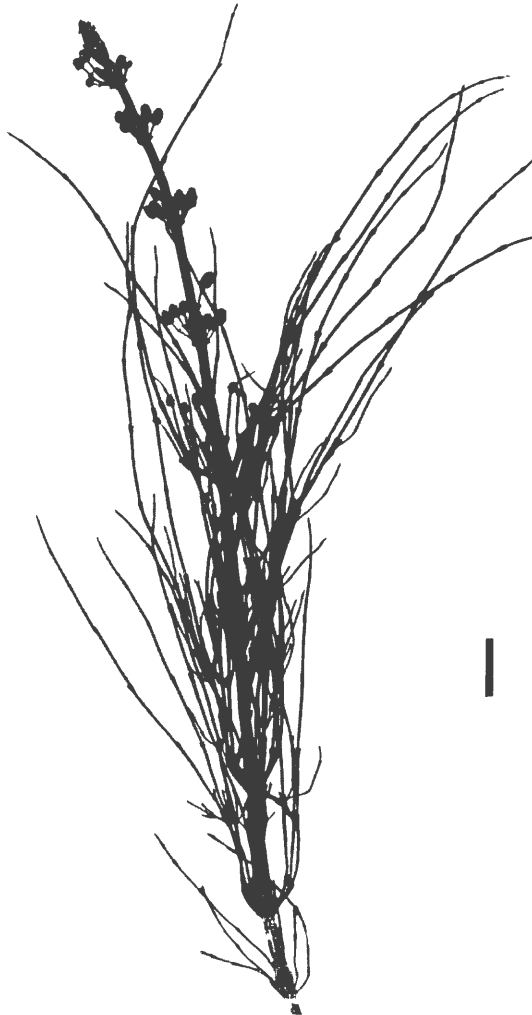


Abb. 1: Aberranter, fertiler Sommersproß von *Equisetum arvense* L.; Maßstab = 1,5 cm.



2



3



4

Abb. 2: Kurze Sekundäräste des zweiten fertilen Nodiums, in Strobili endend; Pfeil bezeichnet apikale Anhängsel; Maßstab = 0,2 cm

Abb. 3: Kurze Sekundäräste des fünften fertilen Nodiums, in Strobili endend; Maßstab = 0,15 cm.

Abb. 4: Drittes fertiles Nodium des Primärastes mit acht kurzen Sekundärästen, die in Strobili enden; Pfeil bezeichnet apikale Anhängsel; Maßstab = 0,2 cm.

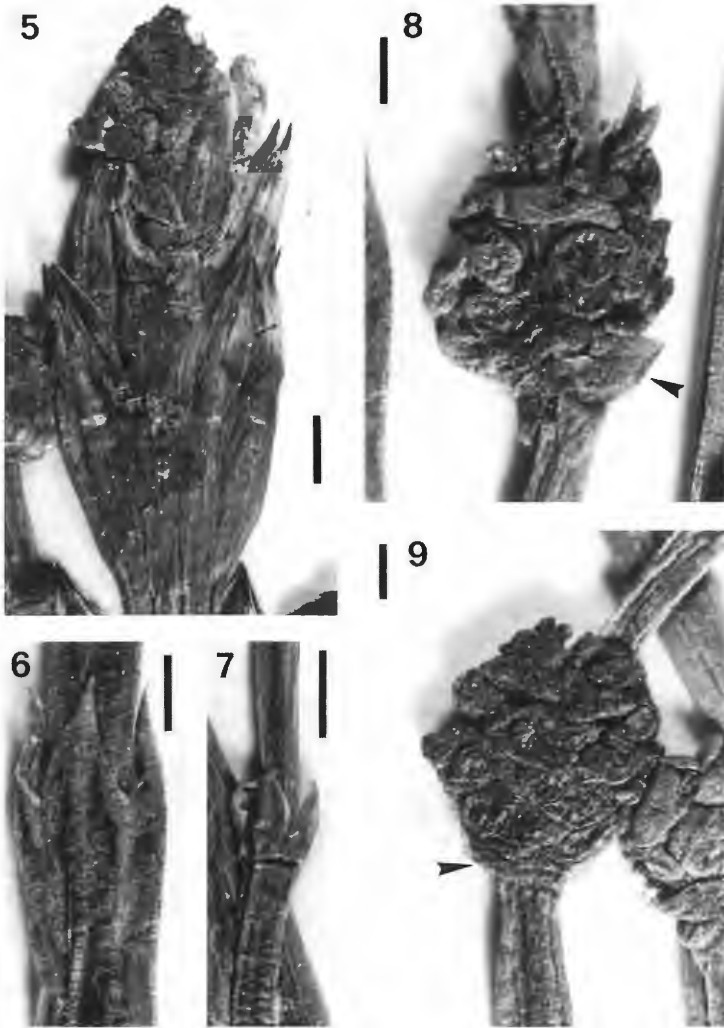


Abb. 5: Apikalteil des Primärastes mit terminalem Strobilus; Maßstab = 0,15 cm.

Abb. 6: Normal gestaltetes Nodium eines Sekundärastes mit Scheide und Scheidezähnen; Maßstab = 0,05 cm.

Abb. 7: Nodium eines Strobilus-tragenden Sekundärastes mit veränderter, etwas absteher Scheide; Maßstab = 0,15 cm.

Abb. 8, 9: Strobili zweier Sekundäräste des ersten fertilen Nodiums, oberhalb derer sich die Äste fortsetzen; Pfeile bezeichnen jeweils den Annulus; Maßstab = 0,05 cm.

gesamt 1,8 cm lang und besteht aus zwei normalgestalteten aber sekundärastlosen Nodien, den darunterliegenden, stark verkürzten Internodien sowie einem etwa 0,8 cm langen, etwas elongierten, braunen, terminalen Strobilus. Durch die extreme Verkürzung der Internodien decken sich die obersten Primärastscheiden zu einem großen Teil und verdecken auch den unteren Teil des terminalen Strobilus.

Die Astscheiden der Strobilus-tragenden Sekundäräste zeigen deutliche Abänderungen vom Normalzustand; ein Gestaltwandel hin zu dem Gebilde, welches direkt unterhalb eines jeden Strobilus vorkommt und als Annulus bezeichnet wird (z.B. Abb. 8, 9 [Pfeile]), ist klar erkennbar. Im Gegensatz zu den Scheiden steriler Sekundäräste (Abb. 6) sind hier i.d.R. die mittleren und oberen Teile der einzelnen Microphyllie deutlich verbreitert, wodurch die Scheiden nicht mehr eng an den Ästen anliegen, sondern teilweise (Abb. 3, 7) oder ganz (Abb. 2) von diesen abstehen. Auch die Scheidenzähne sind in diesen Fällen verbreitert (Abb. 3, 7), gelegentlich fehlen sie aber auch (Abb. 2). Scheiden und Scheidenzähne sind in einigen Fällen komplett trockenhäutig.

Die Wirtel des terminalen Strobilus bestehen aus 7 oder 8 Sporangioophoren, die der lateralen Strobili i.d.R. aus 4 Sporangioophoren. Während die Peltae der Sporangioophore des terminalen Strobilus - mit Ausnahme der obersten - annähernd die typische, fünf- bis sechseckige Form aufweisen, sind diejenigen der lateralen Strobili i.d.R. mehr oder weniger viereckig oder unförmig (Abb. 9). Die Sporangioophore aller Strobili tragen auf den Innenseiten der Peltae zwischen 2 und 6 voll ausgebildete Sporangien, die ihrerseits große Mengen an ausdifferenzierten und offensichtlich funktionsfähigen Sporen enthalten.

Diskussion

Aberrante Formen sind in der Gattung *Equisetum* insgesamt keine Seltenheit; einfachere Aberrationen kommen sogar recht häufig vor (PAGE 1972; TSCHUDY 1939). Komplexere aberrante Formen mit deutlichen Abweichungen von der üblichen Morphologie sind dahingegen bei den meisten Arten selten (vgl. z.B. MILDE 1852, 1867) und treten nur hin und wieder einmal auf; viele dieser Formen konnten bislang sogar nur ein einziges Mal beobachtet werden. Da eine Aberration immer das Resultat einer lokalen, internen Störung ist und dadurch ihr Typ sowie ihr zeitliches und räumliches Auftreten niemals prognostizierbar sind, stellt jedoch jede, ob einfach oder komplex, für sich eine Besonderheit dar (PAGE 1972; SCHAFFNER 1933).

Der hier beschriebene fertile Sommersproß von *Equisetum arvense* gehört zu den komplexen Aberrationen. Es ist offensichtlich, daß seiner Entstehung gleich mehrere, lokale interne Störungen von Steuerungsprozessen zugrundeliegen müssen, da er eigentlich drei unterschiedliche Aberrationen aufweist: 1. einen terminalen Strobilus an der Spitze eines sterilen Sprosses (Abb. 5 [Diese Aberration ist früher auch als eigenständige Art, *Equisetum campestre* Schultz, beschrieben worden.]), 2. Strobili an den Spitzen verkürzter Sekundäräste (Abb. 2-4) und 3. Sekundäräste mit interkalaren Strobili (Abb. 8, 9). Die graduelle Veränderung der Astscheiden und Scheidenzähne

an den Strobilus-tragenden Sekundärästen (vgl. Abb. 2, 3, 7) hängt mit der Induktion zur Bildung der lateralen Strobili zusammen (Milde 1852). Da *E. arvense* zeitlich nacheinander auftretende fertile, nach der Sporenausschüttung absterbende Frühjahrsprosse und sterile Sommersprosse besitzt (FOSTER & GIFFORD 1974), hat darüber hinaus vermutlich erst eine grundsätzliche Fehlsteuerung die Fertilisierung des sterilen Sommersprosses induziert. Was all diese Störungen letztendlich ausgelöst hat, ist unklar. HEGI (1906: 57) berichtet, daß bestimmte aberrante Formen von *E. arvense* vor allem auf überschwemmt gewesenen Standorten vorkommen und durch reichliche Wasserzufuhr sogar künstlich hervorgerufen werden können - dies belegt, daß exogene Faktoren die Auslöser sein können. Es ist jedoch schwer vorstellbar, daß die vorliegende Aberration durch exogene Faktoren ausgelöst worden ist, da nur ein einzelner Sproß innerhalb eines relativ dichten, denselben Bedingungen ausgesetzten Bestandes diese aufwies.

In der Literatur taucht die hier vorgestellte Aberration von *E. arvense* bislang nicht auf; in der Summe ihrer Merkmale ist sie wohl auch einzigartig. Unter den von MILDE (1952, 1867) beschriebenen aberranten Sommersprossen von *E. arvense* befinden sich allerdings zwei Exemplare, welche mit dem Exemplar aus Münster-Nienberge in wesentlichen Merkmalen übereinstimmen. MILDE (1852: 572/573) beschreibt eines dieser, am Oderufer bei Pöpelwitz gefundenen Exemplare wie folgt:

es "... trägt an seiner Spitze eine kleine, regelmäßig gebildete Aehre [Strobilus], unter welcher mehrere, sich fast ganz deckende Scheiden ohne Aeste sitzen. Nun folgen drei Scheiden, unter welchen Aeste ... sitzen, welche sämtlich kleine, grüne Aehrchen tragen, durch die sich, mit Ausnahme von wenigen, der Ast ... fortsetzt."

Dieser Sommersproß weist dieselben drei Aberrationen auf, wie der aus Münster-Nienberge; seiner Entstehung haben offensichtlich ähnliche, lokale interne Störungen von Steuerungsprozessen zugrundegelegen. In der Morphologie des Apikalteils gleichen sich beide Exemplare fast vollständig. Auch die zwei anderen Aberrationen - Strobili an den Enden verkürzter Sekundäräste und interkalare Strobili - treten bei beiden auf; bei MILDES Exemplar sind interkalare Strobili allerdings wesentlich häufiger. Zudem besitzt dieses Exemplar nur drei Wirtel Strobilus-tragender Sekundäräste.

Insgesamt sind derartige Aberrationen bei *E. arvense* sehr selten. Bei *Equisetum telmateia* Ehrh. dahingegen kommen ganz ähnliche aberrante Formen mit Strobilus-tragenden verkürzten und/oder normallangen Sekundärästen etwas häufiger vor und sind bereits mehrfach beschrieben worden (MILDE 1852: 592/593; POPE 1983; WESTWOOD 1989); *Equisetum palustre* L. entwickelt solche Formen sogar derart häufig, daß MILDE (1867: 329) sie schon zum Kreis der normalen Entwicklung der Pflanze rechnet. WEIGEL beschreibt diese Formen als *Equisetum palustre* f. *polystachyum*. Bei *Equisetum myriochaetum* Schlecht. et Cham. sind Strobilus-tragende Sekundäräste keine Aberration sondern der Normalfall (MILDE 1867; SPORNE 1975).

Botaniker des 19. und beginnenden 20. Jahrhunderts sahen morphologische Aberrationen an Pflanzen oft als Atavismen an - als Schritte zurück in stammesgeschichtlich frühere Verhältnisse, aus denen sich u.U. verwandschaftliche Beziehungen zwischen

heutigen und längst ausgestorbenen Pflanzen ableiten lassen (z.B. WORSDELL 1915/16). Heute weiß man, daß morphologische Aberrationen sehr viel differenzierter betrachtet werden müssen und nur wenige tatsächlich einen atavistischen Charakter haben (HESLOP-HARRISON 1952). Zu den Aberrationen, die auch heute noch vielfach als Schritte zurück in die Stammesgeschichte gedeutet werden, gehören viele der von Equiseten bekannten aberranten Formen (z.B. PAGE 1972; WESTWOOD 1989). Der hier beschriebene aberrante, fertile Sommersproß von *E. arvense* ist in diesem Zusammenhang ein Paradebeispiel; sowohl im Hinblick auf Höherentwicklungen/Spezialisierungen innerhalb der Gattung *Equisetum* als auch mit Blick auf fossile Vertreter der Equisetopsida besitzen seine Aberrationen atavistische Züge.

Innerhalb der Gattung *Equisetum* werden diejenigen Arten, deren assimilierende Sekundäräste regelmäßig bzw. häufig in Strobili enden (s.o.) als primitiver angesehen (SPORNE 1975), da dieser Zustand einen vergleichsweise geringen Grad an Spezialisierung erfordert. Als fortschrittlich gelten demgegenüber die Arten, bei denen die fertilen und die der Assimilation dienenden vegetativen Teile konsequent voneinander getrennt sind (z.B. *E. arvense*, *E. telmateia*) (FOSTER & GIFFORD 1974). Folgt man dieser Ansicht, stellt das vorliegende Exemplar von *E. arvense*, bei dem die Trennung von fertilen und sterilen Teilen zugunsten einer aberranten, intermediären Form aufgegeben ist, klar einen Rückschritt dar.

Fossilfunde belegen, daß die Positionierung von Strobili an Sekundärästen unter den ausgestorbenen Equisetopsida weit verbreitet war. Sehr eindrucksvoll wurde dies vor kurzem durch KELBER & VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998) für *Equisetites arenaceus* (Jaeger) Schenk aus der oberen Trias von Deutschland belegt. In der hier beschriebenen aberranten Form von *Equisetum arvense* wird daher klar ein Charakteristikum längst ausgestorbener Equisetopsida rekapituliert. PAGE (1972) und WESTWOOD (1989) sehen gerade im Auftreten solcher Atavismen bei modernen Equiseten einen Hinweis darauf, daß die Divergenz zwischen modernen und ausgestorbenen Equisetopsida geringer ist, als dies gemeinhin vermutet wurde.

Literatur

- BOUREAU, E. (1971): Les Sphénophytes. Biologie et histoire évolutive. Paris. - CLUTE, W.N. (1928): The fern allies of North America north of Mexico. Joliet. - EATON, A.A. (1899): The genus *Equisetum* with reference to the North American species. III. Fern Bulletin 7: 57-59. - FOSTER, A.S. & E.M. GIFFORD (1974): Comparative morphoplogy of vascular plants. San Francisco. - HAUKE, R.L. (1963): A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. Nova Hedwigia Beih. 8: 1-123. - HAUKE, R.L. (1966): A systematic study of *Equisetum arvense*. Nova Hedwigia 13: 81-108. - HAUKE, R.L. (1978): A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Equisetum*. Nova Hedwigia 30: 385-455. - HEGI, G. (1906): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band 1, Pteridophyta, Gymnospermae und Monocotyledonae. München. - HESLOP-HARRISON, J. (1952): A reconsideration of plant teratology. Phytion 4: 19-34. - HUMBERT, H. (1945): Une curieuse anomalie par torsion chez *Equisetum ramosissimum* Defl.. Bulletin de la Société Botanique de France 94: 45-46. - KELBER, K.P. & J.H.A. VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT (1998): *Equisetites arenaceus* from the Upper Triassic of Germany with evidence for reproductive strategies. Review of Palaeobotany and Palynology 100: 1-26. - MILDE, J. (1852): Beiträge zur Kenntniss der Equiseten. Novorum Actorum Academiae Caesareo-Leo-

polido-Carolinae Germanicae Naturae Curiosum **23**: 557-612. - MILDE, J. (1867): Monographia Equisetorum. Novorum Actorum Academiae Caesare Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosum **32**: 1-605. - PAGE, C.N. (1972): An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of *Equisetum*. Botanical Journal of the Linnean Society **65**: 359-397. - POPE, C.R. (1983): An aberrant form of *Equisetum telmateia* from the Isle of Wight. Fern Gazette **12**: 303-304. - SCHAFFNER, H.J. (1933): Six interesting characters of sporadic occurrence in *Equisetum*. American Fern Journal **23**: 83-90. - SPORNE, K.R. (1975): The morphology of Pteridophytes. The structure of ferns and allied plants. London. - TSCHUDY, R.H. (1939): The significance of certain abnormalities in *Equisetum*. American Journal of Botany **26**: 744-749. - WESTWOOD, M.R.I. (1989): An aberrant form of *Equisetum telmateia* (Pteridophyta) from the west of Ireland. Fern Gazette **13**: 277-281. - WORSDELL, W.C. (1915/16): The principles of plant teratology. London.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Michael Krings; Westf. Wilhelms-Universität Münster; Geologisch-Paläontologisches Institut / Abteilung Paläobotanik; Hindenburgplatz 57-59; 48143 Münster