

## 2. Georg F. L. Sarauw: Versuche über die Verzweigungs-Bedingungen der Stützwurzeln von *Selaginella*.

Eingegangen am 19. September 1891.

Dass äussere Factoren auf die Verzweigung der Pflanzenwurzeln bedeutenden Einfluss ausüben, ist durch Beobachtungen und Versuche schon vielfach festgestellt worden. Insbesondere sind es die Beziehungen zwischen verschiedenem Nahrungsgehalt des umgebenden Mediums und der Ausgestaltung der Bewurzelung, die eingehendere Prüfung erfahren haben.

Man hat dabei entweder die in der Natur gemachten Erfahrungen verglichen oder gleichzeitige Parallelculturen ausgeführt, deren verschiedene Ergebnisse dann als der Ausschlag des jeweils allein variirenden Factors angesehen wurden. Wenn man aber, wie es meistens der Fall war, für diesen Zweck verschiedene Pflanzenindividuen cultivirt, hat es immerhin grosse Schwierigkeiten, den Einfluss fremder Factoren fern zu halten; andererseits hat es auch oft manche Bedenken, wie es die Physiologen früherer Zeiten gethan haben mögen, die Wurzeln derselben Pflanze so zu theilen, dass sie durch ihr weiteres Wachstum in die verschiedenen Medien gelangen.

Will man auf die gleichzeitige Ausbildung verzichten, so kann man den Versuch auch so anordnen, dass dieselben Wurzeln durch mehrere verschiedene Medien nach einander fortwachsen müssen.

Immerhin bleibt es vortheilhaft mit ein und demselben Individuum in jeder Versuchsreihe zu arbeiten, und SACHS<sup>1)</sup> hat es geradezu für nöthig erklärt, die Wurzeln derselben Pflanze unter den verschiedenen Umständen zu beobachten, wenn man den Einfluss kennen zu lernen wünscht, den die Berührung des Wassers oder der Erde auf die Ausbildung der Wurzel ausübt.

Diese Erwägungen und zugleich ein aus anderen Gründen gehegter Wunsch zu erfahren, ob die Wurzel der *Selaginella* sich im Wasser gabelig verzweigen könne, führten mich dazu, eben diese Gattung für meine Versuche zu wählen.

Bei *Selaginella* kann nämlich der von SACHS an die Versuchsanstellung gestellten Anforderung sehr wohl Rechnung getragen werden, ohne dass man deswegen die Gleichzeitigkeit der Vorgänge aufzugeben braucht, man kann hier dem Ideale möglichst nahe kommen, indem man für die verschiedensten Versuche die bisher unter gleichen Bedingungen in der Luft herangewachsenen Wurzeln desselben Stockes, ja sogar desselben Sprosses äusserst bequem verwenden kann.

Bei dieser Art der Versuchsanstellung ist jedoch eine Trübung der

1) SACHS: Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865, S. 174.

Versuchsergebnisse immer noch dadurch möglich, dass die vom betreffenden Medium hervorgerufene Wirkung sich nicht auf die exponirte Wurzel beschränkt, sondern auch ihre unter anderen Verhältnissen befindlichen Nachbarn in Mitleidenschaft zieht, oder dass die spezifische Wirkung durch die dem Versuche nicht unterstellten Theile der Pflanze bis zum gewissen Grade ausgeglichen werden kann.

Um die Möglichkeit solcher Täuschungen auszuschliessen, bleibt es immer angezeigt, Parallelculturen auszuführen, in welchen sämmtliche Wurzeln der ganzen Pflanze sich in dem gleichen Medium befinden.

Solche Culturen, muss ich gestehen, habe ich nur insofern ausgeführt, als die gewöhnlichen Topfculturen in Erde die Beobachtung für den einen der hier in Betracht kommenden Fälle gestatteten. —

Die Luftwurzeln der Selaginellen entspringen theils auf der Oberseite, theils auf der Unterseite der beblätterten Sprosse an deren Verzweigungsstellen und wachsen im ersten Falle nach kurzer Krümmung senkrecht abwärts.<sup>1)</sup>

Schon durch diese Wachstumsweise tragen sie den vornehmsten Charakter der echten Wurzel an sich; aber auch sonst weichen diese Organe in Bau und Function keineswegs erheblich von einer Wurzel ab.

NÄGELI und LEITGEB<sup>2)</sup> haben bekanntlich für einige wenige Arten von *Selaginella* die Luftwurzeln mit dem Namen „Wurzelträger“ belegt, weil diese in gewisser Beziehung einen mehr stammähnlichen Bau zeigen und namentlich, weil ihnen die Wurzelhaube fehlt, während aus ihnen wieder gewöhnliche Wurzeln mit Wurzelhaube hervorzunehmen.

Wenn die beiden Forscher die Wurzelträger für Stengelgebilde und nicht für echte Wurzeln ansahen, so war dabei in erster Reihe der Mangel einer Wurzelhaube massgebend; allein dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein dieser Scheiteldecke kann für den morphologischen Werth des Organes keine so grosse Bedeutung mehr beigegeben werden, seitdem wir wissen, dass es auch unter den Bodenwurzeln „haubenlose Wurzeln“ giebt, deren echte Wurzelnatur Niemand in Abrede stellen wird<sup>3)</sup>. Ebenso wenig wird der stengelähnliche Bau dazu nöthigen, das Organ als Spross zu betrachten, denn das hängt offenbar mit der Function der Wurzeln als Stützwurzeln zusammen, ja es dürfte

---

1) Gewöhnlich entwickelt sich bei *Selaginella Martensii* an jeder Gabelstelle nur die unterseitig hervorbrechende Stützwurzel, während die oberseitige in Form eines Höckers angedeutet bleibt. Bisweilen entwickeln sich beide Stützwurzeln einer Gabelstelle gleichzeitig zu langen Trägern.

2) NÄGELI und LEITGEB: Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. Beiträge z. wiss. Botanik von CARL NÄGELI. Heft 4. 1868. S. 124. Die Entdeckung des Fehlens einer Wurzelhaube bei *Selaginella Martensii* verdanken wir wahrscheinlich NICOLAI: Das Wachsthum der Wurzel. Schr. der physik.-oekon. Ges. zu Königsberg. Jahrg. VII, 1865, S. 72.

3) Man siehe hierüber die Arbeit von TH. WAAGE: Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. Bd. IX. S. 132—162.

eher als Beweis für die Wurzelnatur gelten, dass hier bei *Selaginella* dieselben anatomischen Verschiedenheiten zwischen gewöhnlichen Bodenwurzeln und Stützwurzeln auftreten, wie sie bei anderen Pflanzen bekannt sind.

Solches wurde z. B. für die Stützwurzeln der *Rhizophora Mangle* L. von WARMING<sup>1)</sup> und für die Knotenwurzeln der *Zea Mais* von HABERLANDT<sup>2)</sup> angegeben. Der anatomische Bau der Wurzel ändert sich zweckentsprechend durch Ausbildung mechanisch wirksamer Gewebe, die durch ihre Beschaffenheit und Anordnung die Säulenfestigkeit des Organes bedingen. Die Luftwurzeln der Selaginellen sind säulenfest gebaute, bei einigen Arten haubenlose Stützwurzeln.

NÄGELI und LEITGEB betonten ausdrücklich<sup>3)</sup>, dass „Wurzelträger“ nicht bei allen Arten von *Selaginella* vorkommen; sie finden sich durchgehends bei *S. Martensii* Spring, *S. Kraussiana* A. Br. und wohl auch bei *S. inaequalifolia*; bei *S. cuspidata* Link und *S. laevigata* Spr. entspringen sie den Stengeln nur an den höheren Gabelungsstellen, während aus den unteren die Wurzeln mit Haube direct hervorgehen, und bei *S. denticulata* Link, *S. helvetica* Spring u. a. sind nach der Angabe von GOEBEL<sup>4)</sup> ausschliesslich Haubenwurzeln vorhanden. Eine Zusammenstellung des über diese Vorkommnisse Bekannten habe ich übrigens in der Litteratur nicht finden können. Die soeben genannten drei Gruppen zeigen uns den schönsten Uebergang in den Stufen der Anpassung.

Dass die haubenlosen Stützwurzeln nicht als Sprossorgane aufzufassen sind, wurde besonders von VAN TIEGHEM<sup>5)</sup> betont und auch von REINKE<sup>6)</sup> hervorgehoben, während TREUB<sup>7)</sup> die Stützwurzeln von *S. Martensii* noch als „porte-racines“ den Caulomen zurechnen wollte.

Die haubenlosen Wurzeln der *S. Martensii*, *S. inaequalifolia* und *S. laevigata* können, wie das PFEFFER<sup>8)</sup> nachgewiesen hat, ähnlich wie die Wurzelspitzen von *Neottia*<sup>9)</sup>, sich ausnahmsweise in beblätterte

1) ENGLER's Botanische Jahrbücher Bd. IV. 1883, S. 539—543.

2) G. HABERLANDT: Physiologische Pflanzenanatomie. 1884. S. 128.

3) l. c., S. 130.

4) K. GOEBEL: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. SCHENK's Handbuch der Botanik. Bd. III. 1. 1884. S. 342, Anm.

5) VAN TIEGHEM: Symétrie etc. La racine. Ann. des sciences nat. 1871. p. 96. VAN TIEGHEM et DOULIOT: Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. des sciences nat. 7. série. Bot. Tome 8, 1888. p. 399.

6) REINKE: Morphologische Abhandlungen. Leipzig, 1873. S. 7.

7) TREUB: Recherches sur les organes de la végétation du *Selaginella Martensii* Spring. Leide, 1877, p. 18, note.

8) PFEFFER: Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*. HANSTEIN's Bot. Abh. I. 4. 1871. S. 67—75.

9) Siehe hierüber u. a. WARMING: Om Rødderne hos *Neottia Nidus* avis Lin. Videnskab. Medd f. nat. Forening for 1874. Köbenhavn, 1874—75. S. 26—32.

Dasselbe gilt für die Wurzeln von *Anthurium longifolium* (GOEBEL: SCHENK's Handbuch d. Bot. III. 1. S. 343) und *Rumex Acetosella* (BEYERINCK: Verhandl. d. Akad. d. W. in Amsterdam, 1886, S. 41—43, Taf. I., Fig. 9; citirt bei DE VRIES: Intracellulare Pangenesis, S. 12, ff.). Siehe ferner WAAGE, l. c. S. 132.

Laubspresse umbilden; allein selbst dieser Umstand spricht nicht gegen ihre Wurzelnatur.

Die Säulenfestigkeit der Stützwurzel, welche die Last der Aeste tragen muss, wird dadurch erreicht, dass die peripherischen Gewebe besonders starkwandig ausgebildet sind, wodurch eine hohlcylindrische Anordnung der mechanisch wirksamen Elemente erzielt wird. Werden doch unsere eisernen Säulen auch hohl gemacht, weil uns die Mechanik lehrt, dass die Tragfähigkeit der hohlen Säule diejenige der massiven von gleicher Masse weit übertrifft.

Schon NÄGELI und LEITGEB haben auf diesen eigenthümlichen Bau der Stützwurzeln aufmerksam gemacht; sie bildeten zum Theil deshalb Querschnitte des „Wurzelträgers“ der *S. Kraussiana* und der Wurzel von *S. cuspidata* ab (l. c. Taf. XVIII. Fig. 6 u. 12). Die Zellwände der äusseren Rinde sind stark verdickt, während die an die Endodermis grenzende Rinde dünnwandig bleibt. Die Wanddicke nimmt bei *S. Kraussiana* und *Martensii* nach aussen hin allmählich zu, die Aussenwand der Epidermis ist unterhalb der deutlichen Cuticula stark verdickt.

Behandelt man einen Querschnitt mit Kalilauge, so tritt sofort eine intensiv gelbe Färbung der verdickten Zellwände ein, was als Anzeichen eingetretener Verkorkung anzusehen ist. Dass thatsächlich verkorktes Gewebe vorliegt, dürfte durch folgende Reactionen festgestellt sein. Mit heisser Kalilauge quellen die verdickten Membranen auf und nehmen eine röthlichgelbe Färbung an; in concentrirter Chromsäure bleibt die verdickte Rinde resistent; concentrirte Schwefelsäure färbt das mechanische Gewebe gelb, greift aber dieses sowie die Endodermis und die Holzgefässe nicht an. Durch Behandlung mit Salzsäure und Phloroglucin wird das mechanische Gewebe schwach bräunlichgelb, der Holztheil des Leitbündels dagegen prachtvoll roth gefärbt. Der naheliegende Gedanke, dass auch Gerbstoff vorhanden sein und zum Theil die erwähnten Reactionen beeinflussen könne, wurde durch längere Behandlung der Schnitte mit concentrirtem Kaliumbichromat bestätigt, indem diese Flüssigkeit den Inhalt, nicht aber, oder doch nur wenig, die Wände der Epidermis und des mechanischen Gewebes, dann die Endodermis und die Membranen des Xylems braun färbte. Nach längerem Liegen in Eisenchloridlösung reagirten dieselben Theile ebenfalls schwach auf Gerbstoff.

Bei *Selaginella laevigata* und *S. cuspidata*<sup>1)</sup> bildet ausserdem die äusserste Rindenschicht unterhalb der die Wurzelhaare tragenden Epidermis einen festen geschlossenen Ring, der ähnlich wie die Endodermis aus tangential sehr langgestreckten Zellen besteht. Das Vorhandensein dieses Ringes dürfte vielleicht meist die Biegefestigkeit des Organes oder die Festigkeit gegen radialen Druck erhöhen.

1) NÄGELI u. LEITGEB: l. c., S. 131; Taf. XVIII, Fig. 12 n. Vgl. TREUB: l. c., p. 18 note.

An in Wasser eintauchenden Stützwurzeln der *S. Kraussiana* A. Br. zeigten mir Querschnitte aus verschiedenen Höhen, dass die Verdickung der Rindenzellwandungen gegen die mit Wurzelhaaren und Haube versehenen Gabelzweige hin derart abnimmt, dass in diesen letzteren nur noch der mittlere Theil der Rinde dickwandig erscheint und mit Kalilauge sich gelb färbt, während die äusseren Rindenschichten mit der wurzelhaartragenden Epidermis schon dünnwandig bleiben, und noch weiter gegen die Spitze zu keine Verdickung der Zellmembranen der ganzen Rinde mehr wahrzunehmen ist.

Einen ähnlichen, jedoch noch ausgeprägteren mechanischen Cylinder-mantel besitzen, wie erwähnt, nach HABERLANDT die Stützwurzeln von *Zea Mais* und anderen hohen Gramineen-Formen. Dasselbe gilt ferner nach meinen Untersuchungen für die Knotenwurzeln von *Avena sativa* und *Triticum vulgare*<sup>1)</sup>. Hier sieht man innerhalb der mit Wurzelhaaren versehenen dünnwandigen Epidermis eine einfache, ebenfalls dünnwandige Rindenschicht mit etwas tangential gestreckten Zellen, darunter ein drei- bis vierschichtiges mechanisches Gewebe, dessen stark verdickte Zellen sich mit Kalilauge gelb färben, und das in geschlossenem Ringe die innere dünnwandige Rinde umgiebt. Das Mark des Centralcyinders ist stark entwickelt.

Die tiefer, unterhalb der Bodenoberfläche entspringenden Wurzeln des Hafers und des Weizens haben einen hiervon abweichenden Bau, indem der mechanische Hohlcyylinder der äusseren Rinde fehlt; die Wandungen der entsprechenden Rindenschichten bleiben hier unverdickt. Das Mark der Bodenwurzel steht in Mächtigkeit hinter demjenigen der stammähnlichen Stützwurzel zurück. Letzterer kommt offenbar hier die Function zu den Halm wie mit Schrägbalken zu befestigen. Dieselben Anpassungserscheinungen, wie wir sie bei den Gramineen kennen gelernt haben, sind es denn, die sich auch für die Wurzeln der Selaginellen geltend machen. —

Wie von NÄGELI und LEITGEB erwähnt, gabeln sich die haubenlosen Wurzeln der *S. Martensii* wie auch die Haubenwurzeln von *S. laevigata* und *S. cuspidata*, noch bevor sie in den Erdboden dringen, ein- oder mehrmals, letztere bilden auch selbst nahe dem Stengel lange Wurzelhaare. Diese Gabeläste sehen aber der Tragwurzel ganz ähnlich; der Winkel, den sie miteinander bilden, ist ziemlich spitz, d. h. sie weichen in ihrer Richtung nicht bedeutend von der Senkrechten ab. Sie enthalten Chlorophyll im Rindengewebe und die einzelnen Verzweigungsglieder sind oft mehrere Centimeter lang.

Am Scheitel des „Wurzelträgers“ ist nie eine Spur von einer Wurzelhaube vorhanden, das Ende schwillt aber kopfförmig an und

---

1) Mein verehrter Freund Herr Dr. LOPRIORE hatte die Güte, mir seine Präparate von Stützwurzeln des Weizens zu zeigen und veranlasste mich dadurch zu einer eingehenderen Untersuchung.

erst wenn die Spitze die Erde berührt, fangen die schon früh<sup>1)</sup> in derselben oft in Mehrzahl angelegten Wurzeln, die mit Haube versehen sind, an zu wachsen, dringen durch die Stützwurzel hervor, deren äusserste Zellen zu einem durchsichtigen, später verschwindenden Schleim zerfliessen<sup>2)</sup>).

Dass die Gabelung sämtlicher Wurzeln ebenso wie die der Sprosse keine dichotome ist, sondern eine frühzeitig monopodiale Bifurcation, wird heute von allen Forschern übereinstimmend anerkannt.

Schon lange bekannt und an jeder Pflanze leicht zu bemerken ist der eigenthümliche Einfluss, den die Berührung mit dem Erdboden auf die Gestaltung des Wurzelsystemes ausübt. Die Wurzeläste werden hier weit kürzer und stehen deshalb dichter gedrängt, es bildet sich die kegelförmige Haube, und das Chlorophyll verschwindet, wie man leicht an der weissen Farbe erkennt.

Dieser Thatsache hat TREUB<sup>3)</sup> die Beobachtung hinzugefügt, dass die Haubenwurzeln im Kopfe der Stützwurzel von *S. Martensii* sich „dans un milieu très humide“ früher zeigen können. Nur durch Versuche aber konnte festgestellt werden, welche das Wachstum beeinflussende Factoren des Bodens es sind, die die Umgestaltung der Wurzel bedingen. Dies zu ermitteln hatte ich mir als Ziel vorgesteckt.

Versuche über die Bedingungen des Hervorbrechens der *Selaginella*-wurzeln aus dem Stützwurzelkopfe sind von PFEFFER<sup>4)</sup> angestellt und 1871 beschrieben worden.

PFEFFER liess die Wurzelträger einer unter einer Glasglocke cultivirten *Selaginella sulcata* auf Glasplatten, Pappdeckel und Sand senkrecht herabwachsen, wobei einmal die drei Substrate trocken, das andere Mal Pappe und Sand feucht gehalten wurden.

In den Sand drang die Wurzel hinein, in den beiden anderen Fällen wurde bloss die Spitze umgebogen; eine gabelige Verzweigung aber trat nur bei feuchter Unterlage ein, dann aber auch schon am 2. Tage.

Ebenso leicht brachen die Wurzeln an einem in Wasser tauchenden Wurzelträger hervor, und auf diese Weise „wurden herrliche Präparate erzogen.“ Das Licht konnte zugelassen oder abgehalten werden ohne merkbaren Unterschied; vertical aufwärts gerichtete Wurzelträger, denen das Wasser mittelst Saugdocht zugeführt wurde, zeigten nach 3 Tagen das Hervorbrechen allerdings langsam wachsender Wurzeln.

Hiermit hatte PFEFFER nachgewiesen, dass Contactwirkung, Verfinsterung und Schwerkraftwirkung keine Bedingungen für

---

1) Vgl. jedoch TREUB: l. c., p. 13.

2) Vgl. NÄGELI und LEITGEB, l. c., S. 126. — PFEFFER: Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 1. 1871. S. 97.

3) TREUB: l. c., p. 16.

4) W. PFEFFER: Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. 1. H. 1. 1871. S. 97—98.

das Hervorbrechen der Wurzeln beim Erreichen des Bodens sind, und er folgert aus seinen Versuchen weiter, dass „allein in Folge der Aufnahme von Wasser die in dem kopfförmigen Ende der Wurzelträger bereits ihrer Anlage nach vorhandenen Wurzeln hervorbrechen.“

Leider bekam ich erst nach Beendigung meiner ganzen Arbeit Kenntniss von obigen Versuchen<sup>1)</sup>; hätte ich diese vorzügliche Grundlage zum Weiteraufbau gehabt, wäre es mir leicht möglich gewesen, durch fernere Versuche die Frage nach noch weiteren Verzweigungsbedingungen zu bearbeiten.

In so weit meine Versuche ähnlich wie die PFEFFER'schen eingerichtet waren, haben sie die völlige Bestätigung der erzielten Resultate ergeben, und zwar für andere Species, als die von diesem Forscher verwendete *Selaginella sulcata*. Ausserdem ergänzen sich die Versuche ganz gut, indem PFEFFER mehr seine Aufmerksamkeit den nicht bedingenden Factoren, wie Licht, Schwerkraft und Contact zuwandte und mit Bezug auf das Wasser nur „die in flüssiger Form dargebotene Feuchtigkeit“ berücksichtigte. Da über die Beschaffenheit des zur Verwendung gekommenen Wassers keine Angabe vorliegt, darf ich vielleicht annehmen, dass es, wie aus dem Versuchsergebnis im einen Falle entschieden hervorgeht, durchweg gewöhnliches Brunnenwasser war, das also ausser der durch die Versuche als nicht zutreffend erwiesenen Möglichkeit der Contactwirkung noch eine ganze Reihe verzweigungsbedingender Factoren in sich bergen könnte. Von solchen Factoren, deren Einfluss nicht a priori beurtheilt werden kann, war es in erster Linie der Nährstoffgehalt des Wassers, dessen Mitwirkung ich zu bestimmen suchte. Ferner beabsichtigte ich Versuche über den Einfluss des Sauerstoffgehaltes anzustellen, diese sind aber nicht über die ersten Anfänge hinaus gediehen.

Auch habe ich einigen der in den verschiedenen Medien auftretenden Wachsthumerscheinungen und den Aenderungen der anatomischen Verhältnisse Aufmerksamkeit zugewendet.

Bezüglich meiner Versuche muss ich noch als sehr interessant erwähnen, dass, wie ich sehe, SACHS<sup>2)</sup> vor 26 Jahren in seiner Experimental-Physiologie eigentlich unsere Aufgabe in nicht misszuverstehenden Worten kurz und genau gestellt hat; er sagt nämlich:

„Wenn die ungetheilten Luftwurzeln der Selaginellen in den Boden eindringen, so pflügen sie sich alsbald vielfach zu dichotomiren,

1) Dass die Versuche mit Selaginellawurzeln in der sonst so bekannten PFEFFER'schen Arbeit mir unbekannt geblieben waren, darf ich vielleicht zum Theil damit entschuldigen, dass in den meisten mir zugänglich gewesenen Hand- und Lehrbüchern (von SACHS, SADEBECK, GOEBEL, v. TIEGHEM u. a.) nichts darüber angegeben wird. In seiner Pflanzenphysiologie Bd. 1, 1881, S. 84, erwähnt PFEFFER diese Versuche nur ganz kurz.

2) SACHS: Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. Leipzig 1865, S. 175.

ähnlich verzweigen sich die aus den höheren Knoten der Maispflanze hinabwachsenden Wurzeln erst bei ihrem Eintritt in den Boden; in diesen und vielen anderen Fällen ist es fraglich, ob die Finsterniss im Boden, seine Feuchtigkeit, seine Nährstoffe, sein blosser mechanischer Widerstand oder ob alle diese Verhältnisse zusammenwirken.“

Man beachte, dass auch SACHS die Selaginellen-Luftwurzeln mit den Knotenwurzeln von Mais verglichen hat! Meine Versuche wurden hauptsächlich mit *S. Martensii* Spring und *S. Kraussiana* A. Br.<sup>1)</sup> in den pflanzenphysiologischen Instituten der Universität und der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin ausgeführt, und ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Professoren KNY und FRANK für ihre überaus liebenswürdige Förderung meiner Arbeiten in dieser wie in anderer Richtung meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Die erste Versuchsreihe wurde so ausgeführt, dass die Pflanze, eine *S. Kraussiana*, in ihrem Topfe mit einer Mischung von Haide- und Lauberde in demselben Gewächshause wie vorher blieb, und dass nur die wurzeltragenden Sprosse nach den Culturegefässen mit anderen Wachstumsmedien, wie Wasser und Sand, hingeleitet wurden. In einem Versuche gelangten die Sprosse einer im Boden des Topfes wurzelnden und auch hier Stützwurzeln herabsendenden *Selaginella*, sofort oder je nachdem sie weiter wuchsen, rechts über ein leeres, bedecktes, verdunkeltes Gefäss, dann über ein mit Wasser und weiter über ein mit Sand gefülltes Gefäss, links ebenfalls zuerst über ein Gefäss mit Luft, das aber das Licht zutreten liess, und weiter über einen Topf mit Sand.

Die Gefässe waren einfache glisirte Blumentöpfe, die ziemlich bis an den oberen Rand mit dem betreffenden Medium gefüllt waren. Auf dem mit Wasser beschickten Topfe wurden einige ganz einfache, hinreichend lange Holzstäbchen quer übergelegt, so dass sie die Zweige trugen und die Stützwurzeln zwischen sich liessen, um in's Wasser einzutauchen.

Das Wasser war Berliner Leitungswasser, aber im Reservoir des

---

1) Diese gewöhnliche Gartenpflanze, *S. Kraussiana* (Kunze) A. Br. (*S. hortensis* Mett., *S. denticulata* Link, 1822) ist so oft verkannt worden, dass ich mich besonders bemühte, meine Versuchspflanze richtig zu bestimmen. Ich verglich sie mit einem im Bot. Garten (Schöneberg) cultivirten Exemplare und zog zu Rathe J. G. BAKER: A Synopsis of the Genus *Selaginella*. Journal of Botany, 1883 ff. und A. BRAUN: Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Selaginella*. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Sitz. vom 27. April 1865. Ferner, und darauf lege ich das meiste Gewicht, konnte ich durch die Güte des Herrn Prof. KNY die aus dem Herbarium A. BRAUN's stammenden, von ihm bestimmten Selaginellen, darunter auch *S. Kraussiana* und *S. denticulata* (L.) Link, die im Herbarium des pflanzenphys. Inst. d. Kgl. Univ. zu Berlin verwahrt werden, vergleichen.

Gewächshaus verunreinigt und stellte deshalb, wie ich annehme, ein dem Bodenwasser annähernd gleichgünstiges Nahrungsmaterial dar, ohne die sonstigen Eigenschaften des Bodens zu besitzen. Der Sand war weisser ausgeglühter Sand, wurde aber ebenso wie die Erde mit demselben Leitungswasser je nach Bedarf begossen. Der Versuch dauerte vom 23. März bis zum 10. September. Die Cultur macht keinerlei Schwierigkeiten, die Pflanze verträgt sehr viel, nur muss man vermeiden, die Zweige zu begiessen oder dieselben gar in's Wasser eintauchen zu lassen, da sie dann nachher sehr leicht verwelken. Hatte die Versuchspflanze in diesem oder in anderen Versuchen etwa durch Berührung mit der Erde am Stützwurzelkopfe hier und da schon Haubenwurzeln gebildet, so wurden solche Luftwurzeln entfernt oder doch in irgend einer Weise leicht kenntlich gemacht, so dass man von ihnen absehen konnte.

In dem nahrungarmen, aber mit Leitungswasser begossenen Sande erlangten die Wurzeln zwar eine etwas dürftigere Ausbildung wie gleich alte Wurzeln in der Torferde, zeigten jedoch eine ganz ähnliche Gestaltung.

In den leeren Gefässen verzweigten sich die Wurzeln dagegen gar nicht bei der nicht allzu feuchten Luft des Warmhauses. Die Abhaltung des Lichtes machte dabei keinen Unterschied, jedoch war dieser Theil des Versuches nicht ganz einwurfsfrei, und ich darf deshalb dieses Resultat nicht gerade als Beweis dafür hinstellen, dass das Licht auf die Wurzelentwicklung keinen Einfluss ausübt. Ich hatte nämlich das ganze Sprossstück verdunkelt, nicht bloss die Wurzeln desselben, und dadurch trat natürlich Etiolement ein, welches das Versuchsergebniss trübt.

Am interessantesten war das Verhalten der im Wasser cultivirten Wurzeln. Schon am 9. Tage (1. April) nach Anfang des Versuches hatten einige von den acht in's Wasser tauchenden Stützwurzeln unterhalb der Oberfläche desselben die Bildung von kurzen, weissen Gabelästen begonnen, in einem Falle war sogar die Gabelung dreimal wiederholt. Die Wurzel konnte kaum merkbar in die Länge gewachsen sein, bevor die Gabelung eintrat; die einzelnen, neugebildeten Gabeläste waren 1—2 *mm* lang. Am 19. Tage waren die meisten, am 23. Tage waren alle acht Wurzeln verzweigt; die älteste zeigte vierfache Gabelung, während keine Wurzel oberhalb der Wasseroberfläche sich verzweigt hatte. Nach einem halben Jahre, am 10. September, wurde der Versuch unterbrochen, nachdem in der letzten Zeit keine Aenderung mehr wahrzunehmen war, und die Wurzeln gelangten zur Untersuchung. Sie zeigten eine ähnliche Ausbildung, wie die Bodenwurzeln, ja die Wasserwurzeln hatten sogar ein etwas kräftigeres Aussehen bei mindestens ebenso reichlicher Verzweigung. Wie jene sind sie mit einer kegelförmigen Wurzelhaube versehen; die Wurzelbaare sind überaus zahlreich,

lang und eher dicker wie im Boden<sup>1)</sup>; sie zeigen hier wie dort die verschiedenen, auch von anderen Pflanzen bekannten Formen, indem sie schlauchförmig, keulenförmig, geschlängelt, an der Spitze zu einer Blase angeschwollen oder sogar, jedoch selten, gabelig verzeigt sind.

Die Wurzeln machten einen ganz gesunden Eindruck, die Haare waren unversehrt, nicht geplatzt, am Scheitel mit der gewöhnlichen Wandverdickung versehen.

An einer der am reichlichsten verzweigten Wurzeln, die etwa ein halbes Jahr alt gewesen sein dürfte, bestimmte ich die Anzahl der Gabeläste, wie aus nachstehender Zusammenstellung zu ersehen ist.

Den „Wurzelträger“ als Wurzel erster Ordnung bezeichnend, nenne ich die erste im Wasser gebildete Generation Wurzeln zweiter Ordnung u. s. w., und hiernach verzweigten sich die Haubenwurzeln der *S. Kraussiana* folgendermassen, indem die erste Theilung eine Dreitheilung war:

Anzahl Gabeläste einer Wurzel				Σ
Wurzeln 2. Ordnung	1	1	1	3
„ 3. „	1 + 1	1 + 1	1 + 1	6
„ 4. „	2 2	2 2	2 2	12
„ 5. „	4 4	4 4	4 4	24
„ 6. „	8 6	4 8	2 8	36
„ 7. „	6 12	0 12	0 8	38
„ 8. „	4 2	0 0	0 10	16
Summe	25 + 27 + 1	11 + 27 + 1	9 + 33 + 1	132 + 3

Ferner habe ich bei 7 Wasserwurzeln die Längen der Gabeläste verschiedener Ordnung, wie folgt, gemessen:

<i>Selaginella Kraussiana</i>	Länge der Gabelzweige in mm							Σ
	Nummer der Wurzel							
	1	2	3	4	5	6	7	
Wurzel 2. Ordnung	2	3	4	3	4	6	2	24
„ 3. „	6	5	9	5	7	8	4	44
„ 4. „	5	10	7	4	8	4	4	42
„ 5. „	7	5	8	8	4	3	6	41
„ 6. „	11	7	3	5	0	1	3	30
„ 7. „	6	3	0	0	0	0	0	9
„ 8. „	2	0	0	0	0	0	0	2
Summe	39	33	31	25	23	22	19	192
Durchschnitt								3,9

1) Vgl. SACHS: Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. 1887. Fig. 9, S. 23.

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass die Verzweigungen mittlerer Ordnung sowohl am zahlreichsten, wie auch am längsten sind, und es lässt sich unter Zugrundelegung derselben berechnen, dass die gesammte Länge sämtlicher Zweige einer Wasserwurzel durchschnittlich<sup>1)</sup> 473 mm oder gegen einen halben Meter beträgt. Diese Länge übertrifft also bei weitem diejenige des senkrecht herabhängenden unverzweigten, grünen und haubenlosen Trägers. Dabei erreicht die Axenlänge des Wurzelbüschels nicht 40 mm, also ist es die schirm- oder glockenförmige Anordnung der Verzweigungen, wodurch die möglichst vollständige Ausnutzung der Nahrung im Medium bedingt wird, ein Ziel, das bekanntlich auch von den Wurzeln anderer Pflanzen erstrebt wird. Die etwas glockenförmige Gestalt des Wurzelsystemes wird durch die mehr horizontale Stellung der Wurzeln zweiter und z. Th. dritter Ordnung erreicht. Die Wurzeln zweiter Ordnung bilden mit dem Träger einen Winkel von ungefähr 100°, während der entsprechende Winkel tiefer im Systeme etwa 150° beträgt.

Einige ähnliche Versuchsreihen mit gleichem Erfolge wurden mit einer Anzahl verschiedener Arten von Selaginellen im Kgl. bot. Garten zu Berlin (Schöneberg) nach meinen Anweisungen gütigst von Herrn Gärtner NOWAK angestellt. Herr NOWAK richtete es dabei so ein, dass er, wie die Gärtner es so oft thun, die Selaginellen-Töpfe im Gewächshause auf umgekehrte, in einer grossen, mit Leitungswasser beschickten Wanne stehende Töpfe stellte. Da die Pflanzen dicht am Rande des Kübels standen, hingen die Wurzeln nach aussen in die Luft, in der Mitte erreichten sie die Erde, nach innen tauchten sie in's Wasser. Während die Wurzeln in der Luft sich nicht verzweigten, wurden im Wasser die schönsten Büschel gebildet, besonders bei *S. Martensii* var. *divaricata* und *S. apus* Spr.; die erstere Art zeigte nach einem Monat sogar bis fünfmalige Gabelung. Bei dieser kam es auch vor, dass die eintauchenden haubenlosen Stützwurzeln grüne, oder besser gesagt, röthliche Gabelzweige schon in der Luft gebildet hatten, wie dies ja überhaupt bei *S. Martensii* so häufig eintritt. Waren dann solche Gabeläste ungleich lang, so hatten sich die Wasserwurzeln dennoch gleich ausgebildet, ein Zeichen, dass die grössere oder geringere Tiefe unter der Wasseroberfläche — jedenfalls innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen — nicht von merkbarem Einfluss ist.

Aus diesen Versuchen dürfte mit Bestimmtheit hervorgehen, dass das Leitungswasser für die Wurzelentwicklung nicht hemmend ist, sondern eine normale und kräftige Wurzelverzweigung begünstigt. Diese kann durch Berührung, durch Contact, nicht bedingt sei, da ja innerhalb des Wassers die späteren Verzweigungen kein neues

1) Jedoch muss ich bemerken, dass die Zahl etwas zu hoch ausgefallen sein dürfte, da ich der Bequemlichkeit halber vornehmlich die längeren Wurzeln, die wohl auch die älteren waren, zur Messung heranzog.

Medium vorfinden und da durch Berührung mit der Wand eines glasierten Topfes keine Verzweigung eintritt. Es ist vielmehr anzunehmen, dass der verzweigungsbedingende Factor des Bodens im Wassergehalt desselben zu suchen ist. Allein das Wasser wirkt ja in zweierlei Weise, erstens als Feuchtigkeit, zweitens als Nahrungsmaterial, und es blieb mir noch übrig, zu untersuchen, welcher von diesen beiden Factoren der massgebende ist.

Zu dem Zwecke liess ich vorerst die Stützwurzeln einer *S. Kraussiana* auf eine mit Fliesspapier überdeckte Glasbank herunterwachsen. Das Papier wurde mit destillirtem Wasser feucht gehalten, und nach etwa einem Monat zeigte sich an einer Wurzel die erste einmalige kurze Gabelung. Hieraus ergibt sich, dass die Verzweigung durch die blosser Feuchtigkeit, nicht durch Nahrungszufuhr eingeleitet wird. Allein der Versuch war mir deswegen nicht überzeugend genug, weil der Staub aus der Luft auf das Papier fallen und in Verbindung mit der im Papier etwa vorhandenen löslichen Nahrung einen gewissen, obwohl minimalen Nährwerth bedingen konnte.

Ich musste also eine neue Versuchsreihe anstellen und traf dabei folgende Anordnung. Eine kräftige *S. Martensii* wurde zwischen drei Gefässe so gestellt, dass die Sprosse nach diesen vertheilt werden konnten. Das eine Gefäss enthielt Leitungswasser, das in diesem Falle ein ziemlich reines Trinkwasser war, die beiden anderen Gefässe dagegen destillirtes Wasser. Der eine von diesen letzteren Glashäfen wurde verdunkelt, der andere nicht.

Der Dunkelversuch zeigte keine Verzweigung, aber der Spross, der auch hier mit schwarzem Papier überdeckt war, verkümmerte; der Versuch taugte also nichts. Um zum Licht zu kommen, krümmte sich der Spross stark nach aufwärts und zog deshalb seine Wurzeln aus dem Wasser heraus, weshalb ich ihn immer tiefer herunterbiegen musste, bis er nach Monaten schliesslich das Leben einbüsste.

Das helle Gefäss wurde, um Staub fernzuhalten, mit einem grossen, übergreifenden, umgekehrt aufgehängten Glastrichter, dessen Halsmündung mit einem Baumwollstopfen geschlossen war, überdeckt. Am Rande des Trichters, wo die Sprosse in's Gefäss hineingeführt waren, konnte der Luftaustausch stattfinden, ohne dass merkbare Staubmengen mitgeführt wurden. Das Glas des Trichters wirkte schon, wenn auch nur wenig, lichtentziehend auf den Zweig, der etwas bleicher wurde, stark in die Länge wuchs und sich ebenfalls zurückzukrümmen suchte. Um das Herausziehen der Wurzeln aus dem Wasser zu vermeiden, regulirte ich durch Senken und Verschieben des Trichters die Stellung des Sprosses, was denn auch vollkommen genügte.

Der Versuch dauerte vom 30. April bis zum 9. September.

Im Leitungswasser trat auch hier die gewöhnliche Verzweigung ein.

An einer Stützwurzel, deren äusserster Luftgabelzweig 22 mm lang war, und an drei anderen wurden die Längen der Zweige der Wasserwurzeln gemessen, und es ergab sich folgendes Resultat:

Länge der Gabelzweige in mm					
<i>Selaginella Martensii</i>	Nummer der Wurzel				Σ
	1	2	3	4	
Wurzel 2. Ordnung	3	2	4	2	11
„ 3. „	3	8	8	2	21
„ 4. „	8	12	13	3	36
„ 5. „	9	2	0	3	14
„ 6. „	5	0	0	0	5
Summa	28	24	25	10	87

Es war eine ansehnliche Haube an den Wurzelspitzen vorhanden, deren äusserste Zellen verschleimten und sich aus dem festen Verbinde lösten. Die Structur der aus vielen regelmässig gebauten und angereihten Kappen bestehenden Haube lässt sich hier besonders schön studiren.

Im destillirten Wasser trat bei Licht auch Gabelung ein, aber äusserst spärlich; es kamen überhaupt nur die schon im Voraus im Stützwurzelkopfe angelegten jungen Wurzeln zur Entwicklung, und die meisten von diesen waren nur als kaum zu unterscheidende Höckerchen vorhanden, die längsten erreichten höchstens 2 mm, und es trat nur die einmalige Gabelung auf. Auch dies deutet darauf hin, dass es die Feuchtigkeit ist, die die Verzweigung auslöst, während der Nahrungsgehalt die Gestaltung des Wurzelkörpers bedingt.

Das verwendete Wasser war das destillirte Wasser des Handels und somit bekanntlich noch lange kein „reines Phlegma“, aber jedenfalls nahrungsarm. Dass es schädlich bzw. giftig gewesen sein sollte, wie man neuerdings von verschiedener Seite geltend gemacht hat, kann ich nach dem sonst ganz gesunden Aussehen der Wurzeln in diesem Falle nicht annehmen. Dagegen wäre es wohl möglich, dass der weit geringere Sauerstoffgehalt des destillirten Wassers gewissermassen ein Ersticken der Wurzeln verursachen könnte, während das Leitungswasser bekanntlich mit Luft, mit Sauerstoff, übersättigt ist. Ob eine Erstickung hier mit hineinspielt, dies festzustellen wäre die Aufgabe weiterer Versuche.<sup>1)</sup>

Im destillirten Wasser erhielt der eintauchende Stützwurzelkopf ein ganz eigentümliches Aussehen, indem nur von dem äussersten, 1 bis 2 mm langen, etwas angeschwollenen Ende Wurzelhaare entwickelt

1) Wenn Regenwasser bei Culturen sich günstiger gezeigt hat als destillirtes Wasser, so könnte das u. A. auch an seinem grösseren Luftgehalte liegen.

wurden. Diese erreichten eine Länge von 3 mm bei einem Wurzel-durchmesser von etwa 1 mm und bildeten zusammen anfangs wie eine kleine Scheibe; später erschien der Wurzelkopf als ein kurzer Pinsel, dessen Haare ungefähr so standen, wie die Sporenketten am *Aspergillus*-Kopfe.

Jede Epidermiszelle war an allen Wurzeln innerhalb dieser kleinen Strecke zu einem Haare ausgewachsen, doch ist es möglich, dass am centralen Theil der oberen Kuppe ein kleines Plätzchen frei von Haaren blieb, was ich nicht mit Bestimmtheit ermitteln konnte. Ein nahezu axiler Längsschnitt zeigte den ganzen Umriss mit langen Haaren bedeckt. Die Haarwandung lässt die äussere Schleimschicht leicht erkennen und ist an der Spitze, wie gewöhnlich, etwas verdickt; ein Platzen derselben wurde nie beobachtet. Wenn später die jungen Gabelzweige sich entwickelt haben, sehen sie unterhalb des Haarpinsels hervor, bilden auch selber nach und nach kurze Haare, die fast bis an den Hinterrand der Haube auswachsen. Die Haube wird aus einer oder wenigen Kappen gebildet, die hier nicht wie in Erde und Leitungswasser zu verschleimen scheinen. Die Scheitelzelle ist leicht und deutlich nachzuweisen.

Schliesslich machte ich noch einen Versuch über die Wurzelbildung der *Selaginella Martensii* in feuchter Luft bei Zutritt der Sauerstoffes und des Lichtes. Die Topfpflanze wurde auf den Luftpumpenteller unter festschliessender Glasglocke am Südfenster aufgestellt. Eine Schale mit Wasser war auch unterhalb der Glocke angebracht, und fortwährend, Tag und Nacht, wurde längere Zeit hindurch ein Luftstrom durch den Apparat geleitet. Der Versuch diente zugleich anderen Zwecken, und war die durchgeleitete Luft eine Zeitlang von ihrer Kohlensäure befreit, was jedoch auf die Wurzelentwicklung kaum von Bedeutung gewesen sein dürfte; wichtig ist aber, dass die von der Pflanze ausgeathmete Kohlensäure mit dem Luftstrom entfernt wurde, so dass die Wurzeln nicht im einfach „abgesperrten Raume“ wuchsen.

Bei dieser Anordnung blieb die Innenwand der Glocke fortwährend benetzt, so dass man sicher annehmen darf, dass die Luft mit Wasserdampf gesättigt war. Es war auch dafür Sorge getragen, dass die Pflanze bzw. der Topf durch ein Zuleitungsrohr begossen werden konnte. Nach wenigen Wochen hatten sich die Wurzeln verzweigt, und die jungen kurzen Gabeläste mit ihren langen Wurzelhaaren zeigten schon durch die weisse Farbe, dass hier Haubenwurzeln entwickelt waren, was denn auch die Untersuchung bestätigte. Ob die Sonnenstrahlen direct die Wurzeln getroffen haben mögen, versäumte ich leider festzustellen, jedenfalls hat sonst nur der Schatten der Sprosse ihnen das Licht genommen, denn die Zweige wurden direct beschienen. Die Verzweigung war hier ähnlich wie im destillirten Wasser, an einzelnen Wurzeln jedoch

reichlicher mit bis viermaliger, aber sehr kurzer Gabelung. Die Giftigkeit des Wassers bezw. des Wasserdampfes war ausgeschlossen, und wenn die Verzweigung eine üppigere wurde wie im destillirten Wasser, schreibe ich es dem Umstande zu, dass hier eine sauerstoffreiche Luft der Wurzel zu ihrer Athmung zur Verfügung stand. Die kegelförmige Wurzelhaube hatte zahlreiche, verschleimende Kappen gebildet, selbst noch bevor die Länge der kleinen Haubenwurzeln dem Durchmesser des Trägers gleichkam. Die Wurzelhaare waren lang und dünn.

Das Ergebniss dieser Versuche deutet darauf hin, dass es die Feuchtigkeit des Bodens ist, die in der Natur die kurzgabelige Wurzelverzweigung hervorruft, während der Nährstoffgehalt desselben für deren Weiterentwicklung massgebend wird.

Jedoch genügen natürlich diese Versuchsreihen, obgleich sie durchweg übereinstimmende Resultate ergaben, noch nicht, um diesen Einfluss festzustellen, und da ich selber keine Gelegenheit finden werde, die Versuche fortzusetzen und nach angedeuteter Richtung die sich abspielenden Vorgänge weiter zu verfolgen, so sei hierdurch die Aufmerksamkeit anderer Forscher darauf hingelenkt, dass solche Culturen mit Stützwurzeln von Selaginellen leicht auszuführen und wohl auch die Versuchsergebnisse unschwer zu deuten sind, weshalb die Selaginellen zu weiterer Versuchsanstellung auf dem von PFEFFER zuerst eingeschlagenen Wege sehr empfehlenswerth erscheinen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Kgl. Universität zu Berlin.

### 3. H. Solereder: Ueber die Versetzung der Gattung *Melananthus* Walp. von den *Phymaceen* zu den *Solanaceen*.

Mit Tafel XIII.

Die Veranlassung zu der vorliegenden Mittheilung war eine unbestimmte gamopetale Pflanze von WEDDELL (n. 146) aus Brasilien, welche aus dem Herbarium DE CANDOLLE in meine Hände gelangte, und welche, ausgezeichnet durch den Besitz von intraxylärem Phloëm in der Axe, sich vorerst von allen Genera der durch inneren Weichbast ausgezeichneten gamopetalen Familien (der *Loganiaceen* ex parte, *Solanaceen*, *Apocynaceen*, *Asclepiadaceen*, *Acanthaceen* ex parte) durch ihren aus einem einfächerigen oberständigen, nur eine grundständige Samenknoepe bergenden Fruchtknoten hervorgehende zweiklappige Kapsel als etwas Abweichendes und Anomales darstellte. Bei weiterer Umschau gelang es, in der in Rede stehenden WEDDELL'schen Pflanze mit vollster Sicherheit die von WALPERS (Botanische Zeitung 1850, p. 289 und WALPERS Annales III, 1852—1853, p. 230) aufge-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Sarauw Georg Frederik Ludvig

Artikel/Article: [Versuche über die Verzweigungs-Bedingungen der Stützwurzeln von Selaginella 1051-1065](#)