

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 17 . NUMMER 12 . 1985

FILM C 1523

**Entwicklung des Schachtelhalms
(Equisetum)**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM . GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 167 m, 15½ min (24B/s). Hergestellt 1982/83, veröffentlicht 1984.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Institut für Landespflege und Botanik der Technischen Universität München, Prof. Dr. B. HOCK, Dr. A. BOLZE, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Kamera und Schnitt: H. WITTMANN, J. KAEDING.

Zitierform:

HOCK, B., A. BOLZE, und INST. WISS. FILM: Entwicklung des Schachtelhalms (Equisetum). Film C 1523 des IWF, Göttingen 1984. Publikation von B. HOCK, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 12/C 1523 (1985), 16 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. B. HOCK, Institut für Landespflege und Botanik der Technischen Universität München, D-8050 Freising-Weihenstephan.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE . PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE . PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE . Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Film Inhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 . D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

BERTOLD HOCK, ALFRED BOLZE, München, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1523

Entwicklung des Schachtelhalms (Equisetum)

Verfasser der Publikation: BERTOLD HOCK

Mit 4 Abbildungen

Inhalt des Films:

Entwicklung des Schachtelhalms (Equisetum). Am Beispiel von *Equisetum hyemale* und *E. arvense* werden die wichtigsten Abschnitte der Schachtelhalmentwicklung gezeigt. Ausgehend vom Bau und Wachstum der sterilen Halme sowie der Rhizome befaßt sich der Film dann mit der Entwicklung der fertilen Strukturen. Die Reifung der Strobili mit den Sporangienträgern und die Freisetzung der Sporen beenden die Sporophytenentwicklung. Die hygroskopische Bewegung der Hapterenbänder an den Sporen wird demonstriert. – Am Anfang der Gametophytenentwicklung steht die Sporenkeimung und das Wachstum der Prothallien. An ausgewachsenen männlichen Prothallien wird die Freisetzung der Spermatoziden aus den Antheridien und das Ausschlüpfen der Spermatoziden gezeigt. Die Korkenzieherform, der Geißelschopf an der Zellspitze und die Drehbewegung der Spermatoziden sind in Zeitdehnungsaufnahmen zu erkennen. Bei den weiblichen Prothallien steht die Struktur der Archegonien, die Öffnung der oberen Halszellen und die Anlockung der Spermatoziden im Vordergrund. – Mit der befruchteten Eizelle beginnt die nächste Sporophyten generation. Zeitrafferaufnahmen zeigen den heranwachsenden Embryo und die Sprengung des Archegoniums. Bereits in den frühen Entwicklungsphasen wird das Wachstumsprinzip des Schachtelhalms deutlich.

Summary of the Film:

The Development of Equisetum. The main features of the development of Equisetum are demonstrated using *E. hyemale* and *E. arvense* as examples. The film begins with the morphology and growth of the sterile shoots and rhizomes and continues with the development of the fertile structures and sporangia. The maturation of the strobili with the sporangiophores and the release of spores conclude the development of the sporophyte. The hygroscopic movement of the hapters, which are attached to the spores, is also demonstrated. – Spore germination and growth of the prothalli mark the early development of the gametophyte. Mature male prothalli demonstrate the release of spermatid cells from the antheridia and the escape of mature sperm. The corkscrewform, the flagella at the anterior end, and the turns around the longitudinal axis can be visualized with the

aid of slow motion photography. In the female prothalli, the structure of the archegonia, the opening of the distal neck cells and the attraction of spermatozoids are emphasized. — The fertilized egg starts the next sporophyte generation. Time lapse photography shows the growing embryo and the rupture of the archegonium. The growth strategy of *Equisetum* is already visible during its early development.

Résumé du Film:

Le **développement de la prèle** (*Equisetum*). Les étapes les plus importantes du développement de la prèle sont montrées sur l'exemple de l'*Equisetum hyemale* et de *E. arvense*. Partant de la culture et de la croissance des tiges stériles et des racines, le film traite ensuite du développement des structures fertiles. Le développement des sporophytes se termine par le mûrissement des strobiles avec les porteurs de sporanges et la libération des spores. On montre le mouvement hygroscopique des rubans élastiques sur les spores. — Le développement des gamétophytes débute par la germination des spores et la croissance des prothalles. La libération des spermatozoïdes à partir des anthérides et la sortie des spermatozoïdes sont montrées sur l'exemple de prothalles mâles adultes. La forme en tire-bouchon, la flagelle à la pointe de la cellule et les mouvements rotatifs des spermatozoïdes sont visibles au ralenti. Pour les prothalles femelles, c'est la structure des archéogones, l'ouverture des cellules à collet et l'attirement des spermatozoïdes qui sont à l'avant-plan. L'ovule fécondé est au début de la prochaine génération de sporophytes. Des séquences en accéléré montrent la croissance de l'embryon et l'éclatement de l'archéogone. Le principe de la croissance de la prèle ressort dès les premières phases du développement.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Schachtelhalme zählen zu den ältesten, heute vorkommenden Landpflanzen. Ihre Ursprünge reichen bis ins Devon zurück. Im Karbon kam es dann zu einer nahezu weltweiten Verbreitung mit einer enormen Artenvielfalt; krautige und baumförmige Schachtelhalme traten nebeneinander auf. Heute ist nur noch eine Gattung erhalten: *Equisetum* mit ungefähr 25, ausschließlich krautigen Arten.

Die Schachtelhalme gehören zu den Gefäßsporenpflanzen, d.h. sie besitzen sowohl Leitbündel als auch zur Fortpflanzung und Verbreitung Sporen.

Diese Merkmale treffen auch auf die Bärlappe und Farne zu. Deshalb faßt man alle drei Klassen zu einer gemeinsamen Abteilung zusammen, den Farngewächsen (Pteridophyta). Der Lebenszyklus dieser Gruppen umfaßt zwei weitgehend voneinander unabhängige Generationen: 1) den sporenproduzierenden S p o r o p h y t e n , der im vegetativen Bereich nach dem Prinzip einer Höheren Pflanze (mit Kormusstruktur, d.h. Sproß und Wurzel) aufgebaut ist, 2) den gametenproduzierenden G a m e t o p h y t e n , der in seinem Bau auf die Thallophyten verweist.

Das Hauptziel des Films ist die Erläuterung und Veranschaulichung des Generationswechsels der Farngewächse am Beispiel der Schachtelhalme. Hierzu werden zwei Extremformen hinsichtlich des vegetativen Habitus sowie der Strobilus-Anordnung herangezogen (Abb. I): 1) der nahezu unverzweigte Winterschachtelhalme (*Equisetum hyemale*), bei dem sich an der Spitze des grünen Halms der Strobilus mit den Sporangienträgern entwickelt, 2) der reichverzweigte Ackerschachtelhalme (*Equisetum arvense*), bei dem die Strobili an bleichen, unverzweigten Sprossen gebildet werden.



Abb. 1. Schachtelhalmsprosse. a) Sproß des Winterschachtelhalms (*E. hyemale*) mit Strobilus an der Spitze; b) Steriler Sproß des Ackerschachtelhalms (*E. arvense*); c) Fertiler Sproß des Ackerschachtelhalms mit Strobilus an der Spitze

Der Generationswechsel des Schachtelhalms

Am Beispiel des Winterschachtelhalms (*E. hyemale*) wird die Gesamtentwicklung erläutert. Abb. 2 zeigt den Vorgang im Schema. Der Schachtelhalmsproß gliedert sich in einen unterirdischen Teil, das waagrecht wachsende Rhizom, und einen oberirdischen Teil, den aufrechten, grünen Halm. Beide Teile lassen eine Gliederung in Knoten und Internodien erkennen. An den Rhizomknoten entspringen die schuppenförmigen Blattscheiden, die sproßbürtigen Wurzeln sowie Seitenknospen, aus denen die aufrechten Halme hervorgehen. Noch deutlicher ist die Gliederung im Halmbereich zu erkennen. Die Blattmanschette (Abb. 3a) aus vielen, an der Basis miteinander verwachsenen Blättchen entspringt an der Knotenbasis und umhüllt damit die Wachstumszone (interkalares Meristem) des nächsten Internodiums. An der Halmspitze befindet sich der sog. Strobilus, ein konusförmiger Sproßabschnitt, an dessen Achse die sechskantigen Sporangienträger (Abb. 3b) entspringen. An der Unterseite dieser tischchenförmigen Strukturen sind die Sporangien angeordnet. Unter Ablauf meiotischer Zellteilungen entstehen im sporogenen Gewebe die haploiden Sporen. Durch einen Längsspalt an der Sporangieninnenseite werden die chloroplastenreichen Sporen freigesetzt.

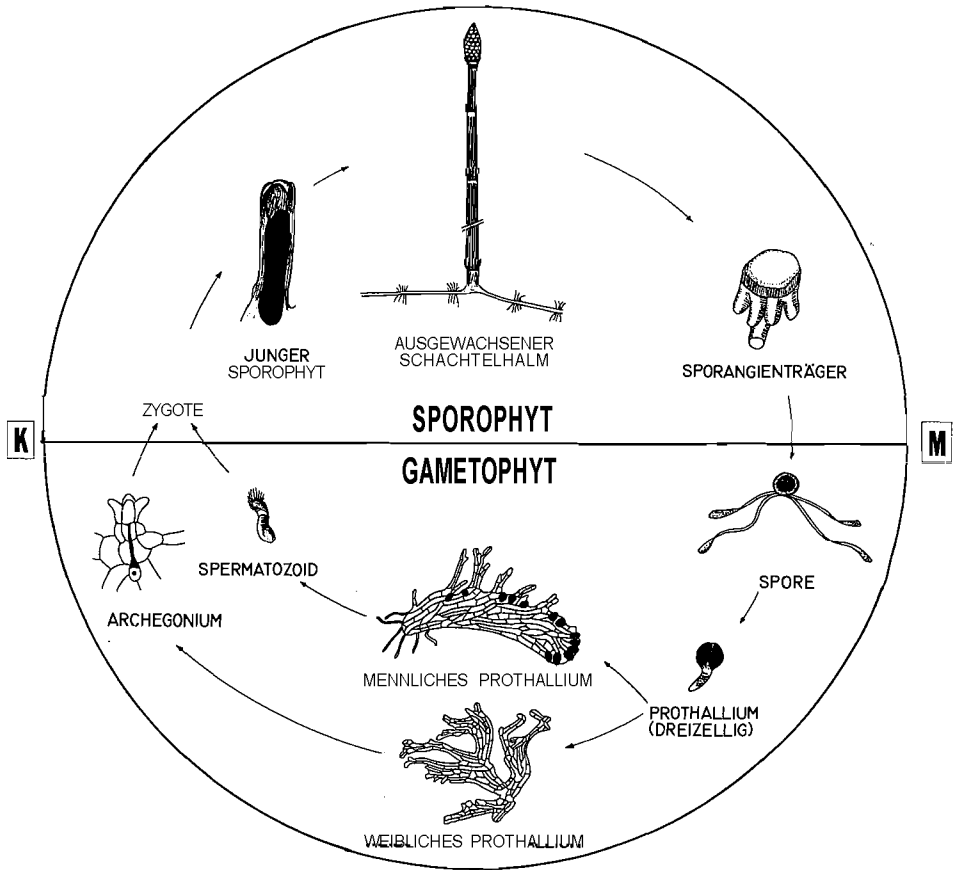


Abb. 2. Entwicklungszyklus des Schachtelhalmes am Beispiel von *Equisetum hyemale*. K: Karyogamie, M: Meiose

Jede Spore (Abb. 3c) besitzt zwei Hapterenbänder, die hygroskopische Bewegungen ermöglichen. Auf feuchtem Substrat erfolgen Quellung, die erste, inäquale Zellteilung und das Absprennen der Hülle (Abb. 3d). Aus der kleinen Zelle wächst das Rhizoid aus, die große, chloroplastenreiche Zelle entwickelt sich zum Prothallium (Vorkeim). Die Prothallien zeigen einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus. Wahrscheinlich erfolgt die Geschlechtsbestimmung phänotypisch. Die männlichen Prothallien (Abb. 3e) sind relativ kompakt. Nach der Bildung einiger senkrechter Auswüchse entstehen am Rand die dunkel gefärbten Antheridien. Bei der Reife werden die unbeweglichen Spermazellen entlassen, aus denen bald die korkenzieherförmigen Spermatozoiden ausschlüpfen (Abb. 3f). Sie bewegen sich durch ein Geißelband am Vorderende.

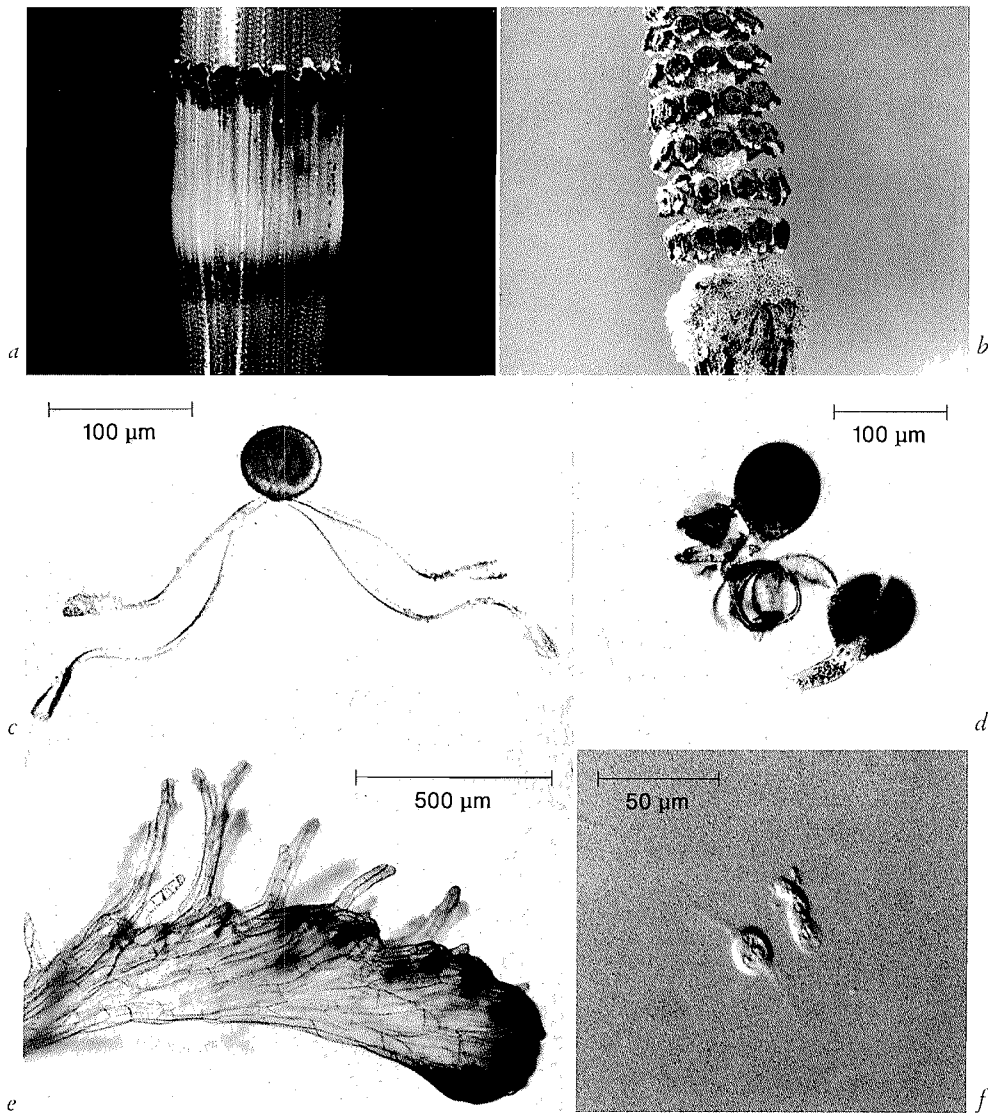
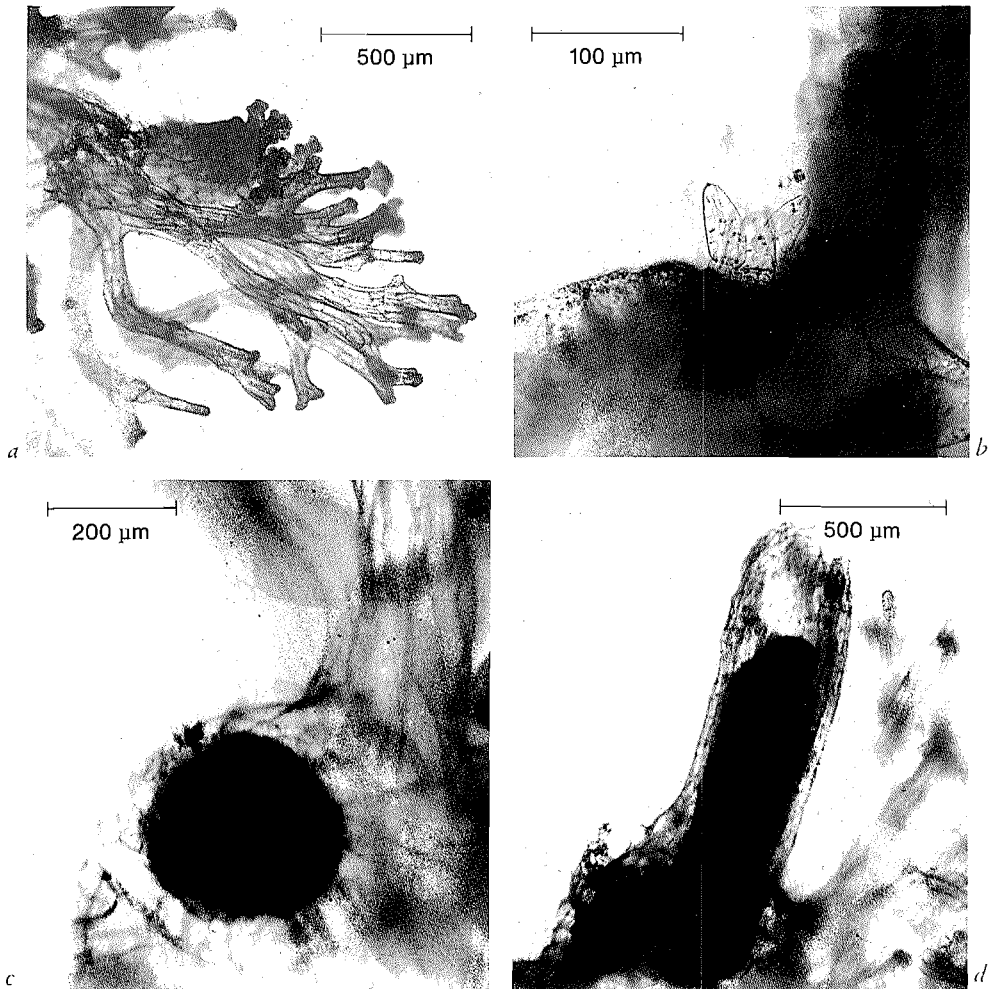


Abb. 3. Entwicklungsstadien des Winterschachtelhalms. a) Knoten und Blattmanschette; b) Sporangienträger mit Sporangien während der Freisetzung von Sporen; c) Sporen mit Hapterenbändern; d) Frühe Stadien der Prothallium-Entwicklung. Die Sporenhüllen mit den Hapterenbändern sind bereits abgesprengt. Oben: 2-Zellstadium (nach inäqualer Zellteilung). Unten: Prothallium im 3-Zellstadium; e) Männliches Prothallium mit Antheridien; f) Spermazelle (links) und Spermatozoid (rechts)

Die weiblichen Prothallien sind sehr viel stärker gelappt (Abb. 4a). Die sehr kleinen, flaschenförmigen Archegonien entstehen an der Basis der Auswüchse (Abb. 4b). Der Hals- teil besteht im Reifezustand aus drei Stockwerken von Zellen. Im Querschnitt umgeben vier Halszellen den sog. Halskanal, der nach unten in den Bauchkanal übergeht. An der Basis des Archegoniums liegt die Eizelle.



ALL. 4. Entwicklungsstadien des Winterschachtelhalms (Fortsetzung). a) Weibliches Prothallium; L) Archegonium (Halsteil); c) Archegonium mit Embryo; d) Junger Sporophyt

Die Befruchtung erfordert die Verschmelzung der Eizelle mit einer Spermatozoidzelle. Die Anlockung der Spermatozoiden erfolgt chemotaktisch durch Malat. Die Befruchtung stellt den diploiden Zustand wieder her. Aus der Zygote entwickelt sich zunächst im

Schutz des Archegoniums der Embryo (Abb. 4c), das Frühstadium der Sporophytengeneration. Der heranwachsende Embryo sprengt das Archegonium. Die ersten Blätter wachsen schneller als die Sprofiachse (Abb. 4d). Unter dem Schutz der Blattmanschette schiebt sich die nächste heraus. An der Spitze befinden sich die bogenförmig gewölbten Blattmanschetten, der Vegetationskegel liegt in der Tiefe. Erst bei der Reifung zum Strobilus wird er emporgehoben.

Ausführlichere, neuere Darstellungen des Entwicklungszykluses finden sich bei BIERHORST ([1]), BOLD et al. ([2]), sowie FOSTER und GIFFORD ([3]). PAGE ([6]) diskutiert die Morphologie (einschließlich des Suobilus) unter entwicklungsgeschichtlichen Aspekten; dort findet sich auch eine Zusammenfassung der klassischen Literatur.

Danksagung

Wir danken dem Deutschen Museum, München, für die freundliche Genehmigung, das Potoniésche Bild zu verwenden.

Zur Entstehung des Films

1. Pflanzenmaterial:

Standortaufnahmen von *E. hyemale* erfolgten im Moosachtal bei Rudlfing (nordöstlich von Freising) sowie im Ahnatal bei Kassel. *E. aruense* wurde im Ampertal bei Zolling (nördlich von Freising) gefilmt. Für die Anzucht von Adventivsprossen im Gewächshaus und im Labor wurden an den genannten Stellen Rhizomproben entnommen.

2. Sprofiwachstum und Entwicklung der Sporophyllstände:

a) *E. hyemale*

Großflächig abgestochene Pflanzenballen wurden in eine wasserdichte Schale mit normalem Esuichsand versetzt. Die Kulturen wurden in stehendem Wasser gehalten. Es erfolgte ein Licht-Dunkelwechsel von 18 h Weifilicht (ca. 2000 lx): 6 h Dunkel. Die Temperatur betrug ca. 24°C, die Nachttemperatur ca. 21°C. Die Luftfeuchtigkeit lag bei 70-80%.

b) *E. aruense*

Die Rhizome wurden in Töpfen im Freiland überwintert. Anschließend wurden die Ballen in Esuichsand eingebettet und einmal pro Woche mit 2 Efilöffel Wuchsal pro 10 l Wasser gedüngt. Die Wachstumsbedingungen sind mit denen von *E. hyemale* identisch.

3. Hygroskopische Bewegung der Hapteren:

Sporen von *E. hyemale* wurden im Winter gesammelt. Halme mit unreifen Sporophyllständen setzten bei Zimmertemperatur innerhalb von einigen Tagen Sporen frei. Die Bewegung der Hapteren ließ sich direkt unter dem Makroskop beobachten. Hierzu wurden die reifen Sporophyllstände direkt über der Glasplatte des Makroskops ausgeschüttelt. Haucht man die Sporen an, so legen sich die Hapteren schlagartig zusammen. Innerhalb weniger Sekunden breiten sie sich wieder aus, wenn die Luft durch die Wärme der Makroskopleuchten ausgetrocknet ist.

4. Sporenkeimung und Prothallium-Entwicklung:

Die Prothallium-Entwicklung von der Sporenkeimung bis zur Reife der Geschlechtsorgane benötigte mehrere Wochen. Die Anzucht erfolgte unter sterilen Bedingungen. Die Sporen selbst erforderten jedoch keine Oberflächensterilisation.

Die Frühstadien der Prothallium-Entwicklung wurden bei einer konstanten Temperatur von 22°C in der Nährlösung nach MOHR und OHLENROTH ([5]) gefilmt (Tab. 1).

Für die Anzucht geschlechtsreifer Prothallien wurden die Sporen unter sterilen Bedingungen bei 22°C und Dauerlicht (3000 lx) in 200-ml-Erlenmeyerkolben mit 50 ml Erdschreiber-Lösung (v. WITSCH [7]) kultiviert. Für die Medien-Herstellung wurde 1 kg Walderde vom Schachtelhalmstandort mit 1 l Leitungswasser vermischt und im Dampftopf 4 Stunden gekocht. Nach dem Abkühlen und Absetzen wurde der Überstand auf mehrere 250-ml-Erlenmeyerkolben verteilt und 24 Stunden bei 4°C gehalten. Danach wurde wieder der Überstand abgenommen und aufgekocht; hierbei fielen nochmals Substanzen aus. Der Überstand wurde schließlich autoklaviert (20 min, 121°C) und bei 4°C als Stammlösung aufbewahrt. Für das endgültige Medium wurden 100 ml Stammlösung mit 900 ml destilliertem Wasser vereinigt und mit 0,1 g KNO₃, 0,05 g KH₂PO₄ und 6 mg Fe-Citrat versetzt. — Nach fünf Wochen konnten die ersten Prothallien mit Antheridien bzw. Archegonien entnommen werden. Die Öffnung der obersten Halszellen der Archegonien wurde mit Ethephon (1%), das Ethylen freisetzt, erreicht.

Die Entlassung der Spermatozoiden erfolgte gewöhnlich bei Übertragung aus dem Nährmedium in destilliertes Wasser.

Tab. 1: Nährlösung nach MOHR und OHLENROTH ([5])

0,5 g (NH ₄) ₂ HPO ₄	
0,5 g KH ₂ PO ₄	
0,3 g MgSO ₄	ad 1l;
0,05 g CaCl ₂	pH 6,1
Spuren FeSO ₄	

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Vor 300 Millionen Jahren – im Karbon – bildeten die Schachtelhalme zusammen mit den Farnen und Bärlappen riesige Sumpfwälder. Die Schachtelhalmekamen in großer Arten- und Formenvielfalt vor, darunter viele meterhohe Bäume.

Später haben Samenpflanzen die meisten Arten verdrängt; diese Arten sind heute ausgestorben.

Die urtümliche Gestalt der Schachtelhalme ist in der einzigen, rezenten Gattung *Equisetum* erhalten geblieben.

Die heutigen Schachtelhalme sind ausnahmslos krautig. – Hier der Ackerschachtelhalm.

In feuchten Wäldern bildet der Winterschachtelhalm unter günstigen Bedingungen dichte Bestände. Die dünnen Stengel sind fast 1 m lang und winterhart; sie können bis zu 3 Jahre überdauern.

Die unverzweigten Halme gliedern sich in eine Vielzahl langgestreckter Internodien mit dazwischenliegenden Knoten, gekennzeichnet durch die hellen Manschetten.

Die Manschette setzt sich aus vielen miteinander verwachsenen Blättchen zusammen. Sie entspringen mit ihrer grünen Basis am Knoten, einer leicht eingeschnürten Stelle des Halmes.

Damit schützen die Blätter den unteren Teil des nächst jüngeren Internodiums, die Wachstumszone.

Zu Beginn einer jeden Vegetationsperiode erscheinen neue Triebe. Sie sind unterirdisch bereits angelegt und gelangen lediglich durch Streckungswachstum an die Oberfläche. Durch Aktivität der Wachstumszonen schieben sich die bereits angelegten Sprossabschnitte teleskopartig auseinander. Guttationstropfen treten aus. Zunächst sind nur die Blattmanschetten zu sehen.

4 B/h

An der Spitze erscheinen immer neue Blattmanschetten. — Die Blattrippen laufen schienenartig in den Rillen der Manschetten. — Die Rippen aufeinanderfolgender Manschetten sind versetzt. Knoten und danach Internodien treten aus den Blattmanschetten aus. Der Halm wächst knapp 1 cm pro Tag.

4 B/h

Beim Winterschachtelhalm sind an der Basis der Blattscheide vereinzelt Seitenknospen vorhanden. Sie werden als Organreserven am Knoten zwischen den Blättern angelegt und durchbrechen die Blattscheide nur, wenn die Halmspitze verdorrt oder verletzt ist. Die Seitenzweige entschachteln sich teleskopartig wie die Haupttriebe.

2 B/h

Durch Verletzung kann also beim Winterschachtelhalm Verzweigung induziert werden. Beim Ackerschachtelhalm ist Verzweigung die Regel; es bilden sich sogar Seitensprosse zweiter Ordnung.

Die Schachtelhalme überdauern durch unterirdische Sprossachsen, die Rhizome. Sie sind, hier beim Ackerschachtelhalm, mehrere Meter lang und dringen bis in Tiefen von 3 bis 4 Metern vor. Deshalb läßt sich der als Unkraut gefürchtete Ackerschachtelhalm nur schwer bekämpfen.

Auch das Rhizom gliedert sich in Knoten und dazwischenliegende Internodien.

An den Knoten entspringen sproßbürtige Wurzeln und, wie an den oberirdischen Trieben, die Blattscheiden. Die Internodien sind glatt und sehr elastisch.

Auch Rhizome verzweigen sich. Die unteren Seitensprosse sind knollenartig verdickt. Später lösen sich die Knollen ab und dienen der vegetativen Vermehrung.

Nahe der Oberfläche bilden Rhizome Erneuerungsknospen, die im Frühjahr austreiben.

Die weit entwickelten Triebe wachsen später zu den grünen sterilen Wedeln aus.

Neben den sterilen Trieben bildet das Rhizom des Ackerschachtelhalmes bleiche Sprosse, die ausschließlich der Produktion von Sporen dienen.

Im Frühjahr erscheinen die fertilen, unverzweigten Sprosse zuerst.

Sie entwickeln sich wie die vegetativen Triebe durch interkalares Wachstum. An der Spitze werden die Sporen gebildet und entlassen. Danach stirbt der Trieb ab.

2 B/h

Beim Winterschachtelhalm sind fertile und sterile Triebe nicht getrennt. Die Sporangienträger entwickeln sich an der Spitze der grünen Triebe.

Durch Streckungswachstum der Internodien weichen die sechskantigen Sporangienträger auseinander. Auf ihrer Unterseite sitzen die gelben Sporangien. Aus ihnen rieseln graue Sporen. Der Gesamtvorgang dauert etwa 2 Wochen. In zusammenhängenden Flocken werden die Sporen vom Wind verweht. Mit der Produktion der Sporen stirbt der Sporophyt. Damit ist die diploide Phase abgeschlossen.

6 B/h und 3 B/h

Die Sporen hängen in Massen zusammen. Sie sorgen für die Verbreitung des Schachtelhalmes.

Jede Spore besitzt zwei Hapterenbänder, die aus äußeren Zellschichten hervorgegangen sind. Mit der Spore beginnt eine neue Generation, die Gametophytengeneration. Sie ist haploid.

Beim Befeuchten – hier durch Anhauchen – winden sich die Hapteren schraubenförmig um die Spore. Wenn sie austrocknen, entrollen sie sich wieder. Der sekundenschnelle Vorgang ist beliebig oft wiederholbar: Einrollen, Ausstrecken.

Auf feuchtem Substrat quellen die Sporen. Nach 20 Stunden teilen sie sich inäqual und sprengen die äußere Hülle samt den Hapteren. Die große Zelle beginnt sich äqual zu teilen.

8 B/h

Diese Spore hat sich bereits inäqual geteilt. Ihre Hülle ist gesprengt. Die Teilungsebene wird durch eine Haptere verdeckt. Aus der kleinen Zelle wächst das Rhizoid aus. Die große chloroplastenreiche Zelle wird zum Prothallium heranwachsen. Plastiden wandern in das Rhizoid ein. Die Prothalliumzelle teilt sich äqual.

1 B/min

Während sich die Rhizoide verlängern, laufen im jungen Prothallium weitere Zellteilungen ab. – Das Prothallium, auch Vorkeim genannt, ist der Gametophyt des Schachtelhalmes. Er hat die Organisationsform eines Thallus. Die Zellteilungen verschieben sich an die Spitzen der Thalluslappen.

8 B/h

Die von den Thallusspitzen gebildeten Zellen verlängern sich durch Streckungswachstum. – Der Gametophyt wächst normalerweise auf feuchter Erde als Thallus, der – winzig klein – zwischen den meterhohen Sporophyten meist übersehen wird. Nach 14 Tagen ist er auf 1 mm herangewachsen.

Der ausgewachsene Gametophyt erreicht eine Größe von etwa 1 cm, hier ein männliches Prothallium. Die dunklen Stellen sind männliche Geschlechtsorgane, die Antheridien.

Sie enthalten – dicht gepackt – die männlichen Geschlechtszellen.

Reife Antheridien entlassen – zeitgleich dargestellt – unbewegliche, sog. Spermazellen. Zwei Deckelzellen haben die Öffnung freigegeben.

24 B/s

Wenige Minuten später schlüpfen Spermatozoiden aus den Zellen, zurück bleiben ihre Hüllen mit den charakteristischen Fortsätzen.

8 B/s

Die Spermatozoiden bewegen sich mit einem Geißelband am Vorderende.

100 B/s

In Zeitdehnung sind die Korkenzieherform und der Geißelschopf an der Zellspitze zu erkennen. Das Spermatozoid dreht sich beim Schwimmen um seine Längsachse, es wechselt häufig die Drehrichtung.

100 B/s

Weibliche Prothallien sind beim Winterschachtelhalm stark gelappt. Die Oberflächenvergrößerung begünstigt die Photosynthese – Voraussetzung für die Ernährung des späteren Embryos. Ein weibliches Prothallium bildet nur wenige Archegonien, die weiblichen Geschlechtsorgane. Sie sitzen häufig am Grunde von zwei Thalluslappen, sind viel kleiner als Antheridien und deshalb in dieser Übersicht nicht zu erkennen.

8 B/s

Die Spermatozoiden werden vom Archegonium chemotaktisch durch Malat angelockt. Das Archegonium ist in der Falte zwischen zwei Thalluslappen verborgen. Hier nun ein Archegonium. Sein Hals besteht aus zwei bis drei Zellreihen. Der Bauch ist in das Prothallium eingesenkt. Eine axiale Zellreihe ist bereits zu einem Kanal degeneriert, der den Zutritt zur Eizelle in der Tiefe freigibt.

15 B/h

Bei der Reife weichen die obersten Halszellen innerhalb weniger Stunden auseinander.

8 B/h

Nun ist die Eizelle befruchtungsfähig.

Die Eizelle dieses Archegoniums wurde schon von einem Spermatozoid befruchtet. Die Befruchtung beendet die Entwicklung des Prothalliums und markiert den Übergang von der haploiden zur diploiden Phase.

Aus der befruchteten Eizelle hat sich ein Embryo entwickelt. Die Halszellen sind noch da. Der heranwachsende Embryo sprengt das Archegonium. Die ersten Blätter des jungen Schachtelhalms wachsen schneller als die Sproßachse.

8 B/h

Im Schutz der Blattmanschette schiebt sich die nächste heraus. Das Wachstumsprinzip der Schachtelhalme wird also schon im frühesten Stadium deutlich.

8 B/h

Hier beide Generationen nebeneinander: unten das Prothallium, der haploide Gametophyt, aus dem der junge Schachtelhalm, der diploide Sporophyt, herauswächst.

Damit schließt sich der komplizierte Entwicklungszyklus. Die Schachtelhalme sind durch ihre kormusartige Sporophytengeneration weitgehend ans Land angepaßt.

4 B/h

Für die Entwicklung des Thallus und die Befruchtung benötigen sie jedoch reichlich Wasser. Ein Merkmal, das sie von alters her mit den Thallophyten gemeinsam haben.

English Version of the Spoken Commentary

Three hundred million years ago – during the Carboniferous – the horsetails, together with the ferns and club mosses, formed huge swamp forests. At that time, a great variety of horsetails existed. Among them were many species several meters high.

Later, seed plants displaced most of the species which are now extinct.

The archaic form of the horsetails has been retained in the only modern genus *Equisetum*.

Today's horsetails are, without exceptions, herbaceous. – Here is the common horsetail. The common scouring-rush forms dense stands in damp wooded areas under favourable conditions. Its thin shafts are almost one meter high. They are able to hibernate and can live up to three years.

The unbranched stems are jointed; that is they are subdivided into definite internodes and nodes. The latter are characterized by their bright sheaths.

A sheath is composed of many small leaves. They are connate at their green base which is attached to the node – in this case a slightly constricted part of the stem.

This construction protects the lower part of the next internode – the growth zone.

At the beginning of each vegetation period, new stems appear. They have been produced during the previous year and rise above the ground simply by elongation growth. Pre-formed short segments are pushed apart in a manner similar to the lengthening of a TV antenna by the activity of meristematic zones. Guttation drops are excreted. First, only the leaf sheaths can be seen.

At the top, leaf sheaths continue to appear. The leaf ribs slide within the grooves of the sheaths. The ribs alternate from whorl to whorl. Nodes and then internodes rise from the sheaths. The shoot grows almost one centimeter per day.

In the common scouring-rush, lateral buds are sometimes found at the base of the leaf sheath. They are produced as organ reserves. They emerge from the region of the node between the leaves when the shoot tip dries up or is damaged.

The side branches expand in the same antenna-like manner as the main shoots.

Injuries can also induce branching in the common scouring-rush.

In the common horsetail, branching is the rule. Even side branches of the second order are formed.

The horsetails have subterranean rhizomes, used in hibernation. They are many meters long in the common horsetail and penetrate to depths of three or four meters. Therefore, it is difficult to eradicate the common horsetail, known in many areas as a serious weed. The rhizome as a part of the shoot axis is also articulated into nodes and internodes.

Roots arise at the nodes of the rhizome. Scale-like leaves are also attached to the nodes – similar to the aerial stem. The internodes are smooth and very elastic.

The rhizomes branch at their nodes too. The lower side branches are tuberous storage organs.

Later, they are detached and initiate new plants by vegetative propagation.

The rhizomes produce buds close to the surface, which sprout in spring.

The more developed shoots later produce green sterile shoots.

In addition to the sterile aerial stems, the rhizome of the common horsetail gives rise to pale shoots which produce the spores.

During the spring time, the fertile, unbranched shoots with terminal strobili appear first. They develop like their vegetative Counterparts by intercalary growth. At the tip, the spores are produced and shed.

Then the strobilate shoot withers and dies.

The common scouring-rush, there are no separate fertile and sterile shoots. The strobili develop at the tip of the green axes.

The hexagonal sporangiophores separate when the cone axis elongates. The yellow sporangia are attached to the underside. After being opened by a longitudinal cleft, the gray spores are released. The entire process lasts about two weeks. The spores are scattered by the wind in cohesive flakes. After spore production, the strobilus deteriorates. The diploid phase is now completed.

The spores form large clumps. They are now ready for dissemination.

Each spore has two hapters which arise from the outermost spore wall layer. The spore gives rise to a new generation, the gametophyte. It is haploid.

During moistening – here by breathing on the spores – the hapters coil around the spores. During drying, they uncoil. This fast process can be repeated as often as desired: Coiling, uncoiling.

On a moist substrate, the spores swell. After twenty hours, they undergo an unequal ceii division and rupture the outer cover with the hapters. The larger ceii undergoes an equal cell devision.

This spore has already undergone an unequal cell division. The plane of ceii division is hidden by an hapter. The smaier ceii forms a rhizoid. The large ceii, with many chloroplasts, gives rise to the prothaiium. Plastids enter the rhizoid. The prothallium ceii divides into two equal cells.

During elongation of the rhizoids, further ceii divisions occur in the young prothailium. The prothailium is the gametophyte of *Equisetum*. It exhibits the organization of a thaiius. Ceii divisions are restricted to the tips of the thallic lobes.

The cells produced at the prothallic tips elongate. Normally, the gametophyte grows on moist soil as a tiny thaiius which can be easily overlooked among the prominent sporophytes. After fourteen days, it has grown to a height of oniy one millimeter.

The mature gametophyte reaches a height of about one centimeter. This is a male prothallium. The dark spots correspond to the male sexual organs, the antheridia.

They contain the densely packed male sexual ceis.

Ripe antheridia – shown at normal speed – release non-mobile spermatid cells. The two cover ceis pull apart and create an opening.

A few minutes later, mature sperm escape, leaving behind the covers with their characteristic processes.

The sperm move with the aid of numerous flageiia, attached to a linear flagellar band. In slow motion cinematography, the corkscrew form and the flagella at the anterior end can be recognized. The sperm turns around its longitudinal axis during its movement through the medium, frequently changing the direction of rotation.

Female prothallia of the common scouring-rush are highly lobed. The eniargement of the surface favors photosynthesis which is needed for the nutrition of the future embryo. A

female prothallium produces only a few archegonia, the female sexual organs. They are frequently found at the base of two lobes. They are smaller than the antheridia. Consequently, they cannot be recognized in the overview.

The sperm are chemotactically attracted by malate from the archegonium. The archegonium is hidden in the fold between two thallic lobes.

Now we see an immature archegonium. The neck consists of three rows of cilia. The venter is embedded in the prothallium.

An axial row of cilia has already degenerated into a canal leading to the egg at the base of the venter.

At maturity, the distal neck cilia diverge within a few hours.

Now the egg cell is ready for fertilization.

The egg cell of this archegonium has already been fertilized by a sperm cell. Fertilization completes the development of the prothallium and marks the transition from the haploid to the diploid phase.

An embryo has developed from the fertilized egg. The neck cilia are still present. The growing embryo ruptures the archegonium. The first leaves of the young scouring-rush grow faster than the shoot axis.

Protected by the outer leaf sheath, the next one slides out. The growth strategy of *Equisetum* becomes visible already in its earliest developmental stage.

Now both generations are seen side by side: Beneath the prothallium is the haploid gametophyte, from which the young scouring-rush, the diploid sporophyte, develops.

Thus, the complicated developmental cycle is completed. The scouring-rushes and horse-tails have adapted to living on land by their cornus-like sporophyte generation.

For their thallic development and for fertilization, however, abundant water is required: a characteristic they have shared with thallophytes since ancient times.

Literatur

- [1] BIERHORST, D.W.: Morphology of vascular plants. New York 1971.
- [2] BOLD, H.C., C.J. ALEXOPOULOS, and T. DELEVORYAS: Morphology of plants. 4th ed., New York 1980.
- [3] FOSTER, A.S., and E.M. GIFFORD Jr.: Comparative morphology of vascular plants. 2nd ed., San Francisco 1974.
- [4] HEUNERT, H.-H.: Präparationsmethoden für Vitalbeobachtungen an Mikroorganismen. ZEISS Inform. 20 (1972/73), 40–49.
- [5] MOHR, H., und K. OHLENROTH: Photosynthese und Photomorphogenese von Farnvorkeimen von *Dryopteris filix-mas*. Planta 57 (1962), 656–664.
- [6] PAGE, C.N.: An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of *Equisetum*. Bot. J. Linn. Soc. 65 (1972), 359–397.
- [7] WITSCH, H. v.: Die Algenkultur, p. 9C–99. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie (W. RUHLAND, ed.), Bd. IV. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958.

Abbildungsnachweis Abb. 1-4: Einzelbilder aus dem Film.