Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums und der Verzweigung bei Selaginella.

Von **Arthur Wand.**

(Mit 45 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Pteridophyten und Blütenpflanzen scheinen einander bezüglich der Art und Weise des Scheitelwachstums gegenüberzustehen; bei jenen erfolgt es meist mit Hilfe einer Scheitelzelle, wie in zahlreichen Fällen nachgewiesen werden konnte, bei den Blütenpflanzen aber mittels einer Zellgruppe, deren Zellen man als „Initialen" bezeichnet. Einige Pteridophyten, darunter in erster Linie die zur Gattung Selaginella gehörenden Pflanzenarten, stellen, wie in ihren morphologischen Verhältnissen, so namentlich auch in den ontogenetischen (entwicklungsgeschichtlichen) Vorgängen Zwischenbildungen der beiden genannten Abteilungen des Pfanzenreiches dar. So durfte angenommen werden, daß auch hinsichtlich des Scheitelwachstums nicht alle Spezies oder nicht alle Sprosse eines Individuums ein und demselben Typus folgen möchten. Tatsächlich ist auch schon bei einigen Selaginellen ein Wachstum mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle oder ein solches mit Initialen beobachtet worden. Daraus entstand für mich die besondere Frage, ob Übergänge zwischen beiden Arten des Wachstums bei Selaginellen vorkommen. Meine ersten Untersuchungen bewegten sich in dieser Richtung. Doch bald stellte es sich heraus, daß die Verzweigung in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Scheitelwachstum steht. Das erweist sich denn auch als Grund für die auch heute noch immer bestehende Unklarheit in dieser Frage. Bei den Lycopodineen kommen die neuen Vegetationspunkte ohne Beziehung zu den Blattanlagen durch Gabelung eines vorausgegangenen Vegetationspunktes zustande. Bei den Moospflanzen höchster Entwicklungsstufen, vor allen bei den Laubmoosen, entstehen neue Sprosse in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt unter bestimmen Blattanlagen. Bei den Phanerogamen werden neue Sprosse ganz allgemein in den Achseln der Blattanlagen

gebildet. Daraus ergibt sich die weitere Frage, ob auch in dieser Beziehung bei den Selaginellen Übergänge vorhanden sind.

Beiläufig habe ich auch Untersuchungen über die Zahl und Verteilung der Blätter, ferner über die Regeneration bei Selaginellen angestellt.

Das Material, welches der Bearbeitung zugrunde lag, entstammte den reichhaltigen Sammlungen des Kgl. botanischen Gartens zu Göttingen. Die Benutzung desselben wurde mir in entgegenkommender Weise gestattet.

Besonders schätzenswert war für mich die große Anzahl der sehr schwer kultivierbaren S. lepidophylla, die schon von Wojinnowić bearbeitet ist. Seinen Untersuchungen lagen jedoch trockene Exemplare aus Mexiko zugrunde, so daß eine Nachuntersuchung mit frischem Material notwendig erschiene, zumal da sich herausgestellt hat[1]), daß die trockenen Exemplare nicht weiter lebensfähig sind[2]).

Zu ganz besonderem Danke bin ich meinem von mir hoch verehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. A. Peter, dafür verpflichtet, daß er mich auf die hochinteressante Familie der Selaginellen aufmerksam gemacht hat. Die Direktiven, die er mir während der Ausführung der Arbeit gab, waren für mich von hohem Wert.

Historisches.

Die ersten Angaben über das Scheitelwachstum der Selaginellen macht Russow[3]) mit folgenden Worten:

„Mehrere Scheitelzellen, durch Größe nur wenig oder kaum verschieden von den übrigen Zellen der äußersten Schicht, finden wir bei Lycopodium Chamaeparissus und annotinum, ferner bei Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii“; „mir ist wenigstens nicht gelungen, mit Sicherheit eine Scheitelzelle bei denselben wahrzunehmen, und durch die Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb ist das Vorhandensein einer Scheitelzelle keineswegs konstatiert“. „Bei den letztgenannten Lycopodium- und Selaginella-Arten ist am Stammscheitel entschieden nicht eine Scheitelzelle vorhanden. Bei Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii und Lyallii ist die Anordnung der Zellen des Vegetationskegels derartig, daß wir uns denselben zusammengesetzt denken können aus fächerförmig nach außen divergierenden Zelllinien, deren jede an ihrem äußeren Ende fortwächst. Bei S. serpens, Martensii, hortensis, viticulosa dagegen läßt der stets verhältnismäßig scharf zugespitzte Kegel

---

1) Bull. de la Soc. botan. 1898, Tome XXXV, pag. 109. Leclerc du Sablon.

2) Gutachten auf dem Gebiete der angewandten Botanik in den Jahresberichten der Vereinigung für angewandte Botanik 1908, Bd. VI. C. Rick, Sind die eingeführten Pflanzen von Selaginella lepidophylla tot oder lebendig?

3) Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen usw. Mém. de l'Acad. de St. Petersb., VII^{eme} sér., Tome XIX, No. 1. Petersburg 1872.

an seiner Spitze eine deutlich durch Größe und Form ausgezeichnete Scheitelzelle wahrnehmen, während bei Lycopodium und Selaginella arborescens, Pervillei, Wallichii, Lyallii der stets stark gerundete stumpfe Vegetationskegel an seinem Scheitel nicht eine durch Größe vor den übrigen ausgezeichnete Zelle erkennen läßt.“

Angaben über die Art der Untersuchung und eingehendere Beschreibungen finden sich in der Arbeit nicht. Diese Ungenauigkeit veranlaßte Strasburger[1]) S. Wallichii eingehender auf ihr Scheitelwachstum hin zu untersuchen, und er fand, daß diese Art mit zwei Scheitelzellen wächst. Angaben über Modifikationen und Verzweigung macht er aber auch nicht.

Diese Mitteilung weicht insofern von den Beobachtungen an den von mir untersuchten Arten ab, als bei denjenigen unter diesen, die mit zwei Scheitelzellen wachsen, jede Scheitelzelle von vier statt fünf Flächen begrenzt werden. Eine Nachuntersuchung von S. Wallichii habe ich indessen nicht angestellt.

Ein Jahr später stellte Hegelmaier[2]) bei S. spinulosa fest, daß diese Art mit zwei übereinanderstehenden gesonderten Initialgruppen wächst. Die äußere soll eine gegen die inneren Meristeme scharf abgegrenzte dermatogenähnliche Schicht bilden, und ihre Zellen sollen sich nur durch antikline Wände teilen, oder es sollen doch perikline Teilungen erst in einer gewissen Entfernung vom Scheitel zur Bildung der Blätter erfolgen; die innere unter dieser äußeren liegende Initialgruppe soll dagegen das ganze Innengewebe erzeugen, so daß also Periblem und Plerom aus ihr hervorgehen. Auch Nägeli[3]) hat S. „ciliata“[4]) untersucht und an dem Stammscheitel ein und derselben Pflanze bald ein dem Siphonogamenscheitel ähnliches Verhalten, bald eine unzweifelhafte Scheitelzelle gefunden.

Bruchmann[5]) stellt dies alles in Abrede. Nach ihm wächst S. selaginoides ebenso wie S. Lyallii mit einer Gruppe von Zellen am Stammscheitel, die ganz wie eine Dermatogenschicht der höheren Pflanzen aussieht.

Treub[6]) fand bei S. Martensii außer zwei- auch dreischneidige Scheitelzellen.

Andere Arten von Scheitelwachstum wurden bisher nicht gefunden.

Die Angaben über die Verzweigung bei S. Martensii widersprechen sich. Pfeffer bezeichnet diese als dichotomisch. Treub sucht nachzuweisen, daß die Verzweigung in ganz anderer Weise, als sie bei Pfeffer angegeben ist, vor sich gehe. In nicht unbedeutender Entfernung von der Scheitelzelle erhebe sich eine Zellwulst, die anfangs ohne Scheitelzelle wachse und später eine vierseitige Scheitelzelle aufweise. Bruchmann hat später S. spinulosa[7]), Lyallii[8]) und andere unter-

---

1) Strasburger, Eduard, Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Botan. Ztg. 1873.

2) Hegelmaier, F., Zur Kenntnis einiger Lycopodiinen. Botan. Ztg. 1874.

3) Tageblatt der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte.

4) Nach Angabe von Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Peter irrtümlicherweise für spinulosa.

5) Bruchmann, H., Untersuchungen über Selaginella spinulosa. Gotha 1897.

6) Treub, M., Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii Spring. Musée Botan. de Leide, 6. II. 1875.

7) Bruchmann, H., Untersuchungen über Selaginella spinulosa. Gotha 1897.

8) Bruchmann, H., Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii. Flora 1909, Bd. XCIX.

sucht und die Verzweigung bei diesen als modifiziert dichotomisch bezeichnet. Auch die von S. Martensii hält er entgegen der Auffassung von Treub für eine solche.

Das regelmäßige Auftreten von Regenerationssprossen ist bislang nur selten und an wenigen Arten beobachtet. Goebel[1]) berichtet, daß er in den Dichotomiewinkeln von S. grandis regelmäßig Sprosse gefunden habe, die sich bald weiter entwickeln, wenn man sie abschneidet und feucht hält.

Technik.

Die Präparation der Objekte begegnete anfangs solchen Schwierigkeiten, daß sie mir kaum überwindbar erschienen. Um von vornherein Präparate zu bekommen, aus denen sich bündige Schlüsse ziehen ließen, versuchte ich mit Hilfe der Mikrotomtechnik die Scheitel der Pflanzen in feine Schnitte zu zerlegen, die einmal in der Ebene der ganzen Pflanze, dann senkrecht zu dieser und zuletzt quer geführt wurden. Bei einigen Arten gelang dies ohne weiteres. Wurden jedoch Pflanzen genommen, die eine starke Cuticula an den Sprossen und Blättern zeigten, so gelang es nicht, einwandfreie Schnittserien zu bekommen, da die Messer ausbrachen, das Paraffin nachgab und die mitgerissenen Cuticulateilchen den Scheitel zerstörten. Im allgemeinen bewährte sich folgende Methode.

Die Objekte wurden auf 24 Stunden in Flemming'sche Lösung gelegt und zwar wurde die schwächere der stärkeren vorgezogen. Darauf kamen die Scheitelsprosse in einen Spüleimer, in denen sie 24 Stunden lang mit fließendem Wasser ausgewaschen wurden. Um die Objekte in Paraffin einschließen zu können, mußten sie vorsichtig entwässert werden. Zu diesem Zwecke wurden diese für je 2 Stunden in 10, 20 usw. bis 90 %igen Alkohol gelegt. In dem 90 %igen Alkohol verbleiben sie 1 Tag und gelangen dann auf 5 Stunden in 100 %igen Alkohol. Die Überführung hat mit der allergrößten Vorsicht zu geschehen, da sonst Kollaps nicht zu vermeiden ist. Darauf gelangen sie auf 1 Tag in eine Mischung von absolutem Alkohol und Xylol im Verhältnis 3 : 1. Diese Mischung hält man am besten vorrätig. Eine Mischung während des Übertragens ist durchaus zu vermeiden. Sind die Objekte von der Flüssigkeit ganz durchtränkt, so führt man sie in reines Xylol über, in dem sie solange bleiben, bis sie durchsichtig sind. Das jetzt folgende Einbetten in Paraffin mußte wiederum mit der größten Vorsicht geschehen. Zu dem reinen Xylol wurde nach und nach Paraffin vom Schmelzpunkt 52° gegeben und das Gefäß in das obere Fach des Paraffinofens gestellt. Ist genügend viel Paraffin zugeführt, so gießt man den Inhalt des Gefäßes in eine große Uhrschale und stellt diese wieder in den Paraffinofen, wo das Xylol langsam verdunstet. Die Temperatur darf 55° nicht überschreiten. Am nächsten Tage entfernt man das Paraffin möglichst von der Uhrschale und gibt bereits geschmolzenes Paraffin von höherem Schmelzpunkt hinzu. Hier bleiben die Objekte, bis sie ganz mit Paraffin getränkt sind. Man erkennt dies daran, daß Probeabgüsse keine weißen Stellen in und an den Objekten erkennen lassen.

Bei denjenigen Arten, deren Cuticula sehr stark ausgebildet ist, wurden die Objekte in Paraffin vom Schmelzpunkt 60° gelegt. Es ist hierbei jedoch sehr zu

---

1) Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. Flora 1905, Bd. XCV.

beachten, daß die Wärme im Ofen die Temperatur von 61° nicht übersteigt, da sonst ein Schrumpfen und damit Unbrauchbarwerden der Präparate unvermeidlich ist.

Oft gelang es jedoch nicht, auf diese Weise brauchbare Präparate herzustellen. Ich wurde also gezwungen, eine andere Methode anzuwenden.

Sehr willkommen erschien mir daher eine Angabe Pfeffer's[1]) in seinen Untersuchungen über „Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella". Die genaue Befolgung derselben ergab mir jedoch unbefriedigende Resultate. Ich wandte darauf verdünnte 10%ige Kalilauge an, in der die Objekte 5—10 Stunden verblieben. Darauf wurden sie unvollkommen ausgewaschen und in 100%igen Alkohol gelegt. Am nächsten Tage legte ich sie in Wasser und dann auf sehr kurze Zeit in ältere, abgestandene Eau de Javelle, dessen Wirkung ich unter dem Mikroskop verfolgte. Wurde die Zeit des Einwirkens recht bemessen, so gewann ich Präparate, die nicht das geringste zu wünschen übrig ließen.

---

1. Selaginella Kraussiana

wird schon seit längerer Zeit in unseren Gewächshäusern kultiviert. Ihre Heimat ist Süd- und Ostafrika.

S. Kraussiana zeichnet sich, makroskopisch betrachtet, mit einigen ihr nahe verwandten Arten vor anderen Selaginellen dadurch aus, daß ihre Sprosse kriechen oder etwas aufsteigen, sich schwach verzweigen und keine deutlich gestielten wedelartigen Sproßsysteme zeigen. Die Sprosse enthalten ferner meist zwei lateral verlaufende Stelen und zeigen sich, im Querschnitt betrachtet, auf jeder Lateralseite eingebuchtet. Wird der Hauptsproß abgeschnitten, so können sich aus den unteren Seitensprossen Hauptsprosse entwickeln, besonders wenn ihnen die Möglichkeit gegeben ist, die immer schon angelegten Stützwurzeln zu entwickeln. Rein äußerlich betrachtet, erscheint der Hauptsproß als ein Monopodium, dessen Nebenäste sich wechselseitig entwickeln. An den Sproßgliedern befinden sich beiderseits lateral je 4 Seitenblätter, deren Zahl an allen Internodien konstant ist. Auf der dorsalen Seite des Sprosses stehen ebenfalls wechelseitig acht kleinere Blätter, die sogenannten Mittelblätter. Über die Stellung der Mittelblätter zu den Seitenblättern läßt sich etwas allgemein Gültiges nicht aussagen. Wie schon oben bemerkt stehen die Blätter je in zwei Längsreihen am Sproß. Diese Stellung läßt sich genauer präzisieren, wenn man ihr Verhältnis zu den beiden lateralen Einbuchtungen des Sprosses ins Auge faßt. Die Seitenblätter stehen

---

1) Botanische Abhandlung auf dem Gebiete der Morphologie und Physiologie, herausgegeben von Hanstein 1871.

an der ventralen Seite dieser Einbuchtungen, die Mittelblätter an der dorsalen.

Der Scheitel des Hautsprosses ist, von der Flächenseite betrachtet, breit und halbkugelförmig abgestumpft. An älteren Sprossen, besonders auch Nebensprossen, bemerkt man eine allmähliche Abnahme der Breite, so daß der Scheitel parabelförmig abgerundet ist.

S. Kraussiana wächst an dem Scheitel des Hauptsprosses (Fig. 1) und an den Scheiteln der Seitensprosse 1. und in gewissen Fällen auch 2. Ordnung mit zwei Scheitelzellen. Jede Scheitelzelle ist tafelförmig, oft an der dem Inneren des Scheitels zugewandten Seite etwas verbreitert und steht senkrecht zu einer durch die ganze Pflanze gelegten Horizontalen. Im Querschnitt erscheint eine solche Scheitelzelle rechteckig. Die längere Seite des Rechtecks ist der stärker gekrümmten Seite der im Querschnitt des Scheitels erscheinenden Ellipse zugewandt. Beiden von vier Flächen begrenzten Zellen ist eine Fläche gemeinsam. Diese durchzieht den ganzen vorderen Teil des Scheitels und teilt ihn als sogenannte Mediane in zwei Hälften. Zwei Flächen, die dem Gipfel des Scheitels zugewandte und die dieser gegenüberstehende innere sind nach außen gewölbt. Die beiden Zellen gemeinsame Fläche hat mit einer Ellipse große Ähnlichkeit.

Die Segmentierung ist verschieden (Fig. 1). Einmal wird eine im Querschnitt dreiseitige, dann eine im Querschnitt vierseitige Zelle nach der der Mediane abgewandten Seite abgeschnitten. Das dreiseitige Segment wird gebildet, um dem Scheitel die nötige Breite und Rundung zu verleihen. Nach einer der eben angeführten Arten der seitlichen Segmentierung entsteht eine perikline Scheidewand, die die ursprüngliche tafelförmige Zelle in zwei von ungefähr gleicher Größe zerlegt. In der grundseitigen Zelle tritt zuerst eine Zellteilung parallel zur Mediane ein. Diese Teilung findet sich jedoch nur am Hauptsproß oder an den Seitensprossen 1. und 2. Ordnung und hat die Aufgabe den Scheitel zu verbreitern, besonders bei kurz darauf folgender Verzweigung. In anderen Fällen findet man erst Teilung senkrecht zur Mediane, also periklin und dann tritt eine antikline Scheidewand auf.

Die seitlichen Segmente (Fig. 1, 4) teilen sich in der Weise, wie es schon von Pfeffer für S. Martensii beschrieben worden ist. Durch eine perikline Scheidewand wird die ursprüngliche Zelle in eine äußere und innere zerlegt. Die äußere Zelle teilt sich dann noch einmal durch eine oder zwei antikline Scheidewände. Die innere Zelle wird

im Gegensatz zur äußeren zuerst durch eine perikline und dann abwechselnd anti- und perikline Scheidewände zerlegt.

Beobachtet wurde auch, daß sich die nach dem Inneren des Scheitels abgeschnittene Zelle durch drei perikline Scheidewände teilt. In einem Falle konnte auch zuerst eine antikline Scheidung beobachtet werden. Beide Teilzellen waren jedoch ungleich groß. Die der Mediane angelagerte größere Zelle teilte sich dann regelmäßig periklin.

Verschiedentlich (Fig. 3 links) konnte auch in einer Scheitelzelle eine Scheidewand beobachtet werden, die von der äußeren gewölbten Seite der Zelle nach der Mediane verlief. Die Ursache dieser Art von Zellteilung in der Scheitelzelle muß in dem Bestreben gefunden werden, den Scheitel möglichst auszuwölben.

Die Seitensprosse sind schwächer als der Hauptsproß, solange sie in Abhängigkeit von diesem bleiben. Der Seitensproß gibt zuerst einen Seitensproß 2. Ordnung nach der von dem Hauptsproß abgewandten



Fig. 1. Scheitelwachstum am Seitensproß 2. Ordnung (mit einer Scheitelzelle).

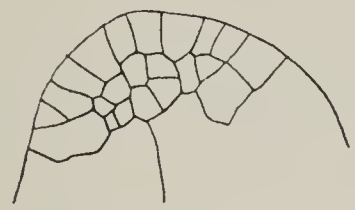


Fig. 2. Scheitelwachstum am Hauptsproß (mit zwei Scheitelzellen).

Seite ab. Bei kräftigeren Seitensprossen geht dieser Seitensproß 2. Ordnung sofort dazu über Sporangien zu entwickeln. Bei schwächeren Pflanzen entstehen diese Fruktifikationssprosse erst bei der zweiten Teilung des Sprosses.

Die Zahl der an den Sproßgliedern der Seitensprossen befindlichen Blätter ist dieselbe wie am Hauptsproß. Auch die Anordnung der Blätter am Seitensproß stimmt mit der am Hauptsproß überein. Bei günstigen Nahrungs- und Wasserverhältnissen wird der Nebensproß kräftiger und kann, wenn die Wurzelträger, die immer angelegt werden, jedoch oft verkümmern, sich entwickeln können, Seitensprosse in derselben reichen Zahl abgliedern wie der Hauptsproß.

Der Nebensproß entsteht am Hauptsproß zwischen einem Mittel- und Seitenblatt. Der Seitensproß wird bald breiter, ebenso verbreitert sich der Blattgrund eines Mittelblattes und so scheint es, als ob der Seitensproß aus der Blattachsel entstünde. Die Entstehung ist jedoch extraaxillär. Die Lage des Seitensprosses fällt also mit der Lage der Einbuchtung am Sproß zusammen. Da die Seitensprosse 2. Ordnung an den Seitensprossen 1. Ordnung dieselbe Stellung einnehmen, wie

der Seitensproß 1. Ordnung am Hauptsproß, so liegen alle Verzweigungen in einer Ebene.

Die Breite des Scheitels am Seitensproß ist geringer als die des Hauptsprosses und nimmt mit der Entfernung von letzteren mehr und mehr ab. Die Scheitel der Fruktifikationssprosse sind kegelförmig und walzig und im Querschnitt fast kreisförmig.

Die Seitensprosse 1. Ordnung führen wie die Hauptsprosse zwei Scheitelzellen, bei kräftigen Pflanzen oft auch noch die 2. Ordnung. Die Segmentierung ist ebenfalls dieselbe wie am Hauptsproß. Die antikline Teilung der grundseitig abgegliederten Zellen der ursprünglichen Scheitelzelle, die zur Verbreiterung dient, kommt ebenfalls vor, besonders vor der Ausgliederung eines Seitensprosses.

Ganz verschieden von dem Scheitelwachstum des Hauptsprosses ist jedoch die Segmentierung an Sprossen 2. und höherer Ordnung (Fig. 2). Hier findet sich eine im Querschnitt dreiseitige Scheitelzelle,

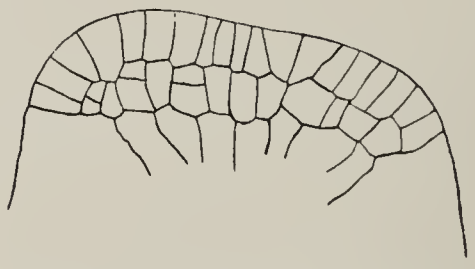


Fig. 3. Verzweigung am Hauptsproß. Neubildung der Scheitelzellen im letzten Segment auf beiden Seiten. Ursprüngliche Scheitelzelle stellt ihr Wachstum ein.

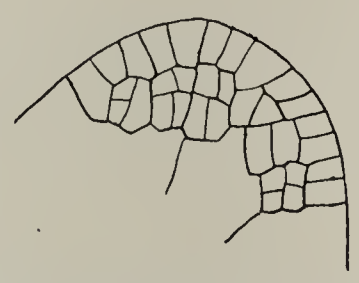


Fig. 4. Verzweigung am Hauptsproß. Ursprüngliche Scheitelzelle führt den Hauptsproß weiter. Bildung der Scheitelzelle des Seitensprosses im letzten Segment.

die in derselben Weise segmentiert wie die von Pfeffer und später von Treub genau beschriebene Scheitelzelle bei Selaginella Martensii.

Noch auffälliger ist die Beobachtung, die an Fruktifikationssprossen gemacht wurde (Fig. 6 links). Dort findet sich niemals ein Wachstum mit ein oder zwei Scheitelzellen, sondern eine nicht genau anzugebende Zahl von Initialen übernimmt die Zellbildung. Das Scheitelwachstum mit Initialen findet sich auch an vegetativen Seitensprossen höherer Ordnung.

Die Art der Verzweigung am Hauptsproß ist eine verschiedene (Fig. 3). An kräftigen Hauptsprossen stellen die ursprünglichen beiden Scheitelzellen ihr Wachstum ein. In den beiderseitigen letzten Segmenten entstehen dann neue Scheitelzellen. Mediane der neuen Scheitel ist nun auf beiden Seiten die Scheidewand, welche von der damalig ursprünglichen Segmentzelle eine im Querschnitt dreieckige oder tafelförmige Zelle abschnitt. Die diesen angelagerten Zellen werden die

Mutterzellen der Scheitelzellen der beiden neuen Sprosse. Ferner wurde auch beobachtet (Fig. 4), daß die ursprünglichen Scheitelzellen weiter wuchsen und die Führung am Hauptsproß übernahmen, während in dem letzten Segment aus den beiden randständigen Zellen die Scheitelzellen des Seitensprosses hervorgehen.

Die Verzweigung an den Seitensprossen (Fig. 6) unterscheidet sich wesentlich von der am Hauptsproß. Dies ergibt sich schon daraus, daß die Seitensprosse höherer Ordnung ein anderes Scheitelwachstum zeigen als die Hauptsprosse. Es zeigte sich, daß in dem Stadium das Wachstum mit zwei Scheitelzellen in ein solches mit einer Scheitelzelle übergeht, in welchem ein Fruktifikationssproß abgegliedert wird. Die neue Scheitelzelle entsteht durch eine Scheidewand, die von der oberen Fläche der Mutterscheitelzelle ausgeht und von der Mediane sich entfernend in Verbindung mit der grundsichtigen Wand der Scheitelzelle tritt. Die darauf folgende Segmentierung ist dieselbe wie bei Selaginella

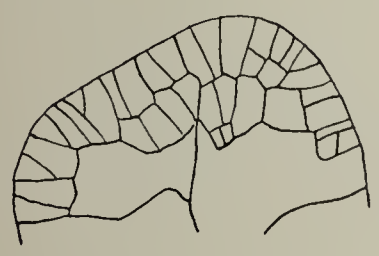


Fig. 5. Verzweigung am Seitensproß 1. Ordnung (links Abgliederung eines vegetativen Sprosses).

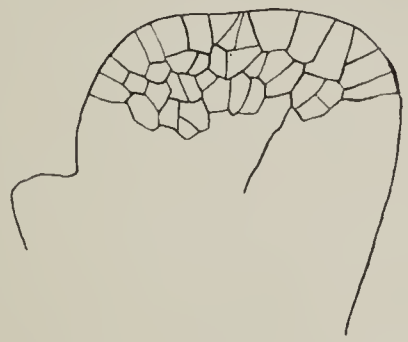


Fig. 6. Verzweigung am Seitensproß 1. Ordnung (links Abgliederung eines Fruktifikationssprosses).

Martensii. Auf der anderen Seite entsteht in nicht unbedeutender Entfernung eine Initialgruppe, die durch ihre Segmentierung den Fruktifikationssproß aufbaut.

In solchen Seitensprossen (Fig. 5), die nicht sofort einen Fruktifikationssproß, sondern erst einen vegetativen Sproß erzeugen, wurde folgende Verzweigung beobachtet. Auf der einen Seite der Mediane entstehen zu beiden Seiten der auf der grundseitigen Wand senkrecht stehenden Scheidewand die Scheitelzellen des den ursprünglichen Seitensproß fortführenden Astes. Auf der anderen Seite der Mediane wird eine im Querschnitt dreiseitige Zelle abgeschnürt. Diese entsteht durch eine Scheidewand, die von der Außenfläche des Kegels sich nach der ursprünglichen Scheitelzellwand erstreckt.

Aus den angeführten Beobachtungen geht hervor, daß S. Kraussiana am Hauptsproß und an den Seitensprossen 1. und auch noch 2. Ordnung, wenn der Seitensproß 1. Ordnung einen vegetativen Sproß ab-

gegliedert hat, mit zwei Scheitelzellen wächst. An den Seitensprossen, die einen Fruktifikationssproß erzeugen, geht das Scheitelwachstum über in ein solches mit einer dreischneidigen Scheitelzelle. Die Fruktifikationssprosse führen Initialen.

Die Verzweigung muß als eine modifiziert dichotomische angesprochen werden, wie es Bruchmann schon für S. selaginoides und Lyallii, allerdings unter ganz anderen Verhältnissen vor sich gehend, festgestellt hat. Die beiden Teilungsäste wachsen verschieden schnell, so daß das ganze Sproßsystem als eine wickelähnliche Dichotomie bezeichnet werden kann. Sichere Angaben über Scheitelwachstum und Verzweigung von S. Kraussiana finden sich in der Literatur äußerst spärlich. Bruchmann schreibt in seiner Abhandlung[1]): „Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten" folgendes: „Das Scheitelwachstum fand ich mit dreiseitiger Scheitelzelle vor sich gehend, jedoch schien mir auch ein solches mit zweiseitiger nicht zu fehlen. Es ist aber sicher, daß bei dieser Pflanze namentlich an älteren Zweigen, so z. B. an den Ährenästen, auch ein Wachstum mit Initialen angetroffen werden kann." Ferner: „Bei der S. Kraussiana sind die nach den ersten kommenden Verzweigungen keine echten, sondern modifiziert dichotomische, welche in der Weise vor sich gehen, wie es Treub für S. Martensii ausführlich dargelegt hat."

Diese Angaben sind auf Grund der Beobachtungen nur zum Teil aufrecht zu erhalten.

2. Selaginella umbrosa,

eine der größten Selaginellen, die in unseren Gewächshäusern kultiviert werden, ist eine amerikanische Art.

Die Sprosse erheben sich aus niederliegenden, Ausläufer treibendem Grunde zu einem unten unverzweigten (gestielten), oben mehrfach fiederig verzweigten, wedelartigen Sproßsystem, welches sich fächerartig ausbreitet. Näher charakterisiert wird die Pflanze dadurch, daß der stielartige Teil des wedelartigen Sproßsystems und die Ausläufer rot gefärbt und die Seitenblätter am ganzen unteren Rande und gegen die Spitze zu am oberen Rande ohne Haarzähnchen sind.

Der Sproß ist im Querschnitt kreisrund oder von der Seite etwas zusammengedrückt und wird von einem zentralen langgestreckten Gefäßbündel durchzogen. S. umbrosa besitzt ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen. Oft scheint der Hauptsproß seine Wachstums-

1) Flora 1908, Bd. XCIX.

tätigkeit eingestellt zu haben. Betrachtet man jedoch nach einigen Tagen denselben Wedel, so kann man feststellen, daß der in seiner Wachstumstätigkeit scheinbar erloschene Hauptsproß mit erneuter Kraft einen Wedel treibt, der dem alten aufsitzt und ihn fortsetzt. Dieser Vorgang kann sich zwei bis dreimal wiederholen. Dasselbe Wachstum zeigen auch sehr oft die Seitensprosse. Die Unterschiede zwischen den alten und den neugebildeten Wedeln verwischen sich später, so daß nach einiger Zeit Abstufungen kaum noch zu erkennen sind. Ferner kann man häufig beobachten, daß sich jüngere Seitensprosse, aus denen normalerweise Fruktifikationssprosse hervorgehen, in auffälliger Weise verlängern und dann an der Spitze teilen. Einer der beiden Teiläste kann Ausgangspunkt eines neuen Wedels werden. Der zugehörige Seitensproß 1. Ordnung erscheint dann rückständig im Wachstum. Seitensprosse, aus denen normalerweise Fruktifikationssprosse hervorgehen, können sich verschieden verhalten. Während der eine im Wachstum zurückbleibt und Sporangien entwickelt, wächst der andere schneller und wird Muttersproß eines neuen Wedels.

Auffallend ist ferner das Auftreten von Adventivsprossen an dem unteren stielartigen Hauptsproß, also unterhalb des ganzen normal angelegten Wedelsystems. Sie erlangen niemals die Größe der unteren Seitensprosse, zeigen jedoch dieselben Regenerationserscheinungen wie diese. Sie entwickeln sich basipetal und stehen regelmäßig wechselseitig am Hauptsproß. Wachstum und Anlage von Stützwurzeln konnte nicht beobachtet werden.

Ein höchst eigenartiges Verhalten zeigen noch die Fruktifikationssprosse. Man kann häufig beobachten, daß sie in vegetative Sprosse übergehen und dann wieder Makro- und Mikrosporen entwickeln.

Das Wedelsystem scheint, makroskopisch betrachtet, monopodial aufgebaut zu sein. Die Zahl der Seitenblätter schwankt, wie die der Mittelblätter, zwischen 5. und 6.

S. umbrosa zeigt einen parabelförmig gekrümmten Scheitel. Seine Größe nimmt an den Seitensprossen mit zunehmender Entfernung derselben vom Muttersproß ab, die Form bleibt jedoch dieselbe.

Hauptsprosse und Seitensprosse (Fig. 7), eingeschlossen Fruktifikationssprosse, führen eine zweischneidige Scheitelzelle. Die außerordentlich große Regenerationsfähigkeit der Pflanze scheint mit der Konstanz der Scheitelzellen an allen Sprossen zusammenzuhängen.

Die Segmentierung ist ebenfalls in ihren Grundzügen dieselbe (Fig. 7). Von der zweischneidigen keilförmigen Scheitelzelle wird parallel zu einer Seitenwand ein im Längsschnitt parallel trapezförmiges Segment

abgeschnitten. In diesem bildet sich die erste Scheidewand periklin und schneidet nach innen ein kleines Segment ab. Dieses teilt sich periklin und dann abwechselnd anti- und periklin. In dem größeren äußeren Teile des ursprünglichen Segmentes entsteht zuerst im Gegensatz zum inneren eine antikline Scheidewand. Hierauf folgen gewöhnlich abwechselnd peri- und antikline Scheidungen. Oft kann man jedoch beobachten, daß sich eine durch die antikline Scheidewand abgespaltene Randzelle nochmals antiklin scheidet und dann regelmäßig weiter segmentiert.

Von großem Interesse ist die Abgliederung der Seitensprosse (Fig. 8). In nicht unbedeutender Entfernung vom Hauptsproß entwickelt sich genau seitlich eine der randständigen Zellen stärker und wölbt sich infolge des gesteigerten Wachstums und der Teilung der

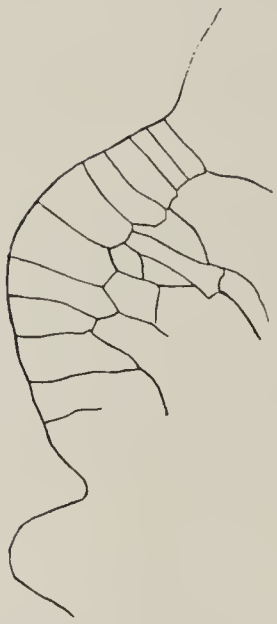


Fig. 8.

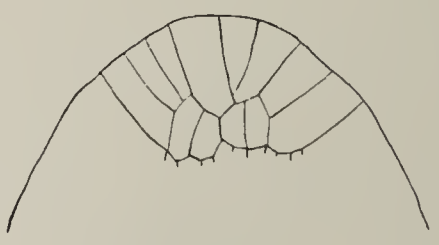


Fig .7.

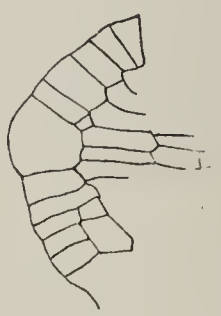


Fig. 9.

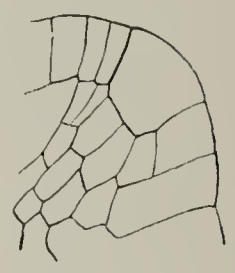


Fig. 10.



Fig. 11.

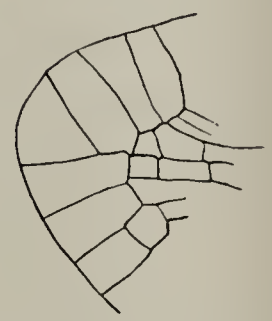


Fig. 12.

nach innen gelagerten Zellen hervor, so daß man schon bei schwacher Vergrößerung die Zellwulst, aus der der Seitensproß hervorgeht, erkennen kann. Auffällig ist, daß sich genau unterhalb der vergrößerten Randzelle (Fig. 9, 10, 11) zwei Reihen von Zellen herausbilden, die oft vier- bis fünfmal so lang als breit sind und die Verbindung mit dem zentralen Teil des Muttersprosses herstellen, aus dem sich die Stele entwickelt. Die von dem Strang seitlich gelegenen Zellen strecken sich unregelmäßig. Die hervorgewölbte und vergrößerte Zelle ist im Tangentialschnitt vierseitig und segmentiert sich abweichend von der Scheitelzelle am Hauptsproß und den älteren Nebensprossen. Es treten wechselseitig antikline Scheidewände auf, die sich jedoch nicht berühren und parallel zu der dem Scheitel zugewandten und ihr gegenüberliegenden Seite der vierseitigen Randzelle verlaufen. Durch das Wachstum der unteren

Wand der letzteren und durch das Nachschieben des zentralen Zellstranges werden die Segmente seitlich verschoben und zeigen später kaum noch Andeutungen, aus denen man auf ihre Herkunft und Entwicklung schließen kann. Die Zahl der auf diese Weise gebildeten Segmente ist jedoch sehr gering; mehr als drei bis vier konnte nicht beobachtet werden. Bald tritt eine Scheidewand auf (Fig. 12), die ein großes Segment abschneidet und eine andere, die von der Außenseite der führenden Zelle nach der zuletzt gebildeten Zellwand verläuft, schneidet eine zweischneidige Scheitelzelle von der Restzelle ab. Diese übernimmt die Führung des Sprosses und segmentiert weiterhin regelmäßig.

Der Seitensproß entsteht extra axillär und hat keine Beziehung zu einem Blatt oder einer Blattanlage.

3. Selaginella gracilis

wird selten in den Gewächshäusern der botanischen Gärten kultiviert. Ihre Heimat steht nicht fest. Angeblich stammt sie aus Polynesien.

Die Sprosse gehen nach einem unverzweigten, aufrechten stielartigen unteren Teil, rein äußerlich betrachtet, in ein zwei- bis dreifiederig verzweigtes Sproßsystem über. Die Hauptachsen sind von der Seite etwas zusammengedrückt und führen drei Gefäßbündelstellen die in einer Reihe so angeordnet sind, daß sich ihre flachen Seiten gegenüberstehen. Die Hauptachsen sind kräftig entwickelt. Die Fiederzweige 1. Ordnung zeigen meist zahlreiche Fiederzweige 2. Ordnung und an der Basis eine deutliche Anschwellung. Innovationszweige an Stelle der Fiederzweige 1. Ordnung wurden nicht beobachtet. Die Fiederzweige 2. Ordnung sind einfach oder zuweilen einmal pseudodichotomisch geteilt. Die Hauptsproßachse dreht sich oft in der Weise, daß die Seitensprosse 1. Ordnung an denselben beliebig verteilt sind. Bei oberflächlicher Betrachtung ist ein Scheitel des Hauptsprosses nicht zu entdecken. Eine genauere Beobachtung des Wachstums läßt jedoch erkennen, daß der unterste Sproß des obersten Fiederzweiges die Führung des Weges übernimmt. Es wird also der Scheitel eines Fiederzweiges erster Ordnung zum Scheitel des ganzen Wedelsystems. Dieser gibt die Führung später wieder an den untersten Zweig des von ihm gebildeten Fiederastes ab und so fort.

Zur Fruktifikation gehen nur die Seitensprosse 2. Ordnung über, welche dem Gipfel des Seitensprosses 1. Ordnung am nächsten stehen. Der Scheitel des letzteren geht ebenfalls in einen Fruktifikationssproß über, wenn er die Abgliederung von Seitensprossen aufgibt. Oft ent-

stehen unterhalb des normal entwickelten Wedelsystems Seitensprosse, die sich akropetal entwickeln und ein kümmerliches Wachstum zeigen.

Auffällig ist die Entstehung von Seitensprossen aus Wurzelträgeranlagen [1]). Während sich diese am unteren Teil des Hauptsprosses zu Wurzelträgern entwickeln, gehen sie am oberen Teile oft regelmäßig in Seitensprossen über, die im Gegensatz zu den Fiedersprossen 1. Ordnung dasselbe Verhalten im Wachstum zeigen, wie der Endsproß des Systems. Der unterste Seitensproß übernimmt also in jedem Falle die Führung des sich entwickelnden Wedelsystems. Haben sich mehrere Wurzelträgeranlagen zu Sprossen entwickelt, so stellt der Hauptsproß seine Tätigkeit ganz ein und die neuen Sprosse übernehmen allein den vegetativen Aufbau der Pflanze. Dasselbe tritt auch ein, wenn man den normalen Scheitel entfernt.

Im Gegensats zu anderen Selaginellen entstehen die Wurzelträger nicht auf der dorsalen, sondern auf der ventralen Seite. Oft kommen jedoch diese auf die dorsale Seite zu stehen, da sich der Hauptsproß dreht, wie schon oben bemerkt wurde.

Die Wurzelträger entstehen nicht zugleich mit der Verzweigung am Hauptsproß, sondern erst später. Auch Anlagen konnten nicht beobachtet werden. Oft erscheint an den unteren Innovationssprossen zuerst der Wurzelträger und dann der Sproß. Im Scheitelwachstum verhalten sich die aus den Wurzelträgeranlagen hervorgehenden Sprosse genau wie die normal angelegten. Wurzelträger konnten nur an Hauptsprossen beobachtet werden.

Rein äußerlich betrachtet erscheint das Wedelsystem als eine wickelähnliche Dichotomie. Die Zahl der Mittel- und Seitenblätter an den Sproßgliedern des Hauptsprosses beträgt 12, die in zwei Reihen zu je drei angeordnet sind. Ursprünglich stehen zwei Mittel- und Seitenblätter auf gleicher Höhe und wechseln in ihrer Anordnung miteinander ab. Durch Drehung und Wachstum des Hauptsprosses verändert sich jedoch bald ihre Lage.

Die Seitensprosse 1. Ordnung haben an ihren Sproßgliedern nur je vier Mittel- und Seitenblätter.

Die Form des Scheitels am Hauptsproß ist im Längsschnitt halbkugelförmig abgestumpft. Im Querschnitt betrachtet erscheint er als Ellipse. Am größten ist die Scheitelzelle des Wedels, der das Sproßsystem jedesmal abschließt. Alle anderen sind entsprechend

---

1) Vgl. Goebel, Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen usw. Flora 1905, Erg.-Bd., pag. 197.

ihrem Abstande kleiner, auch derjenige des Seitensprosses, der später das Scheitelwachstum des Wedelsystems übernimmt, bis dieser führender Sproß geworden ist. Die anfänglich zickzackförmige Richtung des Hauptsprosses gleicht sich bald zu einer geraden Linie aus.

Der Scheitel des Hauptsprosses (Fig. 13) wächst mit Initialen. Jedenfalls ist eine Anordnung der Segmente, aus der man auf eine Regelmäßigkeit der Teilung einiger oder einer Zelle schließen könnte, nicht zu beobachten.

Die Seitensprosse 1. Ordnung (Fig. 14), wenn man den Mittelsproß eines jeden Wedels so betrachten darf, zeigen anfangs auch ein Scheitelwachstum mit Initialen. Nachdem jedoch die ersten Seitensprosse 2. Ordnung abgegliedert sind (Fig. 15), geht er zum Scheitelwachstum mit zwei Scheitelzellen über. Nach kurzer Zeit wird auch

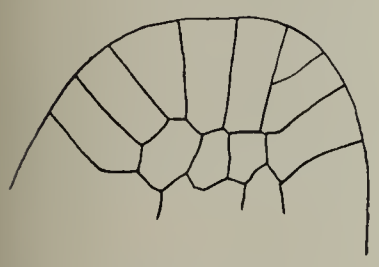


Fig. 13.

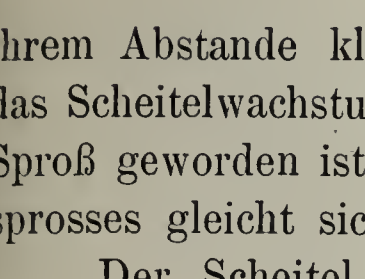


Fig. 15.



Fig. 14.

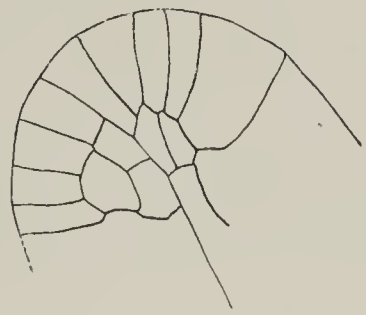


Fig. 16.

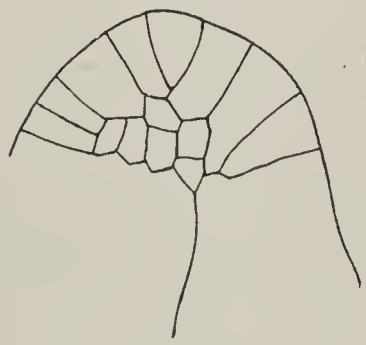


Fig. 17.

dieses aufgegeben (Fig. 16 u. 17) und der Sproß wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Die Segmentierung beim Wachstum mit zwei Scheitelzellen (Fig. 15) geht in der Weise vor sich, wie es schon bei S. Kraussiana festgestellt wurde. Es entsteht eine Scheidewand parallel zur Mediane, welche die ursprüngliche Zelle in zwei einander ähnliche und auch anfangs gleich große Zellen teilt. Darauf wird von der der Mediane angelagerten Zelle ein Segment abgeschnitten, das grundseitig, also nach innen, liegt und im Längsschnitt quadratisch erscheint. Diese Art der Segmentation kommt beiden Scheitelzellen zu. Später treten, wenn der Sproß bestrebt ist eine Biegung auszuführen, Scheidewände auf, die von der äußeren Wand der Scheitelzelle nach dem unteren Teil der älteren Segmentwand gerichtet sind. Es entstehen auf die Weise

zwei Zellen, von denen die eine im Längsschnitt rechteckig, die andere dreieckig erscheint. Geht der Sproß zum Wachstum mit einer zweischneidigen Scheitelzelle über, so verbreitert sich der Scheitel und es tritt eine Scheidewand in einer der beiden Scheitelzellen auf, die eine im Längsschnitt dreiseitige Zelle abschneidet. In dieser entsteht dann eine Scheidewand, die parallel zur älteren Segmentwand verläuft. Die weitere Segmentation ist regelmäßig und die Fruktifikationssprosse führen ebenfalls eine zweischneidige Scheitelzelle.

Die Seitensprosse (Fig. 14) treten an dem Muttersproß genau seitlich hervor und stehen in der Regel kurz nach ihrer Hervorwölbung zwischen zwei jungen Blättern. Die Vorwölbung des Seitensprosses geht in einiger Entfernung vom Scheitel vor sich. Eine Teilung der an der Außenfläche gelegenen Zellen ist anfangs nicht zu beobachten, die Auswölbung muß daher auf eine Vergrößerung der darunter liegenden kleineren Zellen zurückzuführen sein. Später teilen sich die epidermalen Zellen längs und quer, zeigen also typisches Initialwachstum. Die Verbindung mit dem zentralen Teil des Muttersprosses wird später durch die dazwischen liegenden Zellen hergestellt.

4. Selaginella grandis[1]).

Ihre Heimat ist Borneo. Die Sprosse steigen aus wurzelndem, unterirdische Ausläufer treibenden Grunde auf und bilden ein mehr oder weniger deutlich gestieltes wedelartiges Sproßsystem, welches sich wiederholt gabelig verzweigt. Regenerationssprosse an jüngeren Gabelsprossen wurden nicht beobachtet. Der untere Teil des Hauptsprosses ist, im Querschnitt betrachtet, fast kreisrund und wird von einer Stele durchzogen, die seitlich abgeplattet ist. Der obere Teil des Hauptsprosses sowie alle Nebensprosse erscheinen im Querschnitt paralleltrapezförmig. Die längere Seite der flachen Gefäßbündelstele liegt parallel zur ventralen und dorsalen Seite des Sprosses. Rein äußerlich betrachtet, zeigt das Sproßsystem die charakteristischen Eigenschaften eines Monopodiums. Unterhalb des normal angelegten Wedelsystems entstehen basipetal wechselseitig Seitensprosse, die jedoch ein kümmerliches Wachstum zeigen. In einem Falle wurde beobachtet, daß nach sehr kurzer Zeit der Scheitel eines solchen Sprosses einen Fruktifikationssproß abgliedert und dann selbst Sporophylle entwickelt.

Normalerweise entstehen diese an den Seitensprossen nach vier- bis fünffacher Gabelung. Der Endsproß des Seitenzweiges geht immer

---

1) Vgl. Goebel, a. a. O.

kurz nach der Entstehung eines Fruktifikationssprosses am Scheitel ebenfalls in einen Fruktifikationssproß über. Der letzte Seitensproß ist anfangs im Wachstum etwas rückständig. Diese Ungleichheit wird jedoch bald ausgeglichen. Der Übergang der Fruktifikationssprosse in einen vegetativen Sproß wurde an dieser Art nicht beobachtet. Ehe ein jüngerer Seitensproß Fruktifikationssprosse entwickelt, stellt sich an ihm die Erscheinung ein, daß die Mittel- und Seitenblätter im Wachstum zurückbleiben. Dieses Verhalten konnte allgemein konstatiert werden.

Die Blätter der Seitensprosse verhalten sich ganz anders wie die des Hauptsprosses. Die Mittelblätter sind an beiden klein, während sich die Seitenblätter der Seitensprosse durch eine auffallende Größe auszeichnen.



Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20.

Die Anzahl der Blätter an den Sproßgliedern ist nicht mehr konstant. Ihre Zahl ist immer größer als am Hauptsproß, die Stellung dagegen dieselbe.

Die Wurzelträgeranlagen entstehen zugleich mit der Anlage der Seitensprosse, und zwar auf der ventralen Seite. Mit Ausnahme der Fruktifikationssprosse werden an den Gabelungen aller Sprosse Wurzelträger angelegt, die sich je nach den Feuchtigkeits- und anderen Verhältnissen entwickeln oder latent bleiben.

Die Form des Scheitels, der noch keinen Nebensproß abgegliedert hat, ist im Längsschnitt konisch abgerundet und erscheint im Querschnitt fast kreisrund. Seitensprosse, die sich reichlich verzweigen, zeigen Scheitel, welche im Längsschnitt nach oben kreisförmig abgerundet sind und was ihre Größe anbetrifft, den Scheitel des Hauptsprosses darin weit übertreffen.

Der Hauptsproß (Fig. 18) führt zwei Scheitelzellen, die in derselben Weise wie bei S. Kraussiana segmentieren. Modifikationen

treten schon an den ersten Seitensprossen auf, die einen auffällig großen frischgrünen Wedel zeigen, der auch, wie schon oben erwähnt wurde, durch die Größe der Blätter von dem Hauptsproß sehr verschieden ist. Einmal zeigte sich ein Wachstum mit vier Scheitelzellen



Fig. 21. Aufsicht auf den Scheitel (von der Fläche gesehen).

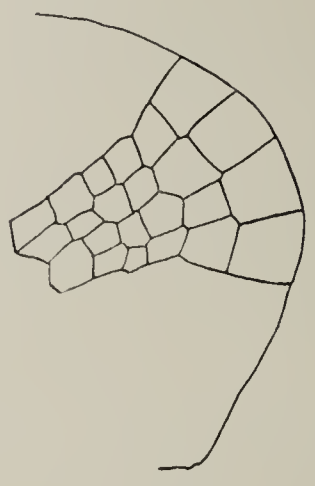


Fig. 22.

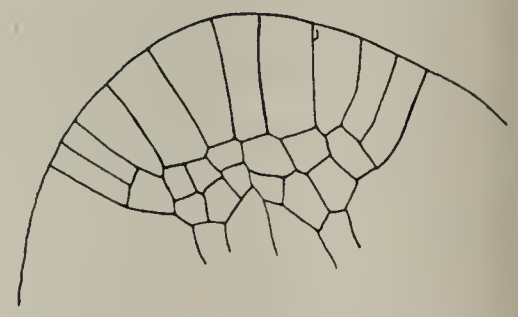


Fig. 23.

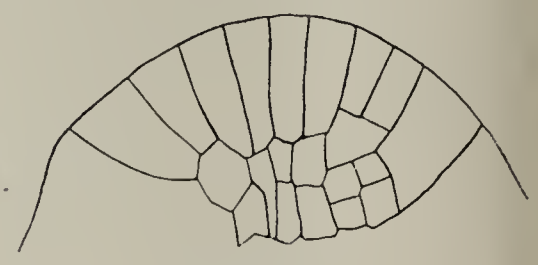


Fig. 24.

(Fig. 20, 21 u. 22), die in der Weise segmentieren, daß sie nach bestimmter Zeit zugleich vier Zellen abgliedern, die im Längsschnitt fast quadratisch erscheinen, deren Wände sich jedoch weit verzerren. Immerhin zeigt sich noch in größerer Entfernung von dem Scheitel eine ziemliche Regelmäßigkeit der Zellagen, da die Scheidewände ursprünglich alle in einer Höhe liegen. Weil sich jedoch der Scheitel auswölben muß

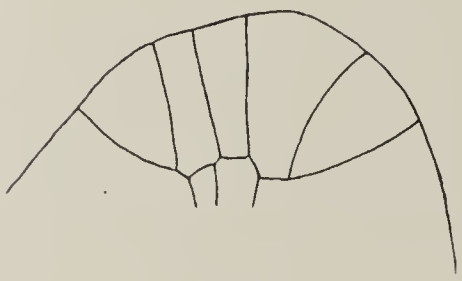


Fig. 25.

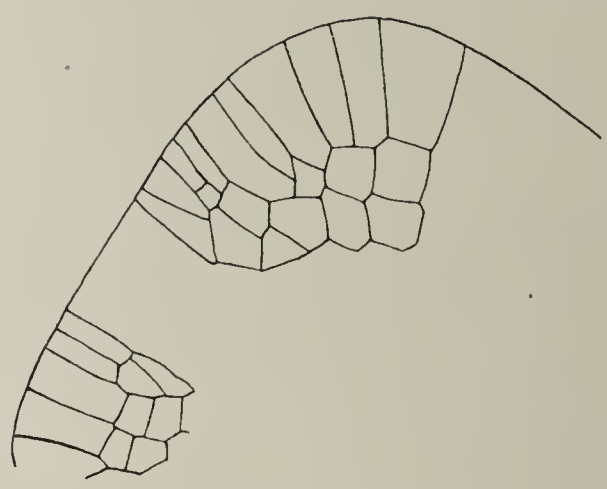


Fig. 26.

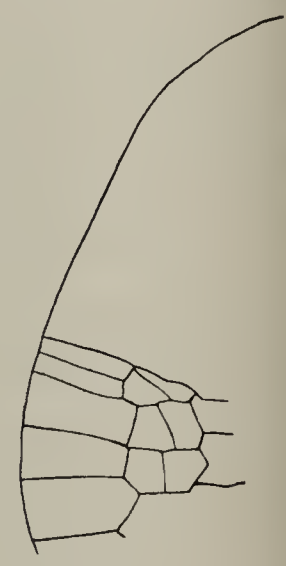


Fig. 27.

(Fig. 23 u. 24), was durch das eben beschriebene Scheitelwachstum nicht möglich ist, so treten nach bestimmten Zeiträumen in den mittleren der vier Zellen Scheidewände auf, die schräg von der äußeren Zellwand nach der der Mediane abgekehrten Seite verlaufen und im Längsschnitt dreiseitige Zellen abschneiden. Die beiden äußeren der vier Scheitelzellen

verlieren den Wert von Scheitelzellen und fungieren als Segmente. In dem nach der Mediane zu gelegenen Rest der mittleren Scheitelzellen entsteht eine perikline Scheidewand und bald darauf eine antikline, die das Wachstum mit vier Scheitelzellen wieder herstellen. Dieser Wechsel im Wachstum wurde öfter beobachtet. Die von der periklinen Wand nach innen abgeschnittenen Zellen zeigen dieselbe Segmentierung wie bei S. Kraussiana. Zuerst entsteht eine zur Mediane parallele Scheidewand, oft können auch deren zwei beobachtet werden. Darauf entstehen Segmente durch zur Mediane senkrechte Trennungswände usw. An jüngeren Sprossen (Fig. 25), die nicht mehr Seitensprosse abgliedern, also auch an Fruktifikationssprossen, treten die oben erwähnten Modifikationen des Scheitelwachstums nicht auf, sondern der Scheitel zeigt Wachstum mit zwei Scheitelzellen, die in derselben Weise segmentieren wie am Hauptsproß.

Die Seitensprosse (Fig. 26, 27) entwickeln sich in einiger Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses aus zwei Randzellen.

5. Selaginella lepidophylla.

Ihre Heimat ist Kalifornien, Mexiko und Texas.

In ihrem Habitus weicht Selaginella lepidophylla von den anderen Selaginellen bedeutend ab. Die Pflanzen sind kräftig, gedrungen gebaut und von mehr oder weniger ausgesprochenem Xerophytencharakter. Ihre Sproßsysteme sind rosettenartig gruppiert und wedelartig. Die Sprosse gehen von einem Rhizom aus und entstehen gleichseitig, so daß das ganze System schraubenartig aufgebaut ist. Die Sprosse erscheinen im Querschnitt ei- bis kreisrund. Die Stele, die in Einzahl vorhanden ist, liegt mit ihrer flachen Seite in der Ebene des Wedels. Dieser erscheint rein äußerlich betrachtet als Monopodium. Die Seitensprosse stehen wechselseitig und sind meist doppelt gefiedert. Sporophylle tragen die letzten Fiederzweige. Der Seitensproß ersten Grades geht nach Abgliederung von drei bis vier Seitensprossen selbst in einen fruktifizierenden Sproß über. In einigen Fällen konnte jedoch auch kein weiteres vegetatives Fortwachsen eines Seitensprosses beobachtet werden. Stirbt der Hauptsproß ab, oder wird er verletzt und abgeschnitten, so kann ein solcher Sproß die Fortführung des vegetativen Wachstums übernehmen. Weitere Innovationssprosse konnten nicht beobachtet werden.

Eine Verschiedenheit in der Größe der Mittel- und Seitenblätter kann man bei oberflächlicher Betrachtung nicht wahrnehmen. Sie erscheinen in ihrer äußeren Form und Größe beinahe völlig gleich.

Erst bei Anwendung einer schwachen Vergrößerung tritt ein kleiner Unterschied in der Form hervor.

Zwischen den Blättern der oberen und der unteren Seite des Stengels fällt jedoch sofort ein Unterschied auf, in dem alle Unterblätter an ihrem äußeren von dem nächst niederen bedeckten Rande rot gefärbt sind, während der übrige Teil die grüne Farbe behält. Die Blätter der oberen Seite sind vollständig dunkelgrün und werden auch nicht im Alter rot gefärbt.

Adventivsprosse entstehen an Nebensprossen, meist erst wenn der Wedel seine volle Ausbildung erhalten hat und anfängt abzusterben. Die Entwicklung der Adventivsprosse vollzieht sich derart, daß am Nebensproß homodrom Seitensprosse höheren Grades entstehen. Es

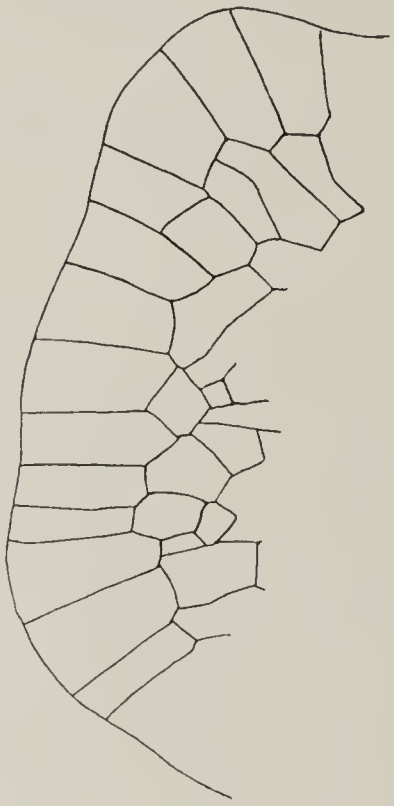


Fig. 28.

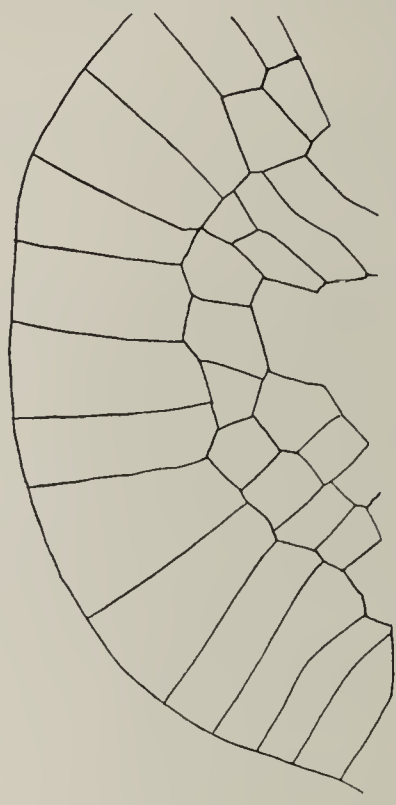


Fig. 29.

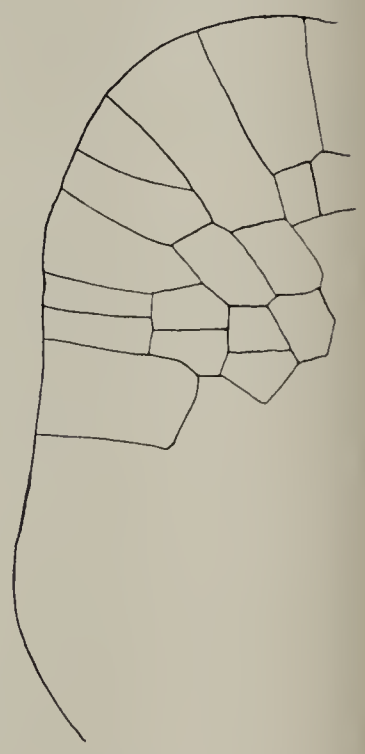


Fig. 30.

bildet sich eine Rosette und die Sprosse werden bald selbständig auch in ihrer Ernährung, da sich die Wurzelträgeranlagen in den Sproßgabeln entwickeln und Wurzeln aussenden. Diese Art der Vermehrung findet sich sehr häufig, so daß die Gärtner diese Neubildung von Pflanzen an älteren Wedeln in ausgiebiger Weise zur Vermehrung benutzen. An den Seitensprossen meist dritten Grades bilden sich immer die beiden letzten Triebe zu Fruktifikationssprossen um.

Wurzelträgeranlagen fanden sich bei allen Verzweigungen, und zwar entstehen diese zugleich mit der Anlage der Abzweigung und waren immer dorsal gelagert. Eine Entwicklung der Wurzelträgeranlage zu vegatativen oder fruktifizierenden Sprossen konnte bei S. lepidophylla nicht konstatiert werden.

Der Kegel erscheint im Querschnitt als Ellipse, deren schwächer gekrümmte Seiten ventral und dorsal am Sproß gelagert sind. Im Längsschnitt betrachtet, zeigt der Vegetationsscheitel die Form eines Halbkreises. Die Scheitel der Seitensprosse nehmen entsprechend ihrer Entfernung vom Hauptsproß an Größe ab und werden kegelförmig. Die Seitensprosse stehen wechselseitig am Hauptsproß. In der Scheitelregion verläuft dieser zickzackförmig gekrümmt, da er bei der Entstehung der Seitensprosse von diesen abgedrängt wird. Später verlieren sich diese Abweichungen.

Das Scheitelwachstum am Hauptsproß (Fig. 28, 29 u. 31) muß als typisches Initialenwachstum bezeichnet werden. Auch an den Seitensprossen 1. Ordnung finden sich noch Initialen; diese gehen jedoch bei der Entstehung der Fruktifikationssprosse verloren, und es entsteht schon bei der Anlage derselben eine drei- oft auch vierseitige Scheitelzelle (Fig. 33). Jedenfalls ist die Anzahl der Seiten nicht

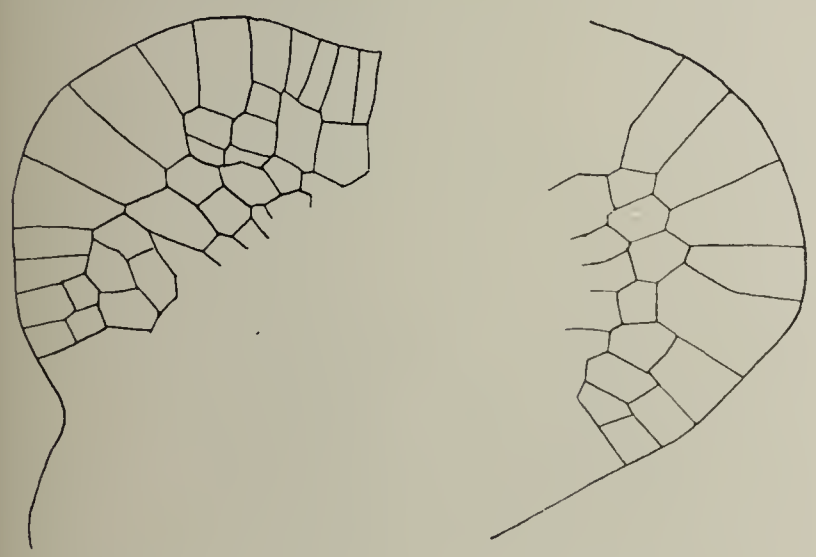


Fig. 31.

Fig. 32.

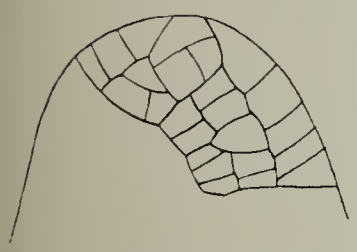


Fig. 33. Aufsicht auf den Scheitel (von der Fläche gesehen).

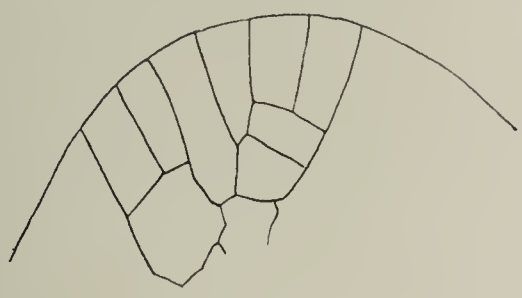


Fig. 34.

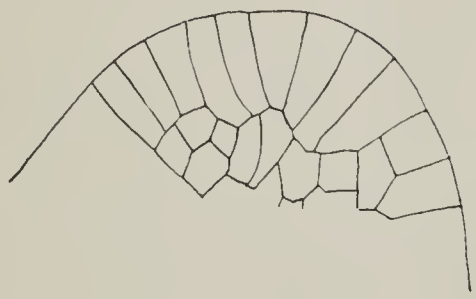


Fig. 35.

konstant. Die Art und Reihenfolge der Entstehung der Segmente scheint auch sehr variabel zu sein. Wir haben es hier also offenbar erst mit einer Entwicklung oder noch nicht ganz vollzogenen Rückbildung des Scheitelwachstums mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle zu tun. Der Längsschnitt eines Scheitels (Fig. 32), der mit einer Scheitelzelle wächst, zeigt insofern ein von der gewöhnlichen Art der Segmentierung abweichendes Bild, als in vielen Fällen die entstehende Scheidewand die grundsichtige Wand und nicht die gegenüberliegende trifft. Nur zweimal konnte letzteres bei alten Frukti-

fikationssprossen (Fig. 34, 35) festgestellt werden und außerdem einmal (Fig. 30) bei der Entstehung eines Fruktifikationssprosses am Seitensproß ersten Grades. Das Auftreten der Scheidewände in den Segmenten ist regelmäßig. Es entsteht zuerst eine perikline Wand, darauf in der äußeren Teilzelle eine antikline, in der inneren zuerst eine perikline und dann eine antikline.

Über eine Regelmäßigkeit in der Segmentierung bei Initialwachstum läßt sich nur aussagen, daß von Zeit zu Zeit eine perikline Wand in jeder randständigen Initiale auftritt, darauf wird die äußere Restzelle durch ein bis zwei antikline Wände zerlegt.

Schreitet ein Sproß zur Abzweigung eines Seitensprosses, so verbreitert sich dieser (Fig. 28) und es gehen aus den seitlichen Randzellen des Scheitels die Initialen des Haupt- und Nebensprosses hervor. Die Teilung ist also eine dichotomische. An den Seitensprossen 1. Ordnung konnte dieselbe Art der Verzweigung festgestellt werden.

6. Selaginella uncinata

wird schon seit längerer Zeit bei uns kultiviert, besonders eine Varietät mit irisierenden Blättern. Sie stammt aus dem südlichen China. Der Hauptsproß erscheint bei oberflächlicher Betrachtung als Monopodium. Zu beiden Seiten befinden sich wechselseitig Wedelsysteme. Die Sprosse sind niederliegend oder kletternd, überall wurzelnd und dorsiventral. An den Wedeln findet sich doppelte Fiederung. Vegetative Vermehrung geschieht nur durch Absterben der älteren Sproßglieder und dadurch entstehende Vereinzelung der jüngeren. Näher charakterisiert wird S. uncinata dadurch, daß die Seitenblätter überall am Rand ohne Haarzähnchen sind und daß sich der Sproß oft nur monostelisch mit Tendenz zur Tristelie verhält. Die Mittelblätter sind herzförmig ansitzend ohne deutlich gestieltes äußeres Ohr und nicht herablaufend. Die Stelen sind flach und liegen parallel zur ventralen und dorsalen Seite der Pflanze. Im Querschnitt erscheinen Haupt- und Nebensprosse kreisrund, oft auch schwach geflügelt. Die Mittelblätter stehen auf der dorsalen, die Seitenblätter auf der ventralen Seite. Zahl und Stellung der Blätter am Hauptsproß ist nicht konstant. An den Seitensprossen 1. Ordnung sind in der Regel je fünf Mittel- und Seitenblätter vorhanden. Auch hier ist die Stellung unregelmäßig.

Der Aufbau des Sproßsystems weicht sehr von dem an anderen Selaginellen ab. Der Gipfelsproß übernimmt nicht die Weiterführung des Sprosses, auch nicht einer seiner Seitensprosse 1. Ordnung, sondern unterhalb dieser entsteht später ein Seitensproß, der wiederum ein

Wedelsystem entwickelt. Die Entstehung der Seitensprosse ist wechselseitig. Später strecken sich die einzelnen Sproßglieder und es entsteht ein Sympodium. Auffallend ist ferner, daß sich die einzelnen Wedelsysteme mit ihren flachen Seiten gegenüberstehen. Durch spätere Drehungen der Sproßachse verliert sich diese Regelmäßigkeit. Jedenfalls läßt sich durch eine Pflanze mit mehreren Wedelsystemen keine gemeinsame Ebene legen.

Oft wird dieses Wachstum ergänzt durch Adventivsprosse, die an älteren Sproßgliedern entstehen und sich von unten nach oben, also akropetal entwickeln. Ihre Zahl ist nicht konstant, wie überhaupt die Entwicklung ganz von den örtlichen Verhältnissen abhängt. Die einzelnen Wedel können nicht Ausgangspunkt eines neuen Hauptsprosses werden, sondern sie sterben nach einer gewissen Zeit ab.

Tritt dieser Zustand ein, so entstehen Innovationssprosse, die sich zu beiden Seiten der Artikulation entwickeln, welche sich zwischen Haupt- und Nebensprossen findet. Ihr Ausgangspunkt ist also derselbe wie der der Stützwurzeln bei anderen Selaginellen, jedoch mit der Abweichung, daß ihre Anlage doppelseitig ist. In vielen Fällen entwickeln sich auch normalerweise Stützwurzeln aus diesen Anlagen, die sich reichlich verzweigen und eine große Länge erreichen können. Eine der beiden Anlagen bleibt jedoch in diesem Falle meistens unentwickelt. Stirbt der Seitensproß ab, so entstehen aus beiden Anlagen Seitensprosse, die sich in ihrem Wachstum genau wie Hauptsprosse und untere Adventivsprosse verhalten. Der Pflanze ist somit reichlich Gelegenheit gegeben sich vegetativ zu vermehren. Aus den beiden Stützwurzelanlagen entwickelt sich also entweder ein oder zwei vegetative Sprosse oder ein Sproß und eine Stützwurzel oder nur eine Stützwurzel. In letzterem Falle bleibt demnach eine Anlage, und zwar meist die dorsale latent. Zwei Stützwurzeln nebeneinander konnten nicht beobachtet werden. Meist entwickeln sich aus den ventralen Anlagen Stützwurzeln und aus den dorsalen Adventivsprosse. An den Seitensprossen konnten Stützwurzelanlagen nicht beobachtet werden.

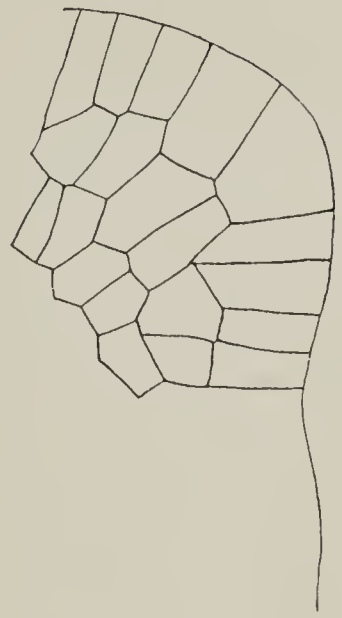


Fig. 36.

Die Nebensprosse entstehen genau seitlich und zeigen in ihrer Entstehung kein bestimmtes Verhältnis zu einem Blatt oder zu einer Blattanlage. Der führende Sproß, von dem sich die Seitensprosse abgliedern, ist immer größer und wächst schneller als dieser.

Der Vegetationskegel am sogenannten Hauptsproß ist im Längsschnitt betrachtet groß und halbkugelförmig abgerundet. Im Querschnitt erscheint er als Ellipse, deren schwächer gekrümmte Seite Ventral- und Dorsalseite der Sprosse sind. Die Größe der Scheitel nimmt mit zunehmender Abgliederung von Seitensprossen ab und ist dann ebenso wie die an den Seitensprossen höheren Grades kegelförmig abgestumpft. Das Scheitelwachstum ist bei S. uncinata sehr einförmig. Bei allen Vegetationskegeln wurde ein Scheitelwachstum mit Initialen gefunden.

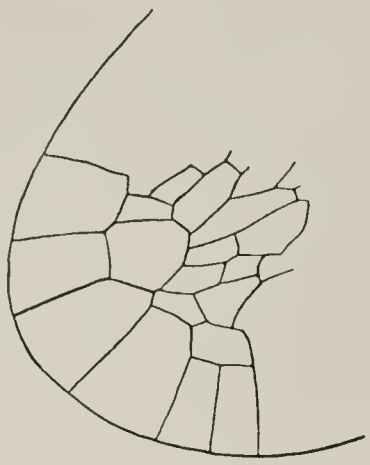


Fig. 37.

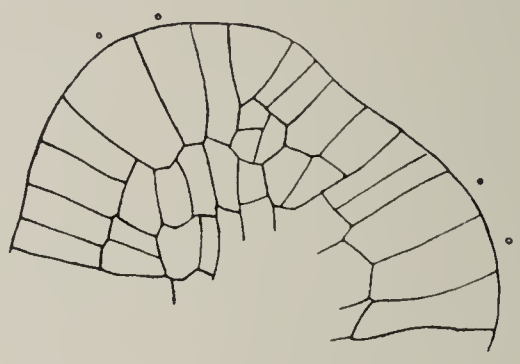


Fig. 38.

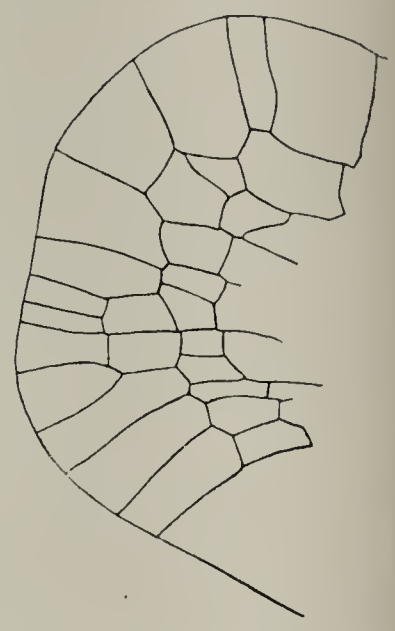


Fig. 39.

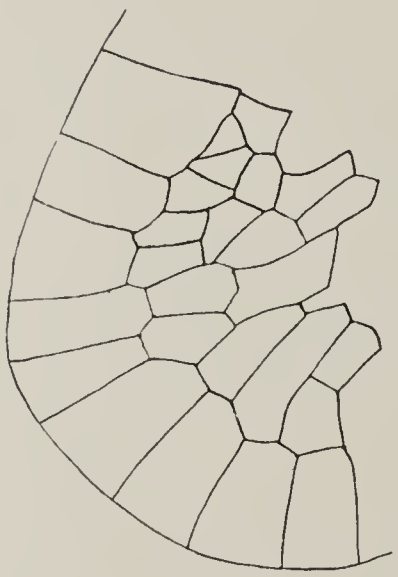


Fig. 40.

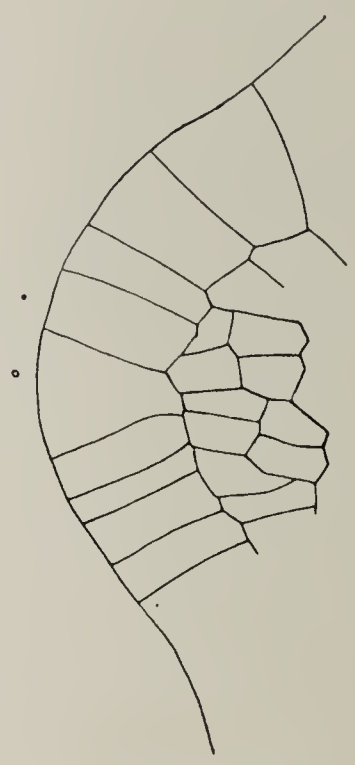


Fig. 41.

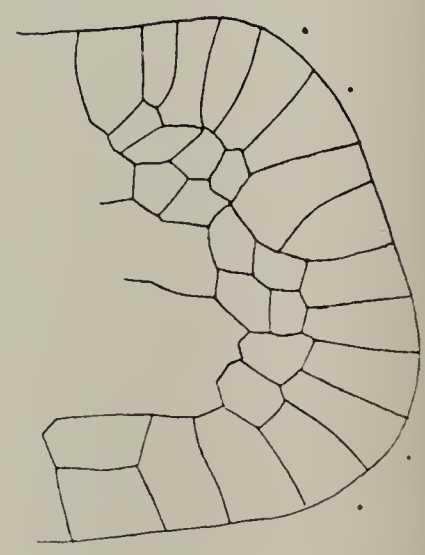


Fig. 42.

Es gelang nicht die Abgliederung von Zellen auf eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zurückzuführen (Fig. 37, 39, 40, 45). In einigen Fällen (Fig. 36, 38, 41, 42, 43, 44) konnte jedoch beobachtet werden, daß sich zwei Zellen am Gipfel regelmäßig teilten. Nach innen wird eine Zelle abgegliedert, die sich zuerst längs und dann quer teilt. Die Mutterzelle teilt sich darauf ebenfalls längs und dann quer. Das nach dem Inneren des Scheitels abgeschnittene Stück ist immer kleiner als

das äußere. Eine Mediane wurde ebenfalls beobachtet. Es sind also geringe Ansätze oder Reste von Wachstum mit zwei Scheitelzellen vorhanden, wie es bei S. Kraussiana konstatiert werden konnte. Sehr deutlich werden diese Anzeichen, wenn die Pflanze vegetativ viel zu leisten hat, also an den Seitensprossen ersten Grades (Fig. 36, 38, 42, 43), da hier kurz nacheinander eine große Anzahl von Nebensprossen abgegliedert werden. Später verschwinden diese Anzeichen wieder (Fig. 45). Auch schon aus dem Grunde läßt sich die oben aufgestellte Behauptung rechtfertigen, weil sich die Seitensprosse am Hauptzweig immer aus zwei Randzellen entwickeln (Fig. 38, 41, 42, 44), welche eine Mediane bilden und nach innen kleinere Zellen abschneiden.

Über die Art der Verzweigung bei Selaginellen, die ein Wachstum mit Initialen aufweisen, ist sehr wenig Sicheres auszusagen. Bruch-

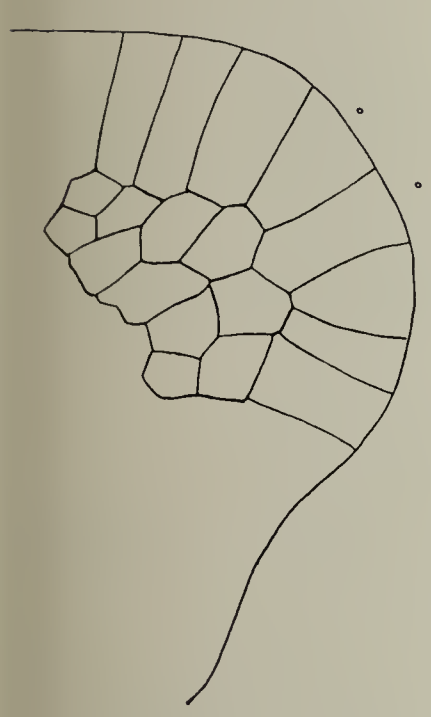


Fig. 43.

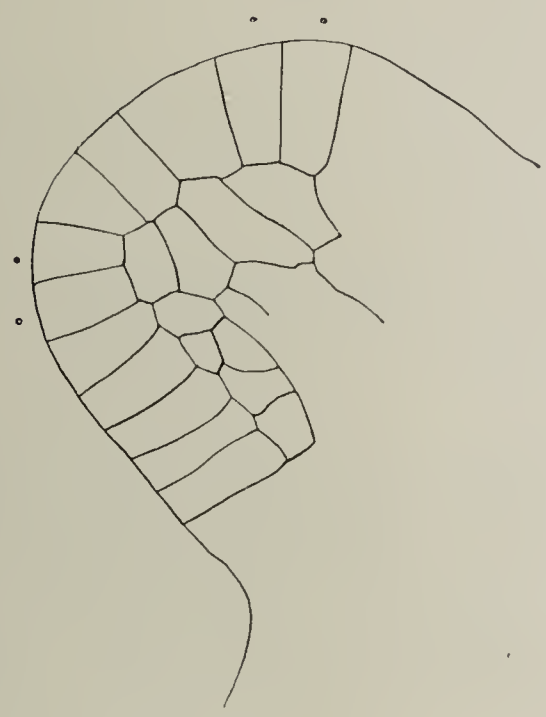


Fig. 44.

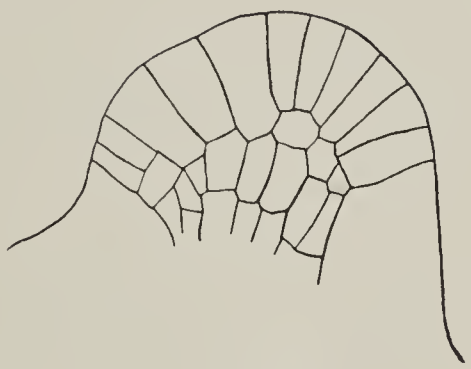


Fig. 45.

mann bezeichnet bei den von ihm untersuchten Selaginellen, die mit Initialen wachsen, die Verzweigung als eine modifiziert dichotomische.

Auch die Verzweigung von Selaginella uncinata (Fig. 38, 39, 42, 44, 45) muß als eine solche bezeichnet werden, da dieser immer eine Verbreiterung des Scheitels vorausgeht und die Initialen desselben ihr Wachstum einstellen. Die seitlich von diesen gelegenen Randzellen werden Initialen der Teilsprosse. An allen Sprossen ist die Verzweigung dieselbe. Fruktifikationssprosse konnten bei S. uncinata nicht beobachtet werden.

Hauptergebnisse.

Der Scheitel der führenden Sprosse ist halbkugelförmig oder wenigstens annähernd halbkugelförmig, bei den Seitensprossen parabel-

förmig. Seine Größe nimmt mit zunehmender Entfernung vom führenden Sproß ab.

Übersicht über die Art des Scheitelwachstums an den untersuchten Spezies von Selaginellen.

S. Kraussiana.
Hauptsproß: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß zweiten und höheren Grades: eine dreiseitige Scheitelzelle.
Fruktifikationssproß: Initialen.

S. umbrosa.
Überall eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. gracilis.
Hauptsproß: Initialen.
Seitensproß 1. Ordnung nach Abgliederung einiger Seitensprossen 2. Ordnung: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß 1. Ordnung später: eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. grandis.
Hauptsproß: zwei vierseitige Scheitelzellen.
Seitensproß: vier vierseitige Scheitelzellen. (Kann als Modifikation des Scheitelwachstums mit zwei vierseitigen Scheitelzellen aufgefaßt werden.)
Sprosse höherer Ordnung: eine zweischneidige Scheitelzelle.

S. lepidophylla.
Hauptsproß: Initialen.
Fruktifikationssproß: eine drei- oder vierseitige Scheitelzelle (undeutlich). Wahrscheinlich Rückbildung vom Scheitelwachstum mit einer zwei- oder dreischneidigen Scheitelzelle.

S. uncinata.
Initialen. Geringe Ansätze oder Reste eines Scheitelwachstums mit zwei vierseitigen Scheitelzellen.

Bei allen Selaginellen entstehen die Seitensprosse genau seitlich ohne jede Beziehung zu einer Blattanlage. Später kann der Blattgrund eines anliegenden Blattes sich so stark entwickeln, daß der Sproß axillar zu stehen scheint.

Übersicht über die Art der Verzweigung bei den untersuchten Arten.

S. Kraussiana.
: Hauptsproß: echt dichotomisch. (Die beiden ursprünglichen Scheitelzellen stellen ihr Wachstum ein.)
: Seitensproß: dichotomisch. In einigen Fällen führt die ursprüngliche Scheitelzelle den Sproß weiter und es entstehen die Scheitelzellen des Seitensprosses in einiger Entfernung vom Mutterscheitel. (Modifikationen, siehe Abhandlung.)

S. umbrosa.
: Seitensprosse entstehen in nicht unbedeutender Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. gracilis.
: Seitensprosse entstehen in einiger Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. grandis.
: An allen Sprossen entstehen die Seitensprosse in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Muttersprosses.

S. lepidophylla.
: Scheitel des Hauptsprosses verbreitert sich. An den beiden lateralen Eckseiten wölben sich die Scheitel der Tochtersprosse hervor. Dichotomie am Seitensproß höherer Ordnung undeutlich.

S. uncinata.
: Alle Sprosse teilen sich modifiziert dichotomisch.

Unter Heranziehung der Ergebnisse von Treub und Bruchmann kann die Behauptung aufgestellt werden, daß Selaginellen, die mit einer Scheitelzelle wachsen, sich monopodial verzweigen, andere, die Initialen führen, echte oder modifizierte Dichotomie zeigen. Zwischen beiden Arten der Verzweigung gibt es Übergänge, so daß oft eine Entscheidung über die Art der Verzweigung unmöglich ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Wand Arthur

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums und der Verzweigung bei Selaginella 237-263