

**Zeitschrift:** Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde  
**Herausgeber:** Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde  
**Band:** - (1990)  
**Heft:** 22

**Artikel:** Komplementäre Oberflächenstrukturen der äußeren Sporenwand bei Selaginella  
**Autor:** Dahlen, Martha A.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1002145>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 08.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# ***Komplementäre Oberflächenstrukturen der äußeren Sporenwand bei Selaginella***

Martha A. Dahlen

Department of Botany, University of HongKong, HongKong

*Die folgende Originalarbeit wurde der Redaktion durch die Vermittlung von Herrn H. J. Weber, Liestal, zugesandt. Wir freuen uns sehr, sie in den Farnblättern veröffentlichen zu können, nicht nur als interessanten Originalbeitrag, sondern auch, weil sie von Farnverwandten handelt, die bei uns eher selten im Rampenlicht stehen. Die Redaktion hat den englischen Text ins Deutsche übersetzt und schickt, mit Einwilligung der Verfasserin, eine Einführung über den Lebenszyklus heterosporer Pteridophyten voraus, die ihn für unsere Leser verständlicher machen dürfte.*

## ***Einführung***

(von Karl U. Kramer, Zürich)

Die Mehrzahl der Farne und Farnverwandten ist homospor, d.h., es wird eine einzige Art von, fast immer sehr kleinen, Sporen produziert, die den  $\pm$  langwierigen Prozess der Keimung und der Bildung eines mehrere mm oder cm großen Prothalliums durchmachen müssen, bevor die eigentlichen Geschlechtsorgane: Archegonien und Antheridien, ausgebildet werden können. Die befruchtete Eizelle des (eines) Archegoniums entwickelt sich dann zur neuen Schachtelhalm-/Bärlapp-/Farnpflanze. Die Befruchtung kann allermeistens durch ein Spermatozoid erfolgen, das vom gleichen Prothallium stammt.

Die relativ wenigen heterosporen Farne und Farnverwandten: Marsileaceae (Kleefarne), Salviniaceae, Azollaceae (Schwimmfarne); Selaginellaceae ("Moosfarne"), Isoëtaceae (Brachsenkräuter) weisen einen etwas abgewandelten Lebenszyklus auf. Dabei sind das Keimungs- und das Prothalliumstadium deutlich verkürzt. Dies wird oft mit dem Leben in Sümpfen oder im Wasser in Verbindung gebracht, wo das Prothallium sich nur schwer halten kann. Die weitaus größte Gattung: *Selaginella*, ist aber ein Landbewohner.

Bei diesen Pteridophyten erzeugt ein und dieselbe Pflanze Sporen von zweierlei Größe, Mega- und Mikrosporen, und zwar in verschiedenen Sporangien, meist je vier (oder weniger) in einem Mega- und zahlreiche in einem Mikrosporangium. Die Megasporen sind relativ riesig, bei *Selaginella* etwa 200 - 600 µm im Durchmesser; aber auch die Mikrosporen sind oft größer als die Sporen homosporer Farne, bis etwa 60 µm gegenüber sonst meist 20 - 40 µm. Bei der Keimung platzt eine solche Spore entlang der Naht (Laesura) auf, aber es tritt kein Keimungsfaden bzw. keine Keimungsplatte auf. Statt dessen macht die Sporenzelle eine kleine Anzahl von Teilungen durch, ohne grün zu werden; sie zehrt von den relativ reichlich vorhandenen Reservestoffen. Aus der Spore quillt schwach ein Gewebekissen hervor; hier trägt das sehr stark reduzierte Prothallium ein Archegonium oder (bei Mikrosporen) einige wenige Antheridien. Die Befruchtung erfolgt auf normalem Wege, aber es ist dafür erforderlich, daß eine Megaspore und eine Mikrospore der gleichen Art zugleich und in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander keimen. Bei sumpf- oder wasserbewohnenden heterosporen Pteridophyten dürften die Spermien eine gewisse Entfernung im Wasser zurücklegen können; bei den landbewohnenden Selaginellen dürfte das aber kaum je gegeben sein. Hier wird wahrscheinlich die Chance für das Zusammentreffen eines Spermiums mit einem befruchtungsfähigen Archegonium der gleichen Art durch das Aneinanderhaften von Mega- und Mikrosporen sehr stark erhöht. Für das Auftreten dieses Phänomens, das von KRAMER (1977) aufgrund von Beobachtungen von SCHNELLER (1975) am Wurmfarne theoretisch postuliert und als "Synaptosporie" bezeichnet worden ist, hat die Autorin des nachstehenden Artikels bei *Selaginella* starke Hinweise aufgrund des Baues der äußeren Sporenwand gefunden.

### Abstract

DAHLEN, M. A. (1990). Complementary exine sculpturing in *Selaginella* spores. Farnblätter 22: 20-27. In German, English and German abstract.

Examination of spores of 11 species of HongKong selaginellas reveals that the exines of mega- and microspores often have complementary designs which apparently facilitate adhesion. Typically, microspores bear protrusions while megaspores have an echinate, sponge-like matrix in the exine: surface contact causes entanglement. Comparative consideration of exine structure and function in the context of species ecology in all heterosporous genera could enhance understanding of heterosporous as an evolutionary strategy.

KEY WORDS: Exine - heterosporous - SEM - *Selaginella* - spores

## Zusammenfassung

Die Untersuchung der Sporen von 11 Arten der Gattung *Selaginella* aus HongKong zeigt, daß die Exine der Mega- und Mikrosporen häufig ein komplementäres Muster aufweist, das offensichtlich die gegenseitige Anheftung erleichtert. Im typischen Fall zeigen die Mikrosporen Auswüchse der Oberfläche, während die Megasporen eine schwammähnliche echinate Matrix in der Exine zeigen. Durch Oberflächenkontakt kommt es zum Aneinanderhaften. Eine vergleichende Betrachtung von Struktur und Funktion der Exine im Zusammenhang mit der Ökologie der Arten in allen heterosporen Gattungen könnte unser Verständnis von Heterosporie als eine Evolutionsstrategie erweitern.

SCHLÜSSELWÖRTER: Exine - Heterosporie - REM - *Selaginella* - Sporen

Die verschiedenen Oberflächenmuster von Sporen und ihre Bedeutung für die Systematik sind gut dokumentiert (z.B. ERDTMAN, 1957; FERGUSON & MULLER, 1976), aber mit der Frage, warum es an Sporen Oberflächenmuster gibt, haben sich nur wenige beschäftigt. Traditionellerweise werden der Oberflächenstruktur der Exine zwei Funktionen zugeschrieben: Schutz und Verbreitung (CHALONER bzw. WALKER in FERGUSON & MULLER, 1976). Bei der heterosporen Gattung *Selaginella* könnte die Oberflächenstruktur der Exine eine dritte Funktion haben: die Kohäsion von Mikro- und Megasporen zu verbessern.

Während einer systematischen Bearbeitung der Farnverwandten von HongKong (DAHLEN, 1982) kam mir der Gedanke, daß die Muster der Exine von *Selaginella*-Sporen komplementär sein könnten. Es wurden 11 Arten von *Selaginella* untersucht. Für meine Untersuchungen sammelte ich willkürlich Sporen von rezenten Aufsammlungen; die Exsikkate befinden sich im Herbarium der Universität HongKong (HKU). Für rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden die Sporen mit doppelseitig klebendem Band auf Aluminiumtischchen befestigt, mit Gold/Palladium bedampft und mit einem Rasterelektronenmikroskop des Typs Cambridge 150 untersucht. Die Abbildungen 1 - 4 stammen aus DAHLEN (1982), und die hier summarisch besprochenen Beobachtungen werden dort ausführlicher behandelt. Die Abbildungen 5 und 6 stammen von einer *Selaginella*-Art aus Taiwan, die die gleichen Muster wie die Arten aus HongKong zeigt.

Beim Vergleich der Oberflächenmuster der Exine von Mega- und Mikrosporen zeigen sich bestimmte Tendenzen. Bei 8 von 11 Arten sind erhebliche Unterschiede zwischen den Oberflächenmustern der Mega- und Mikrosporen zu erkennen, und diese Unterschiede folgen bestimmten Regeln. Die Megasporen haben nämlich eine eher rugose

oder reticulate Oberfläche, während die Mikrosporen Auswüchse tragen (Stacheln, Pilae oder Baculae). Bei den 3 übrigen Arten zeigen sowohl die Mega- als auch die Mikrosporen eine gemmate oder colliculate Oberfläche. Unabhängig von der gröberen Oberflächenstruktur zeigen die feineren Details (sozusagen die "Textur") aller Megasporen pfeifenholzartige Züge: rauh (Abb. 2), villos (Abb. 4) oder echinat (Abb. 6). Wie die Abbildungen zeigen, hält die maschenartige Matrix der Megasporen-Exine leicht Mikrosporen mit ihren aufgerauhten Oberflächenauswüchsen fest. Ferner erhöht der im Vergleich zu den Megasporen kleine Durchmesser der Mikrosporen die Intensität des Oberflächenkontaktes, so daß der Hafteffekt verstärkt wird. Es ist vielleicht bedeutsam, daß sich die Matrixtextur bei frischen Megasporen als am stärksten entwickelt erwies. Älteren Megasporen, wie man sie Herbar-exemplaren entnimmt, fehlen diese Details häufig, und sie sehen bei genauer Betrachtung unter dem Rasterelektronenmikroskop nur verkrustet und grubig aus. Die Struktur der Exine von Mikrosporen scheint weniger von ihrem Alter beeinflußt zu werden.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich eine Reihe von weiteren Fragen. Kommen komplementäre Oberflächenstrukturen auch bei anderen *Selaginella*-Arten vor? Auch bei Arten anderer heterosporer Gattungen? Wenn das der Fall ist, welche Muster sind für die verschiedenen Gattungen charakteristisch? Beim Durchsehen der Literatur konnte ich keine Versuche finden, die Oberflächenstruktur von Megasporen und Mikrosporen miteinander in Zusammenhang zu bringen, weder innerhalb einer Gattung, noch beim Vergleich verschiedener Gattungen. Darüberhinaus fand ich nur 3 Autoren, die Oberflächenstruktur von Oberflächenstruktur unterscheiden, und das obwohl ersteres Merkmal für systematische und morphologische Arbeiten vielversprechend erscheint. TRYON & LUGARDON (1978) haben darauf hingewiesen, daß der Bau der Oberfläche von *Selaginella*-Sporen eine Anpassung an das Aneinanderhaften zu sein scheint, und daß diese Komplementarität wahrscheinlich bei der Verbreitung dieser Pflanzen eine Rolle spielt. Auch bildeten TRYON & TRYON (1982) die echinate Textur von Megasporen verschiedener *Selaginella*-Arten ab und vertraten die Meinung, daß die Oberfläche der Mega- und Mikrosporen bei dieser Gattung an gemeinsame Verbreitung angepaßt zu sein scheint.

Trotz des knappen Kommentars bietet die übersichtliche und gut illustrierte Zusammenfassung über die Charakteristika von Sporen heterosporer Gattungen bei TRYON & TRYON (1982) eine gute Ausgangsbasis für einen vorläufigen Vergleich.

Es gibt 7 rezente Gattungen von heterosporen Pteridophyten; 5 davon sind Wasser-, 2 Landbewohner. Die wasserbewohnenden Gattungen, die man zusammen auch Wasserfarne nennt, sind *Marsilea*, *Reg-*

*nellidium*, *Pilularia*, *Salvinia* und *Azolla*. Bei den ersten drei ist die Oberflächenskulptur der Exine von Mega- und Mikrosporen im allgemeinen ähnlich; sie wird von TRYON & TRYON (1982) als papillat bis rugulos oder faltig beschrieben. Die Sporen von *Salvinia* und *Azolla* sind komplexer in ihrem Bau. Die Megasporen haben grob tuberculate, perforate Oberflächen mit einer zusätzlichen Struktur, der Columella, die mit langen Strängen bedeckt ist. Die Mikrosporen zeigen eine glatte Exine, aber sie befinden sich innerhalb von sog. Massulae, die auf ihrer Oberfläche Glochidien mit Widerhaken tragen. Somit scheint es, als hätten bei den wasserbewohnenden heterosporen Gattungen nur *Azolla* und *Salvinia* Sporen mit einer Struktur der Exine, die ein Ineinanderfangen fördert.

Die beiden terrestrischen Gattungen heterosporer Pteridophyten sind *Isoetes* und *Selaginella*. TRYON & TRYON (1982) beschreiben die Oberflächenskulpturen von *Isoetes* als sehr verschiedenartig: Sowohl Megasporen als auch Mikrosporen können glatt sein oder Fortsätze tragen (dann sind sie echinat, tuberculat, cristat u.s.w.). Ebenso überschneiden sich die Muster der Sporenoberflächenstruktur der Megasporen und der Mikrosporen bei *Selaginella*, aber bei den Megasporen zeigt sich eine Tendenz zum Besitz von Riefen, während bei Mikrosporen der Besitz von Anhängseln überwiegt. Um das tatsächliche Vorhandensein einer solchen Tendenz zu bestätigen und zu dokumentieren, müsste man bei zahlreichen verschiedenen Arten die Skulptur der Mega- und Mikrosporen untersuchen und übersichtlich ordnen.

Eine zweite Frage ist, ob eine komplementäre Struktur der Exine für heterospore Pteridophyten einen Anpassungsvorteil darstellt. Haben Arten mit Sporen, deren Exine besser an das Zusammenhaften angepaßt ist, mehr Erfolg bei der Konkurrenz? Bei der Überlegung dieser Frage ist Kenntnis über die Sporenverbreitung erforderlich. Der Wind

---

**Abb. 1 und 2:** *Selaginella denticulata* (DESV.) ALSTON (Dahlen 93, HKU).

1. Megasporen mit vereinzelt kleineren Mikrosporen.
2. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 1: Einzelne stachelige Mikrospore auf der maschenartigen Oberfläche einer Megaspore.

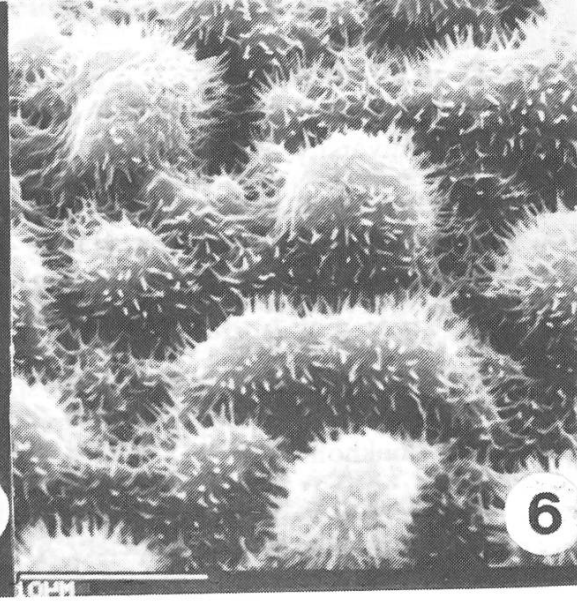
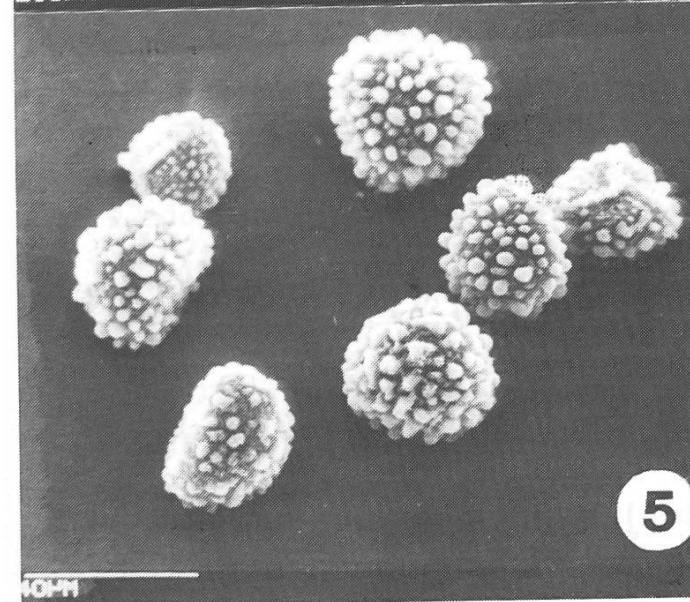
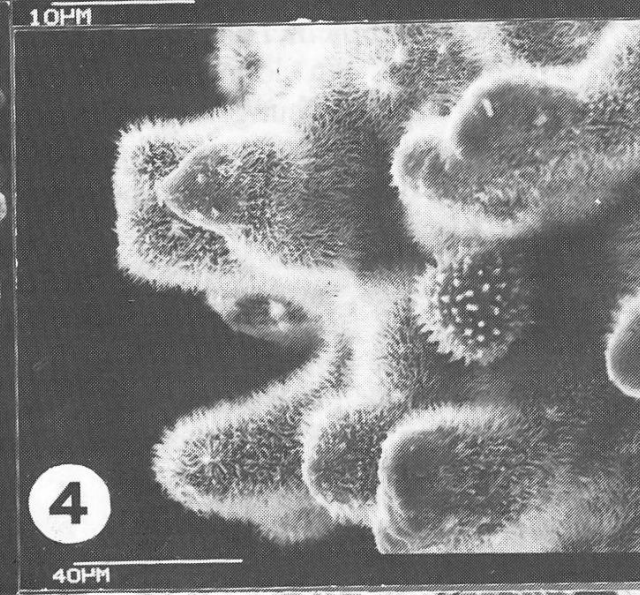
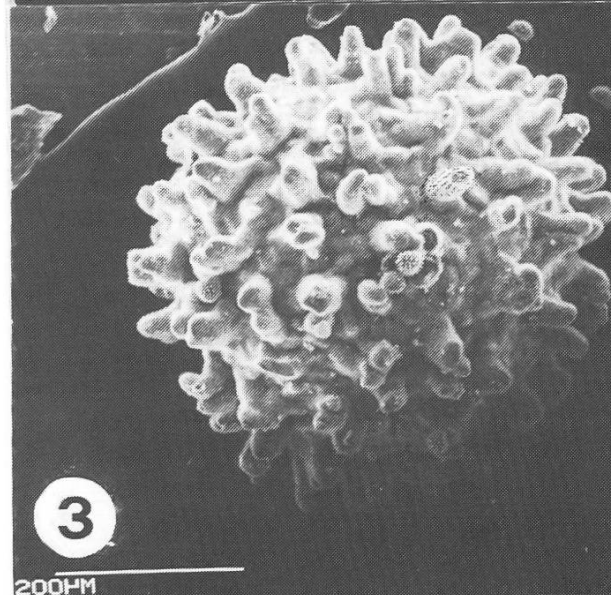
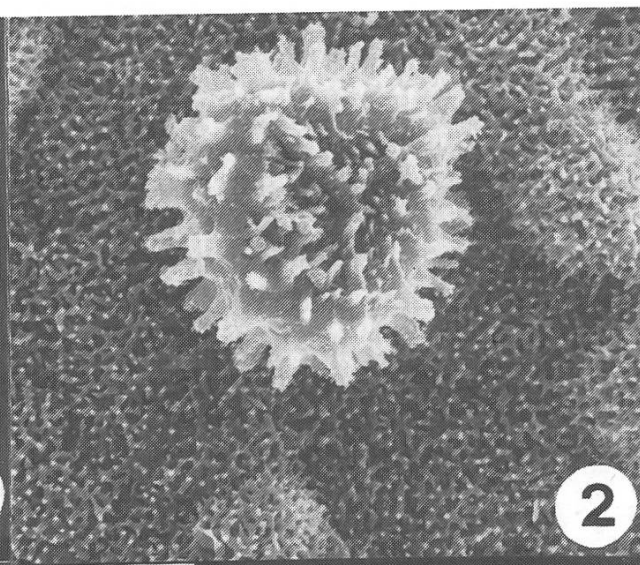
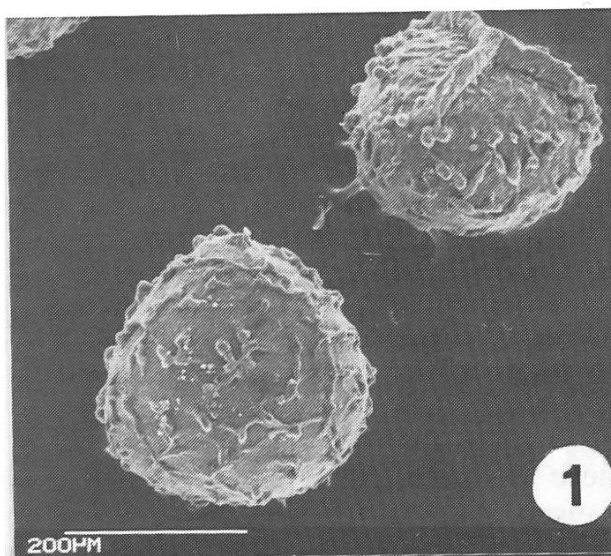
**Abb. 3 und 4:** *Selaginella limbata* ALSTON (Dahlen 89, HKU).

3. Megaspore, auf deren Oberfläche mehrere Mikrosporen haften.
4. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 3: Stachelige Mikrospore auf der villosen Oberfläche einer Megaspore.

**Abb. 5 und 6:** *Selaginella labordei* HERON. EX CHRIST (Dahlen 308, HKU).

5. Mikrospore mit baculater Ornamentierung.
6. Echinat Oberfläche einer Megaspore.





spielt wahrscheinlich keine Rolle (WHITEHEAD, 1969); dagegen sind Benetzbarkeit (DAVIES, 1961) und elektrostatische Kräfte (GREGORY, 1957) wahrscheinlich wichtig. Bei verschiedenen *Isoëtes*-Arten werden die Sporen von Regenwürmern verbreitet (DUTHIE, 1929); eine unbeschadete Passage durch den Verdauungstrakt ist ein weiterer Aspekt, der die Gestalt des Sporoderms beeinflusst. Die Sporodermstruktur ist also einer von vielen vernetzten Faktoren, die bei der Verbreitungsstrategie wichtig sind. Wie dem auch sei, komplementäre Oberflächenstrukturen scheinen reell zu existieren, und bei gewissen Arten der weltweit häufigsten heterosporen Pteridophytengattung *Selaginella* gut entwickelt zu sein.

Zum Abschluß sei gesagt, daß diese Beobachtungen und Schlüsse aus den Literaturangaben darauf hinweisen, daß die Exine heterosporer Gattungen im Hinblick auf das Entdecken und die Beschreibung von Mustern komplementärer Strukturen, besonders bezüglich der Textur der Megasporen ein lohnendes Objekt für weitere Untersuchungen ist. Solche Untersuchungen würden das Verständnis der Bedeutung der Sporenstruktur als Anpassung und als systematisches Merkmal und für die Fortpflanzungsstrategie heterosporer Gattungen fördern.

### *Danksagung*

Mein Dank gilt Prof. W. G. CHALONER für seine Ermutigung und den Mitarbeitern des REM-Labors der Universität HongKong für ihre technische Unterstützung.

### *Literatur*

- DAHLEN, M. A. 1982. A taxonomic reassessment of the HongKong fern allies with special reference to *Selaginella* BEAUV. Ph.D. Thesis, 238 pp., University of HongKong.
- DAVIES, R. R. 1961. Wettability and capture, carriage, and deposition of particles by raindrops. *Nature* 191: 616 - 617.
- DUTHIE, A. V. 1929. The method of spore dispersal of three South African species of *Isoëtes*. *Ann. Bot.* 43: 411 - 412.
- ERDTMAN, G. 1957. Pollen and spore morphology / Plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (Illustrations). Almquist & Wiksell, Stockholm.
- FERGUSON, I. K. & J. MULLER (eds.) 1976. The evolutionary significance of the exine. Linnean Society Symposium Series No. 1, 591 pp., Academic Press, London.



- GREGORY, P. H. 1957. Electrostatic charges on spores of fungi in air. *Nature* 180: 330.
- KRAMER, K. U. 1977. Synaptospory: a hypothesis. A possible function of spore sculpture in pteridophytes. *Gard. Bull.* 30: 79 - 83.
- SCHNELLER, J. J. 1975. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas* - Gruppe. 3. Teil. Ökologische Untersuchungen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 110 - 159.
- TRYON, A. F. & B. LUGARDON 1978. Wall structure and mineral content in *Selaginella* spores. *Pollen et Spores* 20: 315 - 340.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. 857 pp., Springer, New York - Heidelberg - Berlin.
- WHITEHEAD, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28 - 35.