

Ruhr-Universität Bochum, Fakultät für Biologie, Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Bochum

TH. STÜTZEL & A. JAEDICKE

Verzweigung bei Schachtelhalmen

Mit 6 Abbildungen

Zusammenfassung

Es wurde gezeigt, dass die Annahme einer exogenen Entstehung seitlicher Verzweigungen bei Schachtelhalmen unzureichend gestützt ist. Die bei dieser Interpretation angenommene postgenitale Verwachsung wurde von den Autoren nicht schlüssig nachgewiesen und konnte von uns nicht gefunden werden. Es spricht daher alles dafür, dass die Schachtelhalme sich durchgehend endogen verzweigen, wie das zuerst von HOFMEISTER (1851) behauptet wurde. Der Hohlraum um die junge Seitensprossanlage hat erst nach dem Durchbrechen der jungen Seitensprosse Kontakt zum Außenmedium und entsteht schizogen. Die Schachtelhalme haben damit in morphologischer Hinsicht wieder die von HOFMEISTER angenommene Sonderstellung, die sie aus den übrigen Pteridophyten heraushebt und evolutiven Zusammenhängen schwer zugänglich macht.

Summary

Ramification in horsetails

Horsetails represent one of the classical problems in plant morphology. Generally it is assumed that the lateral branches do not originate from leaf axils but alternate with the reduced leaves. Another difficulty in respect to the branching pattern in horsetails has been put out of mind since decades. HOFMEISTER (1851) has described the branching in horsetails as endogenous, while since the beginning of this century it is generally assumed to be exogenous. It is shown, that HOFMEISTER's study is much more carefully done than the studies of DE JANCZEWSKI (1876) and VIDAL (1912) on which the assumption of an exogenous origin is largely exclusively based. DE JANCZEWSKI and VIDAL described the lateral buds as secondarily enclosed by stem and leaf sheath due to postgenital fusion of the latter two. They gave no prove for this postgenital fusion and even the first stages of the lateral branches appear two to four cell layers deep in the tissue. The cavity surrounding young buds develops schizogenously. Therefore, branching of horsetails has to be regarded generally as endogeneous as it has been done later on for the first lateral branches of the young sporophyte by BARRATT (1920).

Einleitung

Schachtelhalme stellen ein klassisches Problem der Pflanzenmorphologie dar, da sie sich angeblich nicht aus den Blattachsen verzweigen, sondern die Seitensprosse mit den in Wirteln angeordneten Blättern alternieren. Ein anderes Problem der Verzweigungsmuster von Schachtelhalmen scheint demgegenüber in Vergessenheit geraten zu sein, obwohl es keiner befriedigenden Lösung zugeführt wurde. HOFMEISTER

(1851) hat die Verzweigungsweise der Schachtelhalme in seiner berühmten Arbeit als endogen beschrieben. Die heute allgemein akzeptierte Ansicht einer exogenen Entstehung geht offenbar ausschließlich auf zwei Arbeiten von DE JANCZEWSKI (1876) und VIDAL (1912) zurück, die beide entscheidende Fragen offen lassen. Später wurde von BARRATT (1920) die exogene Anlegung von Seitensprossen für die ersten Verzweigungen der jungen Sporophyten nachgewiesen. Warum in dieser Arbeit ohne

weitere Nachprüfung die endogene Anlegung der später entstehenden Seitentriebe nicht angezweifelt wurde, bleibt in vieler Hinsicht unverständlich. Das Bedürfnis nach einem einheitlichen Konzept der Sprossgestaltung war am Anfang des Jahrhunderts offenbar so groß, dass auf Nachprüfungen, die heute selbstverständlich erscheinen, verzichtet wurde.

Kritik an den Arbeiten von DE JANCZEWSKI und VIDAL muß an zwei Stellen erhoben werden. Zum ersten bestreiten beide nicht, dass die junge Seitenknospe allseits von Blatt- bzw. Sprossgewebe umgeben ist. Sie behaupten aber, dass es sich dabei um eine scheinbar endogene Position handle, die durch eine postgenitale Verwachsung der Blattscheide mit der Abstammungsachse distal von der Achselknospe entstehe. Solche postgenitalen Verwachsungen sind aus Blüten und Früchten gut bekannt und morphogenetisch und histogenetisch in diesen Fällen gut nachvollziehbar. Der Nachweis einer Kontaktzone mit epidermalen Verzahnungen fehlt aber vollständig. Zum zweiten wird eine etwas ungewöhnlich geformte und in der Tat wohl epidermal liegende Zelle als Scheitelinitiale des neuen Seitensprosses angesehen, ohne dass ein lückenloser Nachweis geliefert wird, dass diese Zelle sich zur Scheitelzelle eines neuen Sprosses weiter entwickelt.

Material und Methoden

Luftsprosse und junge unterirdische Seitenknospen von *Equisetum arvense* L. sowie von *Equisetum hyemale* L. var. *robustum* (A.BR.) EATON wurden im Botanischen Garten der Ruhr-Universität Bochum gesammelt. *E. arvense* steht als Unkraut unbegrenzt zur Verfügung und vegetative Sprosse sind wegen der ständigen mechanischen Bekämpfung ganzjährig in allen Entwicklungsstadien verfügbar. Der Winterachselhalm *E. hyemale* bildet unter normalen Bedingungen keine seitlichen Verweigungen aus, die Knospen werden jedoch regelmäßig angelegt und treiben erst bei Verlust oder Beschädigung des Apikalmeristems aus. Bei *E. hyemale* können daher praktisch ganzjährig unterschiedliche Stadien seitlicher Verzweigung erzeugt werden. Knospen von *E. arvense* wurden vorwiegend in der Zeit von März bis April gesammelt, entwickelte Luftsprosse bis in den Oktober. Von *E. hyemale* wurden Erneuerungsknospen vorwiegend in der Zeit von Oktober bis November entnommen, Luftsprosse wurden ganzjährig bei Bedarf gewonnen.

Die Fixierung erfolgte vorwiegend in FAA, teilweise auch in OsO₄. Die bei der Rasterelektronenmikroskopie auftretenden Schrumpfungen konnten dadurch aber nicht nennenswert reduziert werden.

Beide Arten wurden zunächst unter dem Stereomikroskop im Auflicht und im Durchlicht-Dunkelfeld untersucht. Weiterhin wurden Schnittserien von Längs- und Querschnitten mit Paraffintechnik angefertigt und junge Sproßspitzen im SEM untersucht. Zusätzlich wurden critical-point getrocknete Sprosse im Bereich der eingeschlossenen Seitensprossanlagen mechanisch aufgebrochen und die Achsel sprosse sowie die umgebenden Bruchflächen im SEM untersucht: Auf diese Weise sollte versucht werden, Spuren einer postgenitalen Verwachsung zu finden.

Ergebnisse und Diskussion

In etwas aufgehellten Präparaten sind die Knospen der Seitenachsen schon mit seitlichem Auflicht, vor allem aber im Durchlicht-Dunkelfeld in relativ jungen Stadien erkennbar. In diesen Stadien ist aber die Knospe immer vollständig von Gewebe umhüllt, ohne dass Zeichen der von DE JANCZEWSKI und VIDAL vermuteten postgenitalen Verwachsung erkennbar wären.

In Längsschnittserien wurde zunächst untersucht, in welchem Bereich der Sprossspitze die wesentlichen Entwicklungsschritte ablaufen. Einen schematischen Längsschnitt durch einen jungen vegetativen Spross von *E. arvense* zeigt Abb. 1. Die Spitzenregion aus dieser Abb. ist in Abb. 2 zellig dargestellt. Eine der jüngsten Seitensprossknospen, die sich bereits in einem klar erkennbaren Hohlraum befand, ist in Abb. 3/4 in einer vollständigen Längsschnittserie wiedergegeben. Alle äußeren Oberflächen sind in den Teilfiguren durch fette Linien markiert. Es handelt sich dabei mehr oder weniger ausschließlich um die Dorsal- und Ventralseiten der Blattquirle, da eine Internodienstreckung noch nicht stattgefunden hat. Blind endende Hohlräume ohne erkennbare Verbindung nach außen sind schraffiert dargestellt. Bereits aus der Lage der Blattzwischenräume wird deutlich, dass eine ursprünglich kontinuierliche und durch postgenitale Verwachsung verschlossene Verbindung zwischen dem Hohlraum um die Seitenknospe und den Blattzwischenräumen kaum vorstellbar ist.

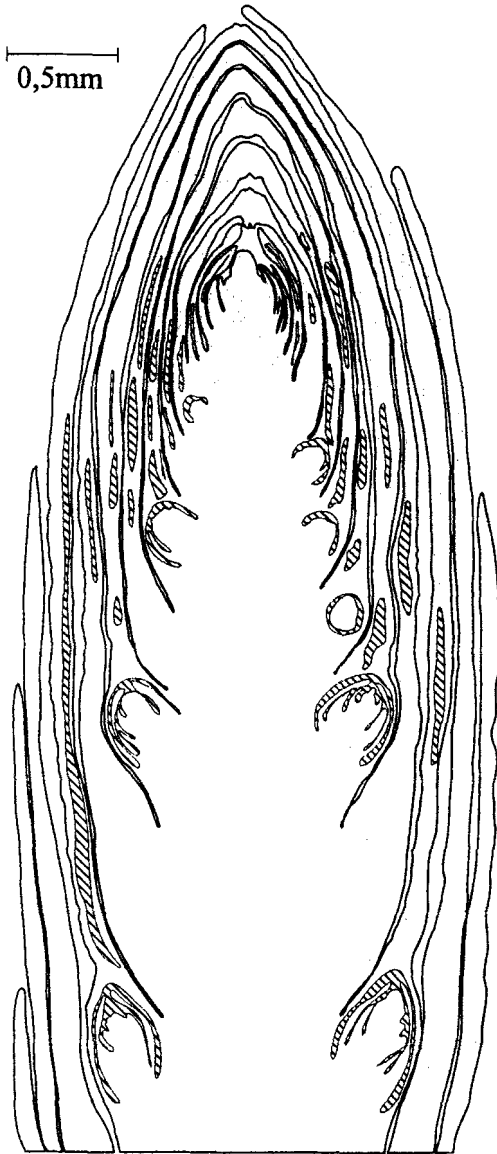


Abb. 1
E. arvense, Längsschnitt durch eine vegetative Knospe, innere Hohlräume schraffiert
E. arvense, longitudinal section of a vegetative bud, internal spaces hatched

In der Querschnittserie (Abb. 5) erscheint der Hohlraum um die Seitenknospen mehr oder weniger kugelig. Würden flach aufeinander liegende Epidermen miteinander verwachsen, so sollte der durch postgenitale Verwachsung

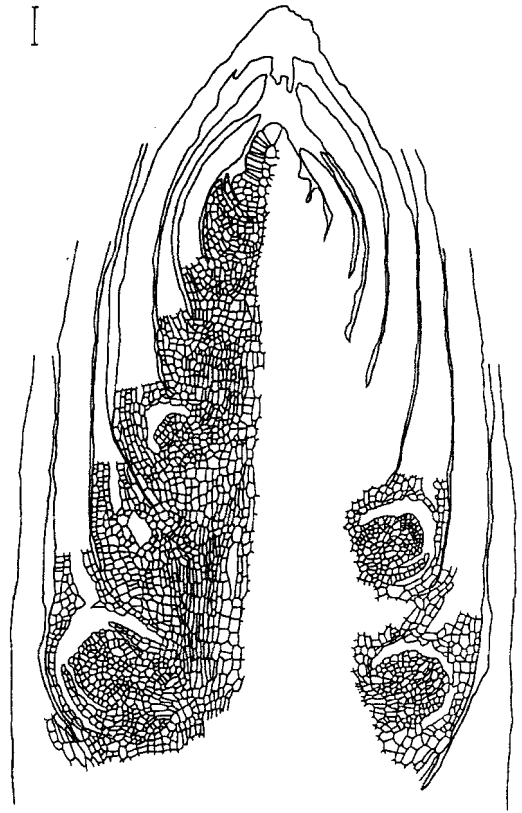


Abb. 2
 Spitzenbereich aus Abb. 1, in zellulärer Darstellung, Maßstab 0,1 mm

Apical part of Fig. 1, cellular drawing. Scale: 0.1 mm

gebildete Hohlraum im Längsschnitt nach oben spitz zulaufen. Stumpf aufeinander stoßende und postgenital verwachsene Gewebe, wie sie bei dieser Form des Hohlraums zu erwarten wären, sollten aber sowohl histologisch als auch im SEM morphologisch und morphogenetisch gut nachweisbar sein. Es konnte aber weder eine postgenitale Verwachsungsnaht, wie sie wenigstens über und möglicherweise auch zwischen den Seitensprossanlagen zu erwarten wäre, noch ein anderes Anzeichen einer postgenitalen Verwachsung im histologischen Bild oder bei der SEM-Untersuchung festgestellt werden.

Da VIDAL (1912) seine Ansicht ebenfalls durch Abbildungen stützt, haben wir die von ihm abgebildeten Stadien in unseren Schnitten untersucht. Sie finden sich auch tatsächlich,

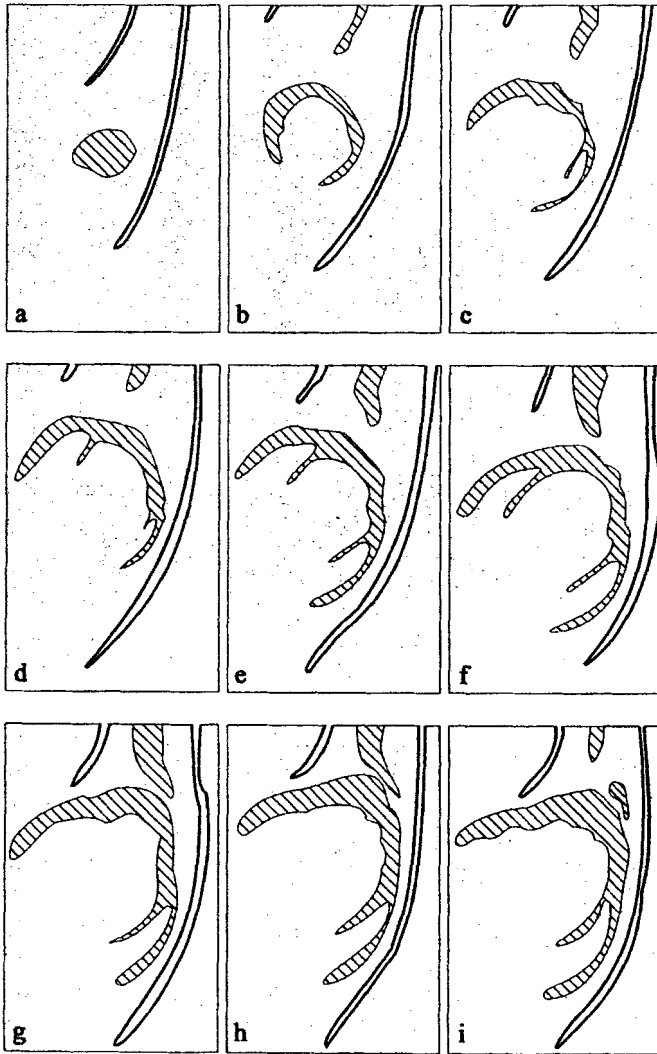


Abb. 3

allerdings weiter distal, als wir die ersten eindeutigen Seitensprossanlagen sehen. Betrachtet man die beiden von VIDAL gegebenen Abbildungen (Abb. 6a, b, hochauflösende und vektorisierte Scans der Originalabbildung), so fällt es durchaus schwer, darin zwei Stadien der Entwicklung eines Achselsprosses zu sehen. In Abb. 6c haben wir VIDALS Zeichnung aus Abb. 6a noch einmal vergrößert herausgezeichnet und den nach außen grenzenden Teil der Scheitelinitiale durch eine dicke schwarze Li-

nie verdeutlicht. Dieser kurze, fast waagrecht liegende Abschnitt müsste sich in Abb. 6d, die ebenfalls eine Vergrößerung und Nachbearbeitung der Zeichnung VIDALS darstellt, zu der schwarzen Linie über der Scheitelzelle und ihren ersten beiden Derivaten verlängert haben. Dabei geht aus VIDALS Zeichnung nicht hervor, ob es sich bei der in unserer überarbeiteten Zeichnung deutlich als zwei Wände gezeichneten Struktur wirklich um zwei aneinander grenzende Außenwände handelt, oder um

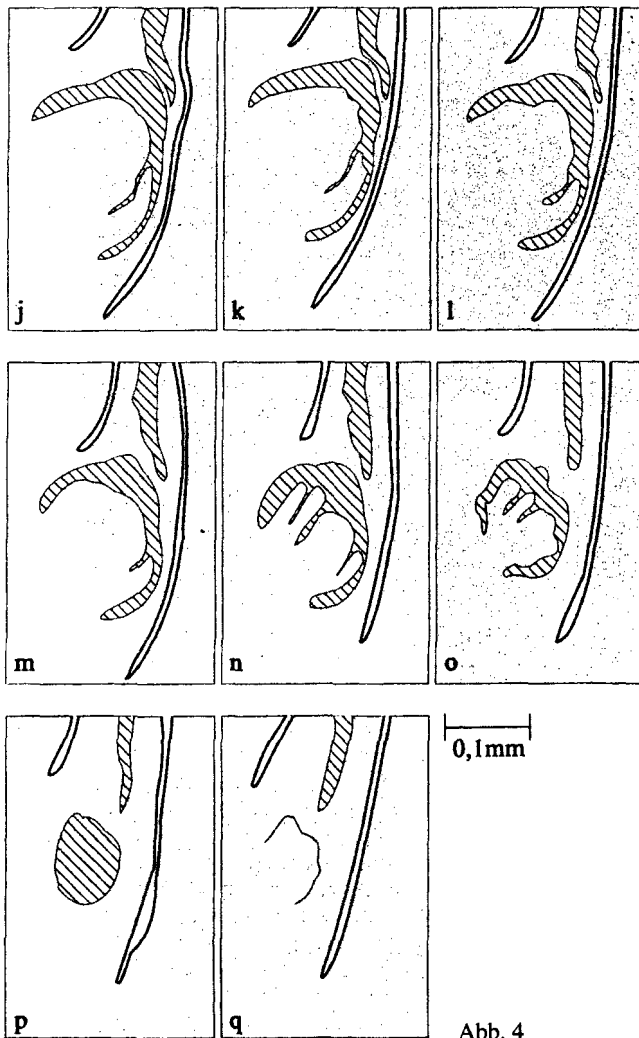


Abb. 4

Abb. 3/4

Vollständige Längsschnittserie durch eine Seitenknospe von *E. arvense*, Schnittdicke 12 μm ; Hohlräume ohne direkte Verbindung zum Außenmedium schraffiert; die Lage von epidermaler Oberfläche (dicke schwarze Linie) und des den Achselspross umgebenden Hohlraums macht einen ontogenetischen Zusammenhang bei-der sehr unwahrscheinlich. Der in medianen Schnitten durch den Achselspross getroffene Hohlraum direkt über der Achselknospe ist ein schizogener Interzellulargang im Blatt.

Complete series of longitudinal sections through a lateral bud of *E. arvense*, section 12 μm thick; internal cavities (without direct contact to the outside) hatched; the relative position of the epidermal surface (bold black line) and the cavity surrounding the lateral bud makes a common ontogenetic origin rather unlikely; the cavity above the lateral bud is a schizogenous internal space in the leaf.

eine Teilungswand zwischen zwei Zellen. Der Spalt nach oben beginnt bei VIDAL undeutlich oberhalb des Initialenkomplexes, ohne dass Anzeichen einer postgenitalen Verwachsung erkennbar wären. Eigentlich müsste in diesem

Stadium die postgenitale Verwachsung distal des Achselsprosses bereits erfolgt und die Oberfläche der Scheitelzelle und ihrer beiden Derivate frei sein. Dies ist aber weder der Abbildung noch dem Text VIDALS eindeutig zu

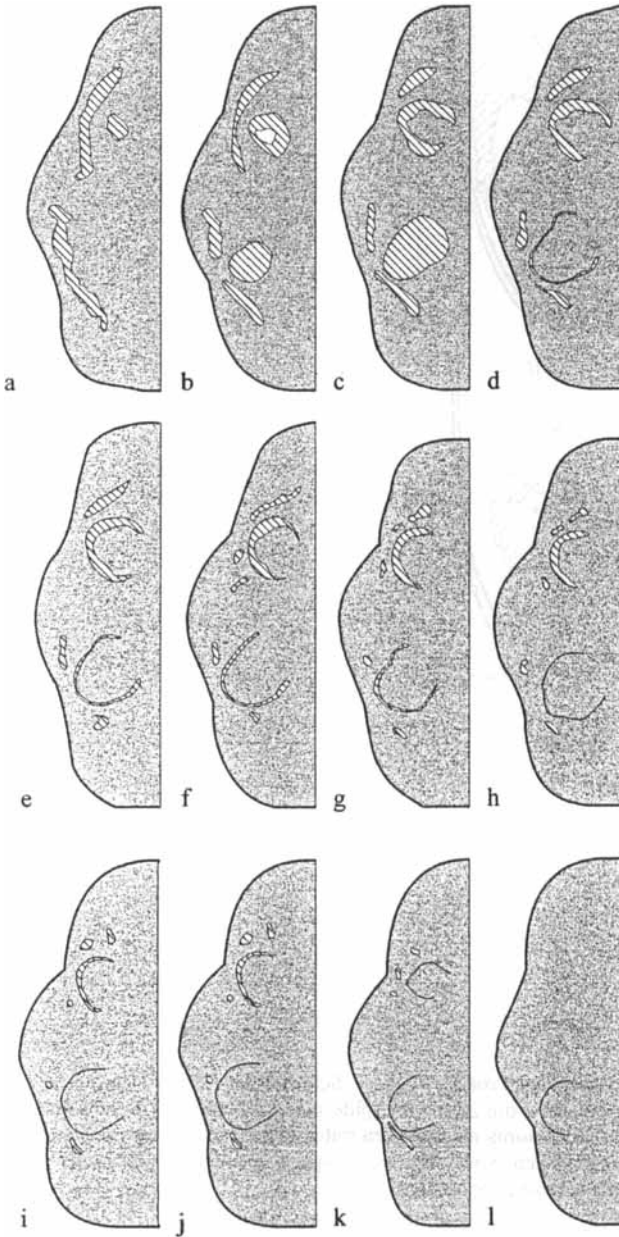


Abb. 5
Vollständige Querschnittserie (Schnitt-
dicke 12 μm) im Bereich der Seiten-
knospen, zwei Seitenknospen getro-
fen. Der Hohlraum um die junge Ach-
selknospe ist völlig rund. Bei der post-
genitalen Verwachsung von flach am
Spross anliegenden Blättern kann die-
ses Bild nicht entstehen.

Complete series of transversal section
(12 μm thick) in the branching zone;
two lateral buds can be seen. The ca-
vity surrounding the lateral buds has a
globular shape. In case of a postgenital
fusion of leaves which are in contact
to the stem with their total ventral sur-
face, this situation would not be possi-
ble.

entnehmen. Wir haben erhebliche Zweifel, ob Fig. 6a und b (bzw. c und d) wirklich Stadien einer einzigen ontogenetischen Reihe sind. Wir finden, dass die Zeichnung VIDALS (Fig. 6b) uns schwer als Beleg für eine endogene Entstehung des Seitensprosses betrachtet werden kann. Bestärkt werden wir in dieser Auffassung

dadurch, dass VIDAL ein Zwischenstadium zwischen seinen beiden Abbildungen (Abb. 6a, b) nicht abbildet. Es müsste etwa wie Abb. 6c aussehen, aber es ist uns nicht gelungen, ein solches Stadium zu finden. Interessanterweise beschreibt DE JANCZEWSKI genau diesen Vorgang und bildet ihn sogar ab. Allerdings gibt es auch

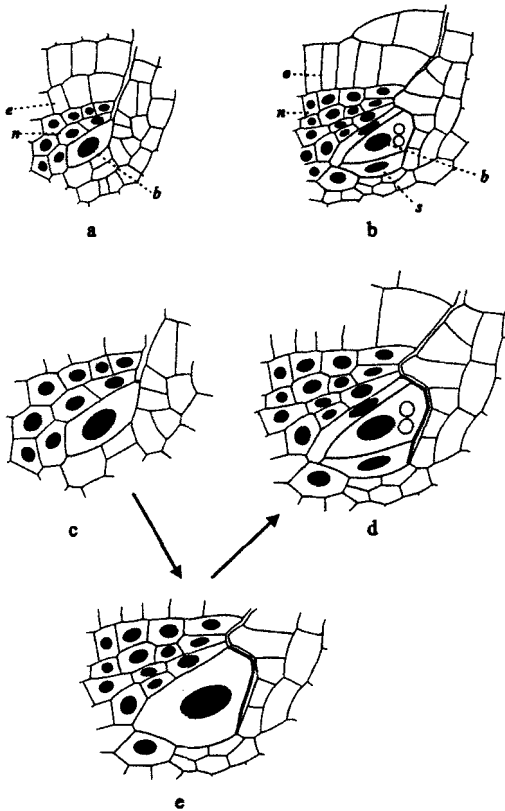


Abb. 6

a, b — Originalzeichnungen von VIDAL (mit hoher Auflösung eingescannt und vektorisiert). c, d — überarbeitete Version der Zeichnungen VIDALS; in c ist die Außenwand der als Scheitelzellinitiale angesehenen Zelle fett gezeichnet. Dieser Bereich müßte sich in d über die Scheitelzelle und ihre Derivate hinwegziehen. In VIDALS Zeichnung (b) ist aber nicht erkennbar, ob dieser Bereich frei oder verwachsen ist. Aus VIDALS Zeichnung ist nicht erkennbar ob der darüber liegende Bereich bereits kongenital verwachsen ist, oder ob er noch frei ist. Wenn die Entwicklung so verläuft, wie dies VIDAL annimmt, dann müßten auch Zwischenstadien auftreten, wie sie in e von uns konstruiert wurden. Solche Stadien konnten wir nicht finden und sie werden auch von keinem der Autoren dargestellt, die eine exogene Entstehung vertreten.

a, b — Original drawing by VIDAL (vectorized high resolution scan). c, d — modified versions of VIDALS drawing; in c the external wall of the presumed initial cell of the lateral bud in bold. This part would have to enlarge according to d and cover the apical cell and its derivatives. In VIDALS drawing (b) it remains unclear, whether this region represents two adjacent external walls or a single internal wall. Furthermore it remains unclear, if the postgenital fusion assumed by VIDAL has still taken place or not. Intermediate stages between a and b as we constructed in e have not been demonstrated by any of the authors in favour of an exogenous origin of the lateral bud and we also could not find it.

in seiner aus 7 Teilfiguren bestehenden Abbildung zwischen den Fig. 6d und e einen deutlichen Bruch, und die postgenitale Verwachsung wird ebenfalls nur unterstellt, aber nicht schlüssig nachgewiesen.

Die Kutinisierung der Seitensprossanlage und der jungen Seitensprosse (VIDAL schreibt in der damals üblichen Weise von Suberinisierung und Verkorkung) spricht keinesfalls gegen endogene Anlegung. Da die unbestritten endogen entstehenden wurzelbürtigen Sprosse bei den Angiospermen auch kutinisiert sind, geht die Argumentation VIDALS in diesem Punkt fehl.

Interessanterweise bildet FRANKENHÄUSER (1987) zwar ebenfalls diese Stadien ab, die in etwa Abb. 6a und b nach VIDAL entsprechen (Mikrophotographien, keine Zeichnungen!), eine der Fig. e entsprechende Abbildung fehlt aber auch bei ihm, ebenso wie der Nachweis einer postgenitalen Verwachsung. Wir halten es

für denkbar, dass es sich bei der in Abb. 6a abgebildeten Zelle nicht um die Seitensprossinitiale handelt, sondern um eine sekretorische Zelle, die das Gleitmittel produziert, um die interkalare Streckung des Sprosses innerhalb der dicht anliegenden Scheide zu ermöglichen. Dies würde mit den histologischen Befunden (stärker anfärbbar, keine Vakuole) in Einklang stehen, ein cytologischer Nachweis steht aber noch aus.

BARRATT (1920) hat an jungen Sporophyten auf dem Prothallium gezeigt, daß die ersten Seitensprosse endogen entstehen, für die späteren Seitensprosse geht sie aber unter ausdrücklichem Bezug auf DE JANCZEWSKI und VIDAL und ohne eigene Studien von einer exogenen Entstehung aus. Warum ein solcher Wechsel von endogener zu sekundärer, durch postgenitale Verwachsung wieder verdeckter exogener Entstehung stattfinden soll, wird in diesem Zusammenhang nicht einmal gefragt.

Es scheint, als hätten GOEBEL (1913) und TROLL (1937) vorschnell der Hypothese der exogenen Seitensprossanlage bei Schachtelhalmen zugeneigt, vielleicht weil ihnen ein einheitliches Konzept innerhalb der Embryophyten wahrscheinlicher und angenehmer war. Mit ihren monumentalen Lehrbüchern wurde diese Ansicht dann zum Allgemeingut und die bei beiden noch erwähnte Auffassung HOFMEISTERS geriet in Vergessenheit, ohne dass man sich je der Mühe der sorgfältigen Beweisführung unterzogen hätte, wie sie sonst für GOEBEL und TROLL charakteristisch ist.

Literatur

- BARRATT, K. 1920: A contribution to our knowledge of the vascular system of the genus *Equisetum*. – *Ann. Bot.* **34**: 202–235.
- DE JANCZEWSKI, E. 1876: Recherches sur le développement des bourgeons dans les Prêles. – *Mém. Soc. Nat. Sci. Nat. Cherbourg* **20**: 69–105.
- DE JANCZEWSKI, E. 1878: Sur la structure des tubes cribreux. – *C. R. Acad. Sci. Paris* **87**: 179–182.
- FAMINTZIN, A. 1876: Über Knospbildung bei *equisetum*. – *Mélanges Biol. Tirés Bull. (physico-mathématique) Acad. Imp. Sci. St. Petersburg* **9**: 573–580.
- FORSTER, A. S. & GIFFORD, E. M. 1989: Morphology and evolution of vascular plants, 3rd ed. – New York.
- FRANKENHÄUSER, H. 1913: Morphogenetische und histogenetische Studien am Vegetationskegel der equiseten. – *Beitr. Biol. Pflanzen* **62**: 369–404.
- GOEBEL, K. 1913: Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Erster Teil: Allgemeine Organographie. – Jena.
- HAUKE, R. L. 1990: Equisetaceae. – In: K. KUBITZKI (ed.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. 1 (eds. K. U. KRAMER & P. S. GREEN): Pterophytes and Gymnosperms. – Berlin, Heidelberg.
- HIRMER, M. 1937: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des weiblichen Blütenzapfens der Coniferen (Bibl. Bot. **114**, 1). – Stuttgart.
- HOFMEISTER, W. 1851: Vergleichende Untersuchungen zur Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. – Leipzig [Reprint: *Hist. Nat. Classicus* 105, Vaduz 1979]
- HOFMEISTER, W. 1852: Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen I. – *Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl.* **2**: 123–179.
- LOTSY, J. P. 1902: Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Bd. II: Cormophyta Zoidogamia. – Jena.
- LUDWIGS, K. 1911: Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. – *Flora* **103**: 385.
- MELCHIOR, E. & WERDERMANN, E. 1954: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien, I. Bd.: Allgemeiner Teil, Bakterien bis Gymnospermen. – Berlin.
- OGURA, Y. 1972: Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. – Berlin.
- SADEBECK, R. 1902: Equisetales: 520–558. – In: A. ENGLER & K. PRANTL (Hrsg.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, I/4. – Leipzig.
- TROLL, W. 1935–1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1: Vegetationsorgane. – Als Nachdruck: Königstein im Taunus 1967/1971.
- VIDAL, L. 1896: Sur la présence de substances dans la membrane des cellules endodermiques de la racine des *Equisetum*. – *Journ. Bot.* **10**: 236–239.
- VIDAL, L. 1912: La croissance terminale de la tige et la formation des bourgeons chez *l'Equisetum palustre*. – *Ann. Sci. Nat., 9. sér., Bot.* **15**: 1.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Thomas Stützel, Anke Jaedicke, Ruhr-Universität Bochum, Fakultät für Biologie, Lehrstuhl für Spezielle Botanik, Universitätsstraße 150, D-44780 Bochum, Deutschland.

Manuskripteingang: 1. Dezember 1999.