

Von den Wurzelträgern der *Selaginella Kraussiana* A. Br.

Von H. Bruchmann.

Hierzu Tafel V und VI.

Bei den Selaginellen finden sich zwischen Blattspross und Wurzel eigenartige Organe als Zwischenglieder eingeschaltet vor, die einzeln oder paarweise an den Verzweigungswinkeln der Stengel ihren Ursprung nehmen, blattlos sind und wie der Blattspross durch eine derbe Epidermis gegen äussere Einflüsse geschützt werden. Sie funktionieren als Zuleitungsorgane, indem sie die von den Wurzeln aus dem Boden herbeigebrachten Nährstoffe den Blattsprossen zuführen. Bei einigen *Selaginella*-Arten treten diese Gebilde durch ihre ansehnliche Grösse deutlich hervor, so bei den plagiotropen Formen (z. B. bei *Sel. Martensii*), wogegen sie bei den kriechenden Arten klein und leicht übersehbar erscheinen.

Nägeli und Leitgeb¹⁾ erkannten zuerst, dass diesen Organen, welche vorher für Wurzeln gehalten wurden, gerade diejenigen Merkmale fehlen, welche eine echte Wurzel charakterisieren, und nannten sie, da aus ihnen die eigentlichen Wurzeln dieser Pflanzen hervorstüben, „Wurzelträger“.

Über diese Gebilde harren noch eine Reihe von Fragen der Lösung. Einigen Selaginellen werden die Wurzelträger ganz abgesprochen, so von Nägeli und Leitgeb¹⁾ der *Sel. laevigata* und der *Sel. cuspidata*. Nach Wojinowic²⁾ fehlen sie der *Sel. lepidophylla*. Behrens³⁾ findet an *Sel. denticulata* und *Sel. helvetica* keine Wurzelträger, sondern nur echte Wurzeln.⁴⁾

Solchen Angaben entgegen ist von mir auf Grund einer Reihe von Beobachtungen die Behauptung aufgestellt worden, dass alle *Selaginella*-Arten Wurzelträger besitzen, welche Organe,

1) C. Nägeli u. H. Leitgeb, Entstehung u. Wachstum der Wurzeln (Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. Bd. IV 1868 pag. 130).

2) W. P. Wojinowic, Beiträge zur Morphologie, Anatomie u. Biologie der *Sel. lepidophylla* Spring. Breslau 1890.

3) J. Behrens, Über die Regeneration bei den Selaginellen (Flora, Ergänzungsblatt LXXXIV, 1897, pag. 163).

4) Vergleiche auch Goebel in Schenks Handbuch der Bot. III p. 342 und der Organographie der Pflanzen p. 437—39.

den Umständen entsprechend, klein oder groß, schwach oder stark verzweigt oder unverzweigt vorkommen.¹⁾

Die interessante Erscheinung der Umbildung der Wurzelträger in beblätterte Sprosse, über die zuerst von Hofmeister²⁾ als „eine bekannte Tatsache“ berichtet wurde, und welche darauf Pfeffer³⁾ und später Behrens⁴⁾ untersuchten, ist noch nicht entwicklungsgeschichtlich dargelegt. Auch die Wachstumsweise dieser Organe, die Nägeli u. Leitgeb⁵⁾ von *Sel. Kraussiana* und *Sel. Martensii* geben, ist nicht in Einklang zu bringen mit der durch Treub⁶⁾ von *Sel. Martensii* dargelegten anderen Auffassung. In der Literatur wird nun zwar die letztere als die richtige und allgemein für alle Arten gültig angesehen, ob aber mit Recht, haben erst weitere Untersuchungen zu entscheiden.

Endlich begegnet man auch bei der morphologischen Deutung dieser Organe verschiedenen Meinungen. (Vergl. darüber z. B. Goebel, *Organographie der Pflanzen* p. 439 und Hieronymus, *Selaginellaceae* in Englers *Natürliche Pflanzenfamilien* I. Teil, III. Abt. Pteridophyta, Leipzig 1902, pag. 642.) Aber weitere Studien dieser Organe dürften auch in dieser Frage wünschenswerte Aufklärung erwarten lassen.

Hier sollen uns in der folgenden Abhandlung die Wurzelträger der bekanntesten und in unseren Gewächshäusern verbreitetsten afrikanischen Art Aufschlüsse über die Natur dieser Organe bringen.

Die Keimwurzelträger.

Bei dem Studium der Keimesentwicklung von *Sel. spinulosa* entdeckte ich, daß diese Keimpflanzen sowie die der anderen Arten dieser Gattung nicht nur ein Wurzelgebilde, sondern stets noch zwei andere dazu am Grunde ihres hypokotylen Gliedes hervorbringen, was bis dahin übersehen war; auch konnte ich die wichtige Tatsache konstatieren, daß schon diese drei ersten Wurzeln nicht direkt, sondern in kleinen, von der Keimpflanze zunächst gebildeten Wurzelträgern, die wir die Keimwurzelträger nennen wollen, entstehen.

1) H. Bruchmann, *Untersuchungen über Sel. spinulosa* A. Br. (Gotha, Fr. Andr. Perthes, 1897) pag. 39.

2) W. Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen der Keimung usw. höherer Kryptogamen* (Leipzig 1851) pag. 117.

3) W. Pfeffer, *Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella* (Hannsteins Bot. Abh. Bd. I 1871) pag. 67.

4) loc. cit.

5) loc. cit.

6) M. Treub, *Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii*, Leiden 1877.

Eine ältere Keimpflanze von *Sel. Kraussiana* (Fig. 1 Taf. V) kann in bezug auf Anordnung ihrer Organe und die Verzweigungsweise als Grundform der ganzen Gattung gelten. Ihre Organe, die Sprosse und Wurzelträger, treten stets an den Auszweigungsstellen in zwei sich kreuzenden Ebenen auf. Am Grunde des hypokotylen Gliedes bilden das Hypokotyl h und der Wurzelträger w^1 die eine und die Wurzelträger w^2 und w^3 die andere Ebene. Die erste Sprossverzweigung, die hier unmittelbar nach der Anlage der Keimblätter auftritt, ist stets dichotomisch, die darauffolgenden meist monopodial. Bei diesen Verzweigungen stehen die Blattsprosse in der einen für ihre assimilatorische Tätigkeit wichtigsten Ebene und in der zu dieser gekreuzten die paarweise oder einzeln auftretenden Wurzelträger.

Die Keimwurzelträger selbst werden von einer kleinen Gruppe meristematischer Zellen nur als sehr unscheinbare Zellhöcker ausgebildet und zwar der erste schon vom Embryo in der Spore. Der zweite und dritte zeigen sich später und meist zugleich am Grunde des hypokotylen Gliedes zu einer Zeit, in der die Keimpflanze ihre ersten Blätter entfaltet hat. Wenn die letzteren Wurzelträgerhöcker auch etwas stärker als der erstere hervortreten, lassen sie doch ein Scheitelwachstum mit einer Gipfelzelle nicht erkennen, und schon früh zeigt sich in ihrer Spitze die Scheitelzelle für Anlage der einzigen Wurzel (Fig. 6a), die jeder Keimwurzelträger hervorbringt. Sind diese Wurzeln hervorgewachsen, so erscheinen ihre Wurzelträger als sehr kurze, basale Stielchen, welche die derbere Epidermis des Hypokotyls besitzen, und von denen sich die Wurzeln äußerlich durch eine zarte und rhizoidenbildende Oberfläche deutlich unterscheiden. (Fig. 7 u. 8.)

Einen fernerer Beweis für die Echtheit der Keimwurzelträger bildet ihre Fähigkeit, sich in Sprosse umzuwandeln. Schneidet man den eben über die Erdoberfläche tretenden Keimpflanzen ihre Sprossspitze mit den beiden Keimblättern ab, so werden nach 6 bis 8 Wochen deutlich die Anfänge solcher Regeneration und nach etwa doppelter Zeit die umgebildeten Wurzelträger als Blattsprosse erkennbar. Man erhält so leicht die Wurzelträger 2 u. 3 als Blattsprosse (Fig. 3, 4, 7 u. 8). Den ersten Keimwurzelträger zu einem Blattspross umzuwandeln gelingt nicht leicht, da dann dem Embryo frühzeitig schon in der Spore die Sprossspitze genommen werden muß (Fig. 2). Um den Wurzelträger No. 4 in Blattsprosse austreiben zu lassen, sind die jungen Gabeläste zu stützen (Fig. 5).

Die Entwicklungsgeschichte dieser Umwandlungen ist deswegen

leicht zu verfolgen, weil die ganzen Keimpflanzen ohne Zerlegung einer mikroskopischen Betrachtung zugänglich sind. Man kann nun zwei Formen der Umbildung auseinander halten, die am besten bei den Keimwurzelträgern 2 und 3 zu beobachten sind. Wurde die Keimpflanze zu der Zeit gestutzt, als die Wurzelträger eben durch eine kleine Meristemgruppe ihre Entwicklung begannen, so wird der Vegetationspunkt des Trägers unmittelbar in den des Sprosses übergeführt, von dem sich seitlich und unabhängig die ersten Blätter wie die Keimblätter am Embryo bilden (Fig. 7). War dagegen der kleine Trägerhöcker schon entwickelt und hatte er die Scheitelzelle der Wurzelanlage differenziert, also den Zustand, den Fig. 6 darstellt, erreicht, so tritt seitlich unterhalb der Wurzelscheitelzelle infolge der Wucherung eines Meristems die Sprossknospe hervor. Die Träger spitze mit der endogenen Wurzelanlage wird zur Seite gedrückt und verwächst. In wenigen Fällen bei *Sel. Kraussiana*, häufiger bei *Sel. Poulteri* bleibt der Wurzelträger der Sprossanlage erhalten und treibt an der Basis des neuen Sprosses die Wurzel aus (Fig. 9 *wt*). Haben die Keimwurzelträger ihre Wurzeln aus ihrer Spitze hervortreten lassen, so gelingt ihre Umwandlung in Sprosse nicht mehr.

Das Wachstum dieser Sprossanlagen, die an Stelle der drei Keimwurzelträger entstehen können, und deren Führung an die Erdoberfläche geschieht durch ein gleiches interkalares Wachstum, wie bei dem Hypokotyl der Keimpflanzen, auch ist der Bau derselben genau der des Hypokotyls, so daß also an dem ersten Verzweigungsknoten am Fusse des Keimlings vier gleichwertige Sproßglieder ihren Ursprung finden können.¹⁾

Entwicklung und Bau der Wurzelträger älterer Pflanzen.

Bis dahin ist nur die Entwicklung der Wurzelträger von *Sel. Kraussiana* und *Sel. Martensii* genauer untersucht worden. Nägeli und Leitgeb²⁾, die namentlich diese Organe an erster Art eingehender prüften, glaubten in dem hier gefundenen Entwicklungsgange die für alle Arten giltige Norm entdeckt zu haben und übertrugen denselben auch auf *Sel. Martensii*. Treub³⁾ aber kommt durch seine Untersuchungen an letzterer Art zu einer ganz abweichenden Darstellung des Entwicklungsganges, welcher denn jetzt

1) Über den Bau der Hypokotyle der Selaginellen siehe: Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

2) Beiträge zur wiss. Bot. Bd. IV, 1868.

3) *Selaginella Martensii*, Leiden 1877.

als der allgemein gültige angesehen wird.¹⁾ Allein das nähere Studium der Wurzelträger führt keineswegs auf eine für alle Selaginellen geltende einheitliche Entwicklungsweise. Vielmehr zeigen sie in ihrer Anlage, ihrem Wachstum und Bau mannigfache Verschiedenheiten, die am besten bei einer Einteilung der Selaginellen nach diesen in Frage stehenden Organen in Typen zum klaren Ausdruck kommen dürften. Uns soll hier zunächst nur der Typus der Wurzelträger von *Sel. Kraussiana* beschäftigen.

Nägeli und Leitgeb²⁾ lehrten an dieser Pflanze einen Wurzelträger von einer echten Wurzel unterscheiden. Diese kriechende dorsiventrale Form mit der den Selaginellen eigentümlichen, in einer Ebene ausgeführten Verzweigung erzeugt auf der dorsalen Seite unterhalb jeder Auszweigung je einen Wurzelträger. Derselbe entsteht meist nahe dem Winkelscheitel der Verzweigung und wächst von hier in jedem Falle von dem zur Hauptachse umgebildeten stärkeren Gabelaste in rechtwinkliger Richtung ab um den schwächeren Seitenast herum dem Boden zu. So haben wir hier also mit den alternierend nach rechts und links ausgebildeten seitlichen Verzweigungen auch jedesmal zu dieser in kreuzender Ebene je einen (bei anderen Arten je zwei) Wurzelträger.

Es gelang Nägeli und Leitgeb nicht, die Anlage und die ersten Entwicklungsstadien dieses Organes zu verfolgen. Man kann sich aber leicht hierüber unterrichten, wenn man die Spitze namentlich solcher Sprosse, die äußerlich eine Verzweigung noch nicht erkennen lassen, durch Querschnitte zerlegt und diese durchmustert. Das erste Auftreten des Vegetationspunktes eines Wurzelträgers läßt sich hier nicht als aus dem Vegetationspunkt des Stengels direkt hervorgehend nachweisen. Aber schon nach der eben eingetretenen Gabelung der Sprosse, in anderen Fällen auch etwas später, sind immer an den entsprechenden Orten, also adventiv, die ersten Stadien einer Wurzelträgeranlage bemerkbar. An solcher der Pflanze inhärenten Stelle, an welcher der Wurzelträger entsteht, tritt aus dem noch embryonalen Gewebe der welligen Sproßperipherie eine Zelle durch ihre Größe besonders hervor (*v* in Fig. 11). Gleichzeitig findet man die Zellen der Nachbarschaft, namentlich diejenigen, die in einem Halbkreise nach der Seite der Hauptsproßachse die Anlagezelle um-

1) Vergl. z. B. Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 438, Hieronymus, Selaginellaceae in Englers Pflanzenfamilien pag. 642.

2) Beiträge zur wiss. Bot. Bd. IV, 1868.

stellen, reich mit plasmatischen Stoffen angefüllt (*e* in Fig. 11 im Längsschnitt gesehen). Im Sprossinneren, in welchem sich um diese Zeit die ersten Differenzierungen der Bündelelemente bemerkbar machen, wird der Bündelanschluß der jungen Anlage, der sich meist an die Sprossmitte anlegt, eingerichtet, indem parenchymatische Rindenelemente durch Teilungen in langgestreckte zerlegt werden, deren Richtung auf die hervorgehobene große peripherische Mutterzelle des Wurzelträgers führt (vgl. Fig. 11 und 14).

Die ersten in der peripherischen Anlagezelle auftretenden Teilungen sind schief auf ihre Basis gestellt und erzielen in meist drei Teilungen die Herstellung einer dreiseitigen pyramidenförmigen Endzelle, die auch Nägeli und Leitgeb für den Scheitel des jungen Wurzelträgers feststellten. Gleichzeitig aber mit den ersten Teilungen in der Scheitelzelle und der Differenzierung des Gewebes unter derselben im Sprossinnern beginnen auch die mit plasmatischen Stoffen reich ausgestatteten Zellen der Nachbarschaft mehr als das andere Gewebe des Sprosses zu wachsen und eine Erhöhung aufzutreiben (vgl. *e* in Fig. 11, 14 und 15). Durch diese interkalare Wachstumszone an der Wurzelträgeranlage wird die oben erwähnte Umlegung des jungen Wurzelträgers von seiner Basis her vorgenommen und die aufrechte Wachstumsweise verhindert. Fig. 14 auf Taf. V stellt eine vollständige junge Anlage des Wurzelträgers an der Sprossperipherie dar. Die dreiseitige Scheitelzelle (*v*) am Gipfel derselben hat erst wenige Teilungen vorgenommen, und seitlich davon sorgt die mit *e* bezeichnete Gewebepartie des Sprosses, die nicht den Teilungen der Scheitelzelle entstammt, durch ihr energisches Wachsen wie später durch die Streckung der Zellen für die schiefe Stellung und Umbiegung der Anlage. Es läßt sich also die Entstehung der Wurzelträger nicht allein auf eine Zelle der Sprossperipherie, sondern immer auch auf eine gleichzeitige Anlage des für die Schiefstellung sorgenden Umlegehöckers zurückführen.

In einigen Fällen bleibt es zunächst bei der Hervorbildung der jungen Anlage des Wurzelträgers, und die Weiterbildung wird aufgeschoben. Man findet dann an der Entstehungsstelle des Trägers einen unscheinbaren Höcker, den Umlegehöcker, dem nach der dem Nebensprosse zugekehrten Seite die schlummernde Gipfelzelle der Anlage aufsitzt und auf weitere Anregung zum Wachstum harrt.

In anderen Fällen, in welchen selbst an älteren Sprossen an der in Frage kommenden Stelle eine Wurzelträgeranlage äußerlich nicht bemerkt wird, dürften doch im Innern der Sprosse die Anschlüsse

einer solchen an die Bündelelemente vorgesehen sein, so daß einer nachträglichen späteren Ausbildung des fraglichen Organes nichts im Wege steht.

Die dreiseitig pyramidenförmige Scheitelzelle der jungen Wurzelträgeranlage ist verhältnismäßig groß und nimmt fast den ganzen Scheitel der konisch geformten Vegetationsspitze ein. Ihre Segmentierungen gehen in der bekannten gesetzmäßigen Weise vor sich (vgl. Fig. 12 u. 13). Die Scheitelzelle, wie die nächsten Segmente sind auffallend dünnwandig und heben sich so von angrenzenden, namentlich den peripherischen derbwandigen Sproßzellen deutlich ab. Geschützt wird die junge Scheitelspitze durch ein deckendes Sproßblatt. Aber nur wenige Teilungen führt diese Scheitelzelle aus. Sie geht, kaum in Tätigkeit getreten, in eine vierseitige keilförmige über (Fig. 16). Nägeli und Leitgeb vermuteten, daß nach der dreiseitigen Endzelle eine zweiseitige auftrete, obgleich es ihnen nicht gelang, die Form derselben wahrzunehmen.¹⁾

Auch diese Scheitelzelle der jungen Anlage hat nur kurze Herrschaft. Während die dreiseitige die Anlage bis zu einer Höhe von etwa 0,08 mm führt (bis *a* in Fig. 10), fördert die vierseitige von da ab nur 0,04 mm höher (bis etwa auf 0,12 mm d. i. bis *b* in Fig. 10). Doch kann bei letzterer Höhe der jungen Trägeranlage in einigen Fällen noch die dreiseitige Endzelle angetroffen werden. Die Teilungsweise der vierseitigen keilförmigen Scheitelzelle veranschaulicht Fig. 16. Sie wird nach wenig Teilungen durch perikline und antikline Wände zerlegt. Das Scheitelwachstum der jungen Anlage mittelst einer Endzelle ist dadurch meist schon in einer Höhe von etwa 0,12 mm, selten später erloschen, und der Längsschnitt durch diese zeigt eine fächerförmige Anordnung der Zellreihen (Fig. 17), auf die auch Nägeli und Leitgeb aufmerksam machen.¹⁾ Solch ein Scheitel von oben gesehen, zeigt keine Endzelle von besonderer Form und feiner Wandung, sondern resistente Zellelemente, in lebhafter Allwärtsteilung begriffen (Fig. 18 auf Taf. V).

Während solcher Teilungen am Gipfel und einer lebhaften Zellvermehrung unterhalb desselben verliert der Scheitel allmählich die konisch zugespitzte Form und bildet das Ende zu einer halbkugelförmigen Abrundung aus, wobei er eine Höhe von etwa 0,22 mm im Mittel erreicht. Diese Auswölbung des Scheitels bezweckt die Umbildung seiner Elemente zu einer Wurzelhaube, unter welcher denn

1) Vgl. oben pag. 125.

auch bald in seinem Innern eine (meist mehrere) Zellen zu deutlichen Scheitelzellen der endogen entstehenden Wurzelanlagen werden (Fig. 19 a). In einer Länge der Wurzelträgeranlage von 0,3—0,5 mm sind bereits die ersten Wurzelanlagen nachweisbar. Nun kann der Wurzelträger unserer *Sel. Kraussiana* eine Länge von 60, ja 100 mm erreichen, ehe er den Boden berührt und aus ihm die Wurzeln austreten; dieses Wachstum des 200fachen seiner Länge wird durch ein sehr bedeutendes interkalares Wachstum erzielt, nämlich durch eine hinter den Wurzelinitialen eingeschaltete Meristemzone.

Hat der Wurzelträger etwa 1 mm Länge erreicht, so zeigt schon eine Betrachtung mit der Lupe die äußeren Zellen der Spitze durchscheinend, also mit wässrigem Inhalte erfüllt. Längs- und Querschnitte durch diese Spitzen lassen mehrere dreiseitige Scheitelzellen der endogenen Wurzelanlage erkennen, die ihre ersten Teilungen eingehen und zugleich auch Kappenzellen bilden, aber zunächst in der Weiterentwicklung behindert sind, und erst, wenn sie in die Nähe des Bodens geführt wurden, können sie unter der Einwirkung von Feuchtigkeit zur vollen Entfaltung ihrer Tätigkeit gelangen. Aus schwachen Wurzelträgern, so z. B. aus den drei ersten der Keimpflanze, tritt nur je eine Wurzel aus, in starken finden fünf und mehr Wurzeln ihren Ursprung.

Somit haben wir als charakteristisches Merkmal dieses Wurzelträgers hervorzuheben, daß fast seine ganze Länge von dem Wachstum eines interkalaren Meristems herrührt, wodurch sich dieser Typus von dem durch Treub¹⁾ klargelegten der *Sel. Martensii* unterscheidet, bei dem der Wurzelträger seine Länge durch ein ausgeprägtes Scheitelwachstum gewinnt, durch dasselbe auch gabelig verzweigt werden kann und erst spät, wenn seine Spitze in die Nähe des Bodens geführt ist, zur Anlage der Wurzeln schreitet.

Auch den Bau der Wurzelträger von *Sel. Kraussiana* untersuchten Nägeli und Leitgeb²⁾ und entdeckten den interessanten radiären Aufbau seines centralen Gefäßscylinders, von dem die engen Erstlingstracheiden, das Protoxylem, die Mitte des Bündels einnehmen, an welche sich die in centrifugaler Folge weiter werdenden Treppentracheiden anschließen. Der Siebteil umgibt als eine kleinzellige mehrschichtige Zone das monarche Xylem. Die genannten Autoren

1) M. Treub, Recherches sur les organes de la végétation du *Sel. Martensii* (Leiden 1877) pag. 11.

2) Nägeli u. Leitgeb, l. c. pag. 126. Siehe auch A. de Bary, Vergl. Anatomie (Hofmeisters Handbuch der Bot. Bd. III pag. 380).

heben diesen Wurzelträgerbau als eine merkwürdige Tatsache hervor, da er eine vollkommene Anomalie darstelle, die ihresgleichen weder bei nahe noch bei entfernt stehenden Gruppen finde. Allein ich habe nachgewiesen¹⁾, daß derartige Bündel in dem hypokotylen Stengelgliede bei allen Selaginellen (die ich daraufhin untersuchen konnte) vorkommen und auch die einfachen Blattsprosse der *Sel. spinulosa* gleichen Bau zeigen; nur ist in solchen Sprossen die Rinde von einer das Leitbündel umgebenden luftführenden Lacune durchzogen. Es besitzt also das hypokotyle Sprossglied der *Sel. Kraussiana* das Bündel seiner Wurzelträger, während die ersten beiden nach der Anlage der Keimblätter entstehenden Gabeläste schon das diarche bandförmige Bündel erhalten. So stimmen denn im Bau der Epidermis, der Rinde und des Centralcylinders die Wurzelträger mit den Primärsprossen überein und werden nur durch die Lacune unterschieden, welche aber in den Trägern sogleich entsteht, wenn sie zu Assimilationssprossen umgestaltet werden. So kann man, was gewiß eine interessante Tatsache ist, an dem Fusse der Keimpflanze der *Sel. Kraussiana* [und auch der *Sel. Poulteri*²⁾] vier in kreuzende Ebenen gestellte ganz gleichwertige Assimilationssprosse erhalten.

Die Regenerationserscheinungen an den Wurzelträgern älterer Pflanzen.

1. Die Umwandlung der Wurzelträger in beblätterte Sprosse wurde wiederholt beobachtet, und schon Hofmeister spricht von ihr als einer „bekannten Tatsache“. Auf ganz natürlichem Wege kann man diese Erscheinung wie folgt eintreten lassen. Zieht man die in Töpfen kultivierten Pflanzen von *Sel. Kraussiana*, *Sel. Poulteri* u. a. im Sommer im Freien, so bildet sich im Herbst, veranlaßt durch die zunehmende Kühle, jede Sprossspitze dieser Pflanzen zu einer Sporenähre aus, womit also das ganze Wachstum solcher Pflanzen einen Abschluß findet. Regte ich sie nun durch weitere Kultur im warmen Raume zu neuem Leben an, so wurden alle Wurzelträgeranlagen der jüngsten Verzweigungswinkel zu beblätterten Sprossen umgewandelt, wodurch diese Pflanzen sich die Möglichkeit ihrer weiteren Existenz schufen, welche sonst durch die Ährenbildung abgeschlossen erschien. Man erhält so in einfacher Weise reichlich Material zum Studium dieser Erscheinung.

1) Bruchmann l. c. pag. 6.

2) *Sel. Poulteri* wurde in den Untersuchungen über *Sel. spinulosa* irrtümlich als *Sel. Ludoviciana* aufgeführt.

Werden eben noch in der Anlage oder noch im Scheitelwachstum begriffene Wurzelträger in Sprosse umgewandelt, so wird direkt der eine Vegetationspunkt in den anderen übergeführt. Der Scheitel des Trägers wird zum Sprossscheitel umgestaltet. Zu dem Zwecke vermehrt sich sein embryonales Gewebe, er wird reicher mit Baustoffen versorgt und erhält eine abgerundete Form. Seitlich vom Gipfel entspringen meist zwei breitere Blatthöcker, die den neuen Vegetationspunkt schützend überwachsen, worauf dann der Scheitel seine erste Gabelung, die senkrecht zur Hüllblattebene eintritt, als erste Tätigkeit eingeht (Fig. 20). Die beiden neu entstandenen Sprossachsen wachsen in normaler Weise fort und erhalten auch am Grunde ihres Gabelungswinkels den ersten Wurzelträger. Solch ein umgewandelter Wurzelträger mit den beiden Hüllblättern, seinen Gabelästen und dem Wurzelträger ist eine Wiederholung der Form der Keimpflanze, bei welcher der regenerierende Träger dem blattlosen Hypokotyl der Keimpflanze entspricht. In selteneren Fällen treten mehr oder weniger als zwei Hüllblätter auf, die aber stets wie die Keimblätter unabhängig vom Sprossvegetationspunkt entstehen; auch entspringen zuweilen drei gleichwertige Äste, auch zwei Wurzelträger aus der Spitze des Trägers.

Interessant ist es auch, die Umwandlung solcher Träger in Sprosse zu verfolgen, welche bereits die endogene Wurzelanlage in ihrer Spitze besaßen, und da, wie wir in obiger Darstellung gefunden haben, diese Anlage schon sehr frühe eintritt und bei 0,3 bis 0,5 mm Länge schon vorhanden ist, so wird die Sprossbildung bei solchen Trägern am häufigsten beobachtet werden können. Ich traf Wurzelträger an, die zuweilen noch bei 10 mm Länge solche Umbildung erlitten.

Eingeleitet wird auch hier diese Umbildung durch eine erhöhte Zufuhr von Baustoffen, wodurch eine Vermehrung der interkalaren Meristemzone erfolgt und zwei Hüllblatthöcker sich unterhalb der Trägerspitze an einer Seite hervorwölben (Fig. 21 u. 22). Während diese Blattanlagen ihre Ränder austreiben, sondern sich zwei getrennte Sprosshöcker neben ihnen aus (Fig. 21 *b* u. 22 *s*), an deren Winkel später der erste Wurzelträger hervortritt. Die Spitze des Mutterträgers mit der alten Wurzelanlage im Innern wird bei dieser Umwandlung ausgeschaltet und zur Seite gedrückt (Fig. 21—23 *ws*). Sie verwächst bei noch jugendlicher Form, bei vorgeschrittener dagegen kann man sie später noch als eingeschrumpftes Zipfelchen erkennen (Fig. 23 u. 24 *ws*), und ich zweifle nicht daran, daß auch diese Wurzelanlage zur Geltung kommen würde, wenn ein solcher Wurzelträger noch durch Bodenfeuchtigkeit beeinflusst würde.

Auch bei dieser Umwandlung ist die Wiederholung der Form der Keimpflanze unverkennbar, und schon bei der ersten Abbildung solcher Regeneration, die wir Hofmeister in seinen vergleichenden Untersuchungen verdanken (siehe Taf. XXIV Fig. 20), tritt uns dies deutlich entgegen.

In vielen Fällen, namentlich bei *Sel. Poulteri*, zeigten sich auch an dem basalen Teile solcher in Umwandlung begriffenen kürzeren Wurzelträger lebhaftere Wucherungen der Epidermis auf der ganzen Oberfläche. Ein Überfluß von sproßbildenden Stoffen veranlaßte hier eine Anzahl von unregelmäßigen Sproßanlagen und auch die einzelnen Wurzelträger (siehe Fig. 24 s_1 u. wt_1). Solche Anlagen gelangten auch meist zur vollständigen Entwicklung, namentlich dann, wenn die aus der Trägerspitze emporstrebenden beiden Hauptäste zurückgeschnitten werden.

Der Umbau des Wurzelträgers bringt in seinem Inneren wenig Änderung hervor. Da ihm wie dem Hypokotyl das gleiche centrale radiär gebaute Bündel zu eigen ist, so bedarf es nur von seiner Basis her der allmählichen Entwicklung der Lacune, um ganz den Bau eines Hypokotyls zu erhalten. Hier glaube ich nun, daß man beobachten könne, wie die Endodermis des Trägers auf die einfache Gefäßbündelscheide des Sproßbündels übergeht, ob auch auf das Lacunargewebe, bedarf noch weiterer Untersuchungen, da die Endodermis der Träger mehrschichtig ist.

2. Auch eine Regeneration der Wurzelanlagen in den Trägern kann auftreten. Beobachtet man an den kriechenden *Selaginella*-Arten unserer Gewächshäuser die Wurzelträger der Äste, die über den Topfrand wachsen und außerhalb des Topfes Bewurzelung suchten, so zeigen sich oft ihre Spitzen vernichtet und neue Wurzelbildungen hinter derselben hervortretend. Wenn in einer Zeit, wo die fraglichen Träger mit dem Boden Fühlung hatten und ihre Wurzelanlagen aus deren Spitze hervor und in den Boden wuchsen, solche Töpfe versetzt werden, so ist auf einmal eine ganze Anzahl solcher Trägerspitzen geschädigt und eine Veranlassung zu Regenerationen gegeben.

Wir suchen künstlich durch Abschneiden der Trägerspitzen in verschiedenen Längen solche Regenerationen hervorzurufen. Die Figuren 25 *a* bis *d* geben eine Auswahl von Bildern, die wir dann erzielten. Offenbar tritt diese Regeneration am leichtesten ein, wenn die abgeschnittene Spitze kurz war und vom Träger nur die Haube mit der endogenen Wurzelanlage, also so viel als Fig. 19 von ihm darstellt,

entfernt wird. Bleibt das interkalare Meristem ganz oder doch zum Teil erhalten, so geht dieses embryonale Gewebe sogleich eine lebhafte Zellteilung und Wucherung ein, die aus der abgeschnittenen Spitze einen Callus hervorquellen läßt (siehe Fig. 25a u. 26), in welchem dann neue Wurzelvegetationspunkte, oft in größerer Anzahl als vorher Anlage und Ausbildung finden.

Wird dem Träger auch noch das interkalare Meristem abgetragen, ja wird er so weit gestutzt, daß wir auf seine differenzierten Gewebe kommen, so kann immer noch eine Neubildung vor sich gehen. Es häufen sich dann Bildungsstoffe auf eine Partie der inneren Rinde an, regen diese zur Bildung von Callus an (Fig. 27), der die übrige Rinde auflöst und durchbricht (Fig. 25b, d und Fig. 28), aus dem dann Wurzeln hervortreten. Im äußersten Falle kann auch allein die Endodermis des Trägers Anregung zur Callusbildung erhalten (Fig. 29). Daß die so entstandenen Wurzeln ganz mit den unter normalen Verhältnissen gewonnenen übereinstimmen, mag noch hervorgehoben werden.

Die Bildung „echter“ Wurzeln durch Sprosse.

Wir wissen bereits, daß ein Sproß der Selaginellen auch direkt, ohne Vermittlung der Wurzelträger echte Wurzeln hervorbringen kann, nämlich das Hypokotyl von *Sel. spinulosa*, das an seinem Grunde nach der Hervorbringung der drei Keimwurzelträger nur noch echte Wurzeln endogen erzeugt.¹⁾ Auch die auf den Sandwichinseln vorkommende *Sel. deflexa* wird dieselbe Eigenschaft besitzen. Alle bisherigen Angaben anderer, daß auch an den Verzweigungswinkeln einiger dieser Arten echte Wurzeln entstünden, habe ich als irrig zurückweisen können. Solche Gebilde kommen stets exogen hervor und sind echte Wurzelträger.

Über meine erfolglosen Versuche bei einigen Keimpflanzen am Grunde ihres Hypokotyls wie bei *Sel. spinulosa* echte Wurzeln zu erzielen, habe ich berichtet.²⁾ Es lag mir nun nahe, es bei den Blattsprossen zu versuchen. Zu dem Zwecke machte ich Stecklinge von verschiedenen Selaginella-Arten, schnitt ihnen die Wurzelträger ab und kultivierte sie auf feuchtem Sande oder Torf. Ich hatte Erfolg. Diese Blattsprosse, die mit chlorophyllhaltiger lockerer Rinde und der Lacune als gute Anpassungen an ihre assimilatorische Tätigkeit erscheinen, vermögen dennoch unter Umständen echte Wurzeln zu er-

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 3.

2) Dsgl. a. a. O. pag. 35 u. 36.

zeugen. Hier soll uns nur die Art der echten Wurzelbildung von *Sel. Kraussiana* beschäftigen. Wenn man von dieser Pflanze verzweigte, ein, zwei bis drei und fünf Centimeter lange Sproßspitzen so abschneidet, daß ihre basalen Enden das letzte Internodium möglichst lang bringen, man also die Sproßstücke kurz nach ihrer Verzweigung abtrennt und nun solche unter einer Glasglocke auf feuchtem Sande oder Torfe weiter kultiviert, wo sie bald eigenartige Krümmungen eingehen — gut ist es, die in dem letzten Internodium offene Lacune vor Wasserzufluß und damit vor einer Ansiedlung fremder Organismen und vor Fäulnis, z. B. durch Eintauchen in geschmolzenes Paraffin zu bewahren —, so kann man nach acht bis zehn Wochen die Anfänge der Bewurzelung am unteren Teile der beiden Gefäßbündel wahrnehmen und nach etwa 12 und mehr Wochen Adventivwurzeln aus den Sproßenden hervortreten sehen (Fig. 30 *w*). Öffnet man solche Sproßstücke, so findet man an den beiden Gefäßbündeln Stellen mit Calluswülsten und Wurzelbildung behangen (Fig. 31, 32 *a* und *b*), und das Bestreben, das letzte Internodium der Pflanze aufs neue direkt zu bewurzeln, hat klaren Ausdruck gefunden. Wie solche Bildung vor sich geht, können uns jüngere Stadien dieser Entwicklung lehren. Fig. 33 bis 35 zeigen, wie lediglich die einschichtige Gefäßbündelscheide (*gs*), die das Leptom des Bündels umschließt und gegen die Lacune des Sprosses grenzt, zur Callusbildung verwandt wird. In der Nähe der abgeschnittenen Bündelenden werden die Zellen dieser Bündelscheide meist an einer Seite oder auch ringsherum gegen die Lacune aufgetrieben und parallel zur Oberfläche segmentiert (Fig. 33 *gs c*). Denn im weiteren Wachstum wird durch antikline und perikline Teilungen eine unregelmäßige Gewebewucherung hervorgerufen (Fig. 34 und 35 *c*), in welchem Callus dann endogen nahe seiner Peripherie eine oder mehrere Scheitelzellen differenziert werden (Fig. 35 *a*), und die erste Anlage von Wurzeln kennzeichnen. Durch Zerlegen der größeren Calluszellen in kleinere wird gleichzeitig hinter der Scheitelzelle der Gefäßteil der Wurzel und in dem angrenzenden Leptom seine Anlage an das Sproßbündel vorbereitet. Die der callusbildenden Bündelscheide angrenzenden Leptomzellen zeigen stets auch einige Zerteilungen ihrer sonst gestreckten Form (Fig. 34 und 35 *L*), aber sie vermitteln nur die Anschlüsse der Wurzelanlagen an die Bündelelemente. An der Callusbildung beteiligen sie sich nicht.

Man sieht hieraus, daß diese endogene Wurzelbildung an Sproßteilen mit differenzierten Geweben genau der an älteren Wurzelträger-

teilen, wie sie die Figuren 25 *b* u. *d*, ferner 27, 28 u. 29 darstellen, entspricht.

Eine andere Regeneration an den Sprossen sei hier noch kurz erwähnt. Schneidet man ihnen ihre Spitzen ab, so vermag sich diese neu zu bilden, selbst wenn sie bis nahe an der Differenzierungsstelle der Gewebe entfernt wurde. Es vernarbt in solchem Falle zuerst die Wunde, darauf bildet sich seitlich nach unverletzten Rindenzellen hin ein Meristem, treibt diese auf und erzeugt einen Höcker, in welchem Epidermiszellen Initialen des neuen Scheitels werden, der dann ein Bündelstrang des Muttersprosses in sich aufnimmt. Wir sehen hier also gewissermaßen eine exogene Zweigbildung unterhalb der verletzten Scheitelstelle eintreten.

Auch die Wurzelspitze kann, wenn sie verletzt wird, sich ergänzen, doch darf sie, wenn die Regeneration nicht ganz ausbleiben soll, nur wenig tief abgetragen werden. Adventive Bildung von Wurzeln konnte ich aber nicht erzielen.

Schlussbemerkungen.

Wie schon hervorgehoben, darf dies von *Sel. Kraussiana* gewonnene Bild eines Wurzelträgers nicht als ein für alle Selaginellen giltiges aufgefasst werden. Im engsten Sinne ist nur noch, soweit bis jetzt bekannt, *Sel. Poulteri* diesem Typus zuzurechnen, da nicht bloß in Anlage und Wachstum, sondern auch in ihrem Bau diese Träger genau mit denen von *Sel. Kraussiana* übereinstimmen. Im weiteren Sinne, wenn nur Anlage und Wachstum der Träger in Betracht kommen, können die kriechenden Arten dieser Gattung, z. B. *Sel. helvetica*, *denticulata*, *Douglasii* u. a. m., dem Wurzelträger-typus von *Sel. Kraussiana* zugezählt werden.

Neben diesem Typus ist auch der von *Sel. Martensii* durch Treub¹⁾ ausführlich klargelegt worden. Zu diesem Typus gehören solche Träger, die durch ein ausgiebiges Spitzenwachstum eine ansehnliche Länge erreichen und sich auch gabelig verzweigen. Endlich ist auch durch meine Abhandlung über *Sel. spinulosa*²⁾, diese Pflanze als solche gekennzeichnet, bei welcher nur Keimwurzelträger vorkommen, die einen besonderen Typus dieser Organe ausmachen, zu welchem dann noch die auf den Sandwich-Inseln vorkommende *Sel.*

1) Treub, a. a. O. pag. 11.

2) Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

deflexa zu zählen sein dürfte. Weitere Wurzelträgertypen werden noch z. B. an *Sel. Lyallii*, *Sel. lepidophylla* und anderen gefunden werden.

Wollten wir noch aus dem vorliegenden Bilde dieses Trägers seinen morphologischen Charakter zu bestimmen versuchen, so hätten wir die bekannten Fragen zu stellen: ist er Spross oder Wurzel? Der merkwürdige Bau seines centralen Bündels, welcher nur noch mit dem desselben Organs von *Sel. Poulteri* übereinstimmt, weicht auffallend von dem der übrigen Träger ab. Doch ist er der Gattung *Selaginella* nicht fremd und findet sich auch in den Hypokotylen der Keimpflanzen vor¹⁾. Man könnte vielleicht zu der Ansicht kommen, daß die *Selaginellen* in ihren Hypokotylen das Bündel einer Urform besitzen, welches auch die Wurzelträger einiger Arten gleichfalls bewahrten, dann würden diese Träger nach ihrem Bau mehr als andere für ihre Sproßsnatur Zeugnis ablegen. Die Bündelform anderer Träger kann als eine aus früherem Zustande entwickelte gelten. Es darf ja eine genaue Übereinstimmung der Wurzelträger mit morphologisch gleichen, aber physiologisch ungleichwertigen Organen deswegen nicht erwartet werden, weil jedes Organ in seiner Ausbildung der Funktion entsprechende Fortschritte gemacht haben wird.

Unseren Trägertypus charakterisiert ein starkes interkalares Wachstum, welches weder für einen Sproßs- noch einen Wurzelcharakter dieses Organes Zeugnis ablegt. Hierin zeigt es sich lediglich als Organ, das die Aufgabe hat, die Wurzelanlagen seiner Spitze geschützt dem feuchten Erdreich zuzuführen. Erinnern aber will ich an ein gleiches auffallendes Wachstum des Hypokotyls der *Selaginellenkeimlinge*²⁾.

Die Entwicklungsgeschichte unserer Wurzelträger weist ihnen ein Scheitelwachstum, wie wir es von Sprossen kennen, nach; allein es stimmt nicht mit dem Blattsproß derselben Pflanze überein und ist hier so rudimentär, daß es die Anlage nur auf eine Höhe führt, die nur eben noch die Wurzelanlagen in ihrer Spitze möglich macht. Die primitivste Form dieser Ausbildung zeigen die Keimwurzelträger. Aber die exogene Entstehung dieses Organs bildet ein Merkmal, welches für seine Sproßsnatur spricht. Die Regenerationserscheinungen an Sprossen, Wurzelträgern und Wurzeln lehrten uns, daß die Wurzeln stets mit Wurzelhaube endogen an Sproß und Wurzelträger

1) Bruchmann, a. a. O. pag. 6 u. Anm. 1.

2) Bruchmann, a. a. O. pag. 58.

unbestimmten Ursprung nehmen. Sprosse wie Wurzelträger erzeugen exogen neue Sprosse und Wurzelträger.

Was aber vor allem für die Sprossnatur der Träger das untrügliche Zeugnis ablegt, ist ihr bestimmter Ursprungsort. Sie entstehen nicht regellos, sondern bei allen Seliganellen stets an den Verzweigungsstellen der Sprosse und bilden mit diesen ein Verzweigungssystem morphologisch gleichwertiger Glieder in gesetzmäßig gekreuzten Ebenen von ihrem ersten Auftreten an der Keimpflanze an. In ihrer Entwicklung aber sind diese in Quirlstellung auftretenden Sprosse zu Organen verschiedener Funktionen ausgebildet. Während die einen lediglich die Assimilation übernahmen und sich in dieser Funktion vervollkommen, haben die anderen die Erzeugung und Bestattung der Wurzeln auszuführen und sich dieser physiologischen Bestimmung angepaßt, ohne aber die Wurzel zu vertreten, wie das wohl Sprosse bei den Psilotaceen tun. Die Wurzelträger gleichen nicht den Sprossen ihrer Pflanzen, sie sind aber umgestaltete, metamorphosierte Sprosse, die nach Maßgabe ihrer Aufgabe modifiziert erscheinen.

Erklärung der Abbildungen von Sel. Kraussiana.

Tafel V und VI.

- Fig. 1. Ältere Keimpflanze. *sp* Makrospore, *h* Hypokotyl, *ct* die beiden Keimblätter, *wt* 1—6 Wurzelträger, *w* 1—3 die ersten Wurzeln. Vergr. 2.
- „ 2—5. Die Umwandlung der ersten Wurzelträger in Blattsprosse. Bezeichnung wie in Fig. 1. Vergr. 2.
- „ 6. Medianer Längsschnitt durch den zweiten Keimwurzelträger. *a* die Scheitelzelle der endogenen Wurzelanlage. Vergr. 550.
- „ 7. Teil einer Keimpflanze. *f* Fuß, *w* erste Wurzel, *wt*₁ erster Keimwurzelträger, *h* Hypokotyl. Von dem sich in einen Blattsproß umwandelnden Wurzelträger bedeuten *s* den Scheitel, *bl*₁ und *bl*₂ die ersten Blätter und *l* die Ligula. Vergr. 16.
- „ 8. Teil einer Keimpflanze mit den jungen Umwandlungen der Keimwurzelträger 2 und 3. Vergr. 8.
- „ 9. Umwandlung eines Keimwurzelträgers mit sich zugleich entwickelndem Wurzelträger *wt*. Vergr. 16.
- „ 10. Der Wurzelträger in den verschiedenen Längen seiner Entwicklungsstadien (*a* bis 0,08, *b* bis 0,12, *c* bis 0,22 und *d* bis 0,3—0,5 mm).
- „ 11. Teil eines Querschnittes durch den Blattsproß, der die erste Anlage eines Wurzelträgers zeigt. *v* die sich bildende Scheitelzelle des Trägers, *e* Zellpartie, aus welcher sich der Umlagehöcker entwickelt. Vergr. 550.

- Fig. 12. Die aus dem Entwicklungsstadium der Fig. 11 sich entwickelnde Scheitelzelle *v* darstellend. Vergr. 550.
- „ 13. Die sich teilende dreiseitige Scheitelzelle *v* des Trägers von oben gesehen. *I—III* die Folge ihrer Zellsegmente. Vergr. 550.
- „ 14 u. 15. Weitere Entwicklungsstadien des Wurzelträgers. Bezeichnung wie bei Fig. 11. Vergr. 550.
- „ 16. Die vierseitige Scheitelzelle (*v*) des Trägers von oben gesehen. *I—IV* die Folge ihrer Zellsegmente. Vergr. 550.
- „ 17. Längsschnitt durch die Trägerspitze nach eben gemachter Aufteilung der Scheitelzelle. Vergr. 550.
- „ 18. Die Gipfelstelle des Entwicklungsstadiums von Fig. 17 von oben gesehen. Vergr. 550.
- „ 19. Längsschnitt durch die Spitze des Wurzelträgers nach der Differenzierung der Scheitelzellen (*a*) der Wurzelanlage. *m* die Stelle der interkalaren Meristemzone. Vergr. 550.
- „ 20—24. Die Umbildung der Wurzelträger in Blattsprosse. Vergr. 16. *hl* die zuerst sich bildenden 1—3 Hüllblätter, *l* Ligula, *s* die neuen Scheitelstellen resp. Sprossknospen, *ws* die von der Umwandlung ausgeschlossene Wurzelträgerspitze (*st* Sprossbildung und *wt*₁ Wurzelträger am basalen Teile eines Trägers).
- „ 25. *a* bis *d* Beispiele der Regeneration der Wurzelanlage an den verletzten Trägerspitzen. Vergr. 8.
- „ 26—28. Längsschnitte durch Wurzelträger mit Wurzelregenerationen. *c* Callusbildungen, in denen die Wurzeln endogen entstehen. Vergr. 16.
- „ 29. Längsschnitt durch einen Teil eines schon in Dauerzustand übergeführten Wurzelträgers, der noch in seiner Gefäßbündelscheide (*g*) zur Callusbildung angeregt wurde. Vergr. 225.
- „ 30. Sproßstück, das aus dem unteren Ende Wurzeln (*w*) hervortreten läßt. Vergr. 3.
- „ 31. Sproßstück im Längsschnitt mit Wurzelbildung. Vergr. 12.
- „ 32. Aus Sprossen präparierte Gefäßbündel mit Callus- und Wurzelbildung. Vergr. 12.
- „ 33. Teil eines Sproßquerschnittes. *L* Leptom des Bündels, *gs* die das Bündel umgebende, sonst einfache Bündelscheide in Callusbildung begriffen. Vergr. 550.
- „ 34 u. 35. Teile eines Sproßlängsschnittes. *L* Leptom des Bündels, *gs* die in Callusbildung begriffene Bündelscheide, *a* Scheitelzelle der in dem Callus entstehenden endogenen Wurzelanlage. Vergr. 275.