Von der Selaginella helvetica im Vergleiche mit den anderen europäischen Selaginella-Arten.

Von **H. Bruchmann.**

Mit 10 Textfiguren.

Die der Schweiz gewidmete Selaginella ist zwar die verbreiteste der drei in Europa einheimischen Arten dieser Gattung, doch aber die noch am schlechtesten gekannte, und meines Wissens, nach Hofmeister keiner eingehenden Untersuchung auf ihre Entwicklung unterzogen worden. Schon die Angaben Hofmeister's über die Keimung der Sporen dieser Art hätten zu einer Nachprüfung anregen können. Mich haben zwar schon die S. spinulosa und die S. denticulata beschäftigt[1]); da ich aber die Gelegenheit hatte, Sporen von der S. helvetica zu erhalten und deren Keimung zu sehen, so will ich auch noch dieser Art in Gegenüberstellung der beiden anderen einige Zeilen widmen.

Die S. helvetica zeigt, wie auch die S. denticulata, mit ihren kriechenden, dorsiventralen und reichverzweigten Sprossen, ferner mit ihrer Bewurzelung durch die an den Verzweigungsstellen hervortretenden Wurzelträger und den vierzeilig gestellten Blättern in zwei verschiedenen Größen, den typischen Selaginellencharakter. Bei dieser Wachstumsweise, bei der die immer aufs neue entstehenden Tochtersprosse in sich voneinander entfernenden Richtungen weiterwachsen und verzweigen, entstehen nach dem Absterben der Muttersprosse fortgesetzt in stetig gesteigerter Anzahl selbständige Pflanzen. Zu dieser unbegrenzten vegetativen Vermehrung kommt noch die durch Sporen hinzu.

Diesen Arten gegenüber nimmt die S. spinulosa eine Sonderstellung ein, als gehöre sie einer anderen Gattung an. Ihre aufstrebenden Sprosse tragen gleiche Blätter in spiraliger Anordnung und vermögen sich nicht zu bewurzeln. Jeder Sproß zweigt nur zwei alternierende Tochtersprossen ab, wächst darauf zu einer Blüte aus und stirbt ab. Die aus der Mutterspore geborene Pflanze bleibt somit für

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa Al. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes. — Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora 1912, Bd. CIV.

ihre Lebensdauer ein einziges Individum. Das ausdauernde Hypokotyl allein bringt unter sekundärem Dickenzuwachs die nötigen Wurzeln hervor. Dieser Art fehlt somit die vegetative Vermehrungsweise der beiden anderen Arten. Sie ist nur auf die Vermehrung durch Sporen angewiesen.

Alle drei Arten erzeugen in ihren, die Spezies charakterisierenden Blütenähren reiche Sporenmengen beiderlei Geschlechts.

Von der Sporenkeimung der S. helvetica berichtet Hofmeister[1]), daß bei gleichzeitiger Aussaat beider Arten die männlichen zuerst keimten und Spermatozoiden entließen, die sich nur träge bewegten. Die weiblichen Sporen, die dann weit später keimten, brachten keine Keimpflanzen hervor, welches Ergebnis auch Spring[1]) schon vorher von seinen Aussaaten der Sporen dieser Art angegeben hatte. In solcher ungleichen Keimungszeit der beiden Sporenarten erblickte Hofmeister das Mißlingen seiner Aussaaten. Stellte er aber zu solcher Aussaat gute fruchtbringende Pflanzen der gleichen Art, damit zu den spät keimenden weiblichen Sporen frühkeimende männliche in Verbindung treten konnten, so erhielt er binnen kurzer Zeit Embryonen.

Zur Nachprüfung der Sporenkeimung der S. helvetica konnte ich leider nur zu einem Aussaatsversuche kommen. Die Sporen hierzu stammten aus Salzburgs Umgebung und wurden im Herbste 1911 geerntet und ausgesät. Im Februar darauf fand ich reife Mikrosporen vor. Ich sah geöffnete und solche, die sich öffneten und die Spermatozoidenmutterzellen entleerten. Aber, wie auch Hofmeister angibt, kam keine rege Bewegung unter den Spermatozoiden zustande. Sie schwärmten nicht und blieben träge an ihrer Geburtsstätte liegen. Auch durch Zusatz von Apfelsäure wurden sie nicht lebendiger.

Die großen Sporen keimten sehr unregelmäßig und in geringerer Anzahl. Zunächst wohl die am besten ausgereiften (April und Mai), und erzielten auch ohne Umstände Keimpflanzen. Weitere Keimungen erfolgten noch in demselben und dem nächsten Jahre. Bemerken will ich hier, daß auch die Keimungen der Sporen von S. spinulosa und S. denticulata in Zimmerkulturen nicht zu loben waren. Es dürften diese Sporenarten im Freien in ihrem natürlichen Keimblatte bessere Resultate ergeben als die Zimmerkulturen.

Im September 1913 hatte ich Gelegenheit, gute Standorte der S. helvetica zu sehen, so in Bozen am Kalvarienberg, namentlich aber

---

1) Hofmeister (1), pag. 124.

bei Meran am Ufer der Vintschgauer Straße, wo sie von Vorst aus oberhalb des Elektrizitätswerkes bergan führt. An diesen, für diese Pflanze idealen, immer feuchten Standorten traf ich eine reiche Menge junger Keimpflanzen in verschiedenen Entwicklungsstadien an, die wohl im Frühjahr und vorher geboren waren. Die älteren Pflanzen hatten in der dortigen Sommerglut ihre Blüten längst gereift und die Sporen ausgestreut. Der Boden enthielt nur ungekeimte Muttersporen in guter Zahl; sehr selten fand ich eine keimende Form vor. — Eine eingehende Prüfung der Vermehrungsverhältnisse unserer drei einheimischen Arten durch Sporen, die Periodizität dieser in Reifung, Aussaat und Keimesentwicklung unter den natürlichen Lebensverhältnissen würde gute Aufschlüsse zur Vervollkommnung der Lebensbilder dieser Pflanzen bringen können.

Auch dem Prothallium der großen Sporen der S. helvetica fehlen die drei Rhizoidhöcker nicht, die ich zuerst für S. spinulosa feststellte und für alle Prothallien dieser Gattung in Anspruch nahm [1]); nur sind sie hier, wie auch bei S. denticulata in sehr bescheidener Form vorhanden und treten erst später, nach der Sporenöffnung, hervor. Die das Prothallium umschließende äußere Sporenschale der S. helvetica ist wie die S. denticulata von ganz geringer Dicke und nach den Nähten zu schwächer werdend. Dagegen fällt die Schale der S. spinulosa durch ihre Wandstärke auf, auch bildet sie in ziemlich breiten Berührungsflächen aneinandergefügte verstärkte Nähte [2]). Man kann annehmen, daß solche feste und gut geschlossene Sporenschale nicht leicht von dem Prothallium zu sprengen ist, und daß die schon früher bereits in der geschlossenen Spore angelegten Rhizoidhöcker einen wesentlichen Anteil an der Öffnung dieser Spore haben.

Ein Längsschnitt durch die gekeimte große Spore der S. helvetica (Fig. 1) zeigt das einfache Prothalliumbild der beiden anderen einheimischen Arten [3]). Ein Diaphragma, auch ein solches von geringer Ausbildung, was nach Hofmeister vorhanden sein sollte, fehlt. Dies Prothallium kann also nicht zu denen zählen, die ein Diaphragma besitzen [4]).

Die Archegonien zeigen, mit S. denticulata übereinstimmend, die normale Zellenzahl. Somit tritt nur S. spinulosa mit einem drei-

1) Bruchmann (3), pag. 44 u. f.; (5) pag. 15 u. f.; (7) p. 288; (8) pag. 184 u. f.; auch pag. 190.

2) B. (3), Taf. III, Fig. 45 u. 46.

3) Vgl. B. (3), Fig. 46 auf Taf. III und (8) pag. 185, Fig. 2.

4) Goebel (11), pag. 974.

schichtigen Archegoniumhalse auf[1]). Aber wie bei letzterer Art bleiben auch die der S. helvetica geschlossen. Sie wölben in ihrer Entwicklung zwar die äußeren Halszellen über die Prothalliumoberfläche hervor, doch äußerst selten zeigt sich ein geöffnetes Archegonium. Sie erleiden in der geschlossenen Form sekundäre Verdickungen, und nur unter solchen entwickelt sich der Embryo. Wir haben es somit hier wie bei der S. spinulosa mit einer somatisch-parthenogenetischen Keimesentwicklung zu tun[2]).

Es entsteht meist nur ein Embryo im Prothallium. Wenn die Eizelle des Archegoniums, in dem der Keimling sich bildet, eine Membran erhalten hat, verfallen die über ihr liegenden beiden Kanal-

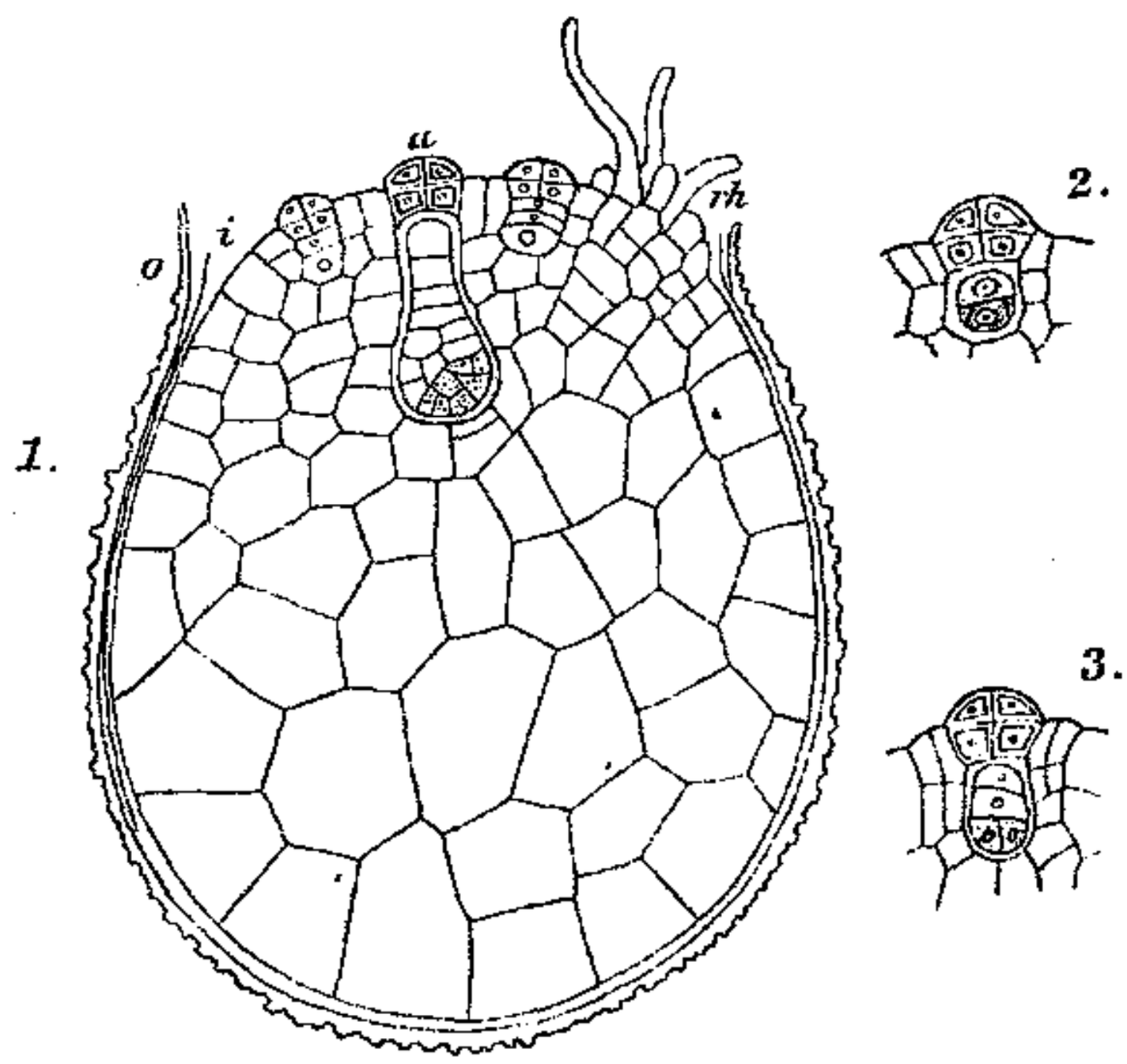

Fig. 1—3. Sel. helvetica. 1. Längsschnitt durch eine keimende Mutterspore. *rh* Rhizoidhöcker; *o* äußere, *i* innere Sporenschale; *a* geschlossenes Archegonium mit jungem Embryo. Vergr. 120. 2. Archegonium mit erster Teilung der Eizelle. Vergr. 200. 3. Archegonium mit jungem Embryo.

zellen und werden von der sich vergrößernden Eizelle aufgenommen, die darauf als kugelförmige Embryozelle den archegonialen Dreizellenraum unterhalb der beiden verdickten Halskanalschichten ausfüllt und die erste Teilung eingeht (Fig. 2). Diese Basalwand teilt auch hier, wie bekannt, dem Archegoniumhalse den hypobasalen, dem Prothallium-

1) B. (3), Taf. III, Fig. 48—51; s. auch B. (5), pag. 17.
2) Näheres B. (8), pag. 212 u. f. und Goebel, Flora 1915, pag. 324 u. 325.

inneren den epibasalen Keimteil zu. Fig. 9 zeigt eine weitere Entwicklung des Embryos, und die Prothalliumzeichnung (Fig. 1) stellt ihn in dem Zustande der Einleitung seiner Krümmung dar. Schon diese drei Entwicklungsformen genügen, um zu erkennen, daß der Werdegang des Keimes in gleicher Weise vor sich geht, wie ich denselben für S. denticulata ausführlich darlegte. Auch die Embryoträger beider Arten erhalten die Form einer einfachen Zellreihe. Somit gehören diese beiden Arten dem verbreitetsten, dem Typus II, an, bei welchem aus der epibasalen Eihälfte beide Keimblätter mit Stammknospen und Hypokotyl, und aus der hypobasalen Eihälfte Embryoträger, Fuß- und Keimwurzelträger hervorgehen[1]).

Und zu welchem der drei Typen ist nun die S. spinulosa zu zählen? Als ich seinerzeit die Entwicklung dieser Pflanze verfolgte, galt es, dieselbe mit der von Pfeffer ausführlich dargelegten der S. Martensii[2]) in Einklang zu bringen, die als einzige Norm der Selaginellen galt. Aber später bin ich zu der Ansicht gekommen, daß der S. Martensii-Typus nicht der allgemeine ist, daß die S. spinulosa dem 2. Typus, zu welchem auch die anderen beiden einheimischen Arten gehören, zugerechnet werden muß, was ich noch durch 3 Figuren erläutern will.

In den jugendlichen Stadien der Keimesentwicklung der S. spinulosa grenzt sich der epibasale Keimteil durch den dichten Inhalt der Zellen deutlich von dem hypobasalen ab. Letzterer entwickelt einen verhältnismäßig großen und vielzelligen Embryoträger, der auch als wichtiges Saugorgan dient. Der Verlauf der Basalwand (Fig. 4*b*), der also anfänglich gut hervortritt, verliert sich aber bei dem Beginne der Krümmung des Embryos. Doch bei dem Vergleiche nahestehender Entwicklungsstadien zeigt es sich, daß das mit dichtem Plasma ausgestattete Umlegegewebe des Embryos dem Hypobasal zuzurechnen ist (vgl. Fig. 5 u. 6), und die Anlegung des ersten Keimwurzelträgers hypobasal vor sich geht (Fig. 6*wt*). Da dieser Embryo keinen Fuß austreibt, so bleibt sein Hypobasal nur auf die beiden Keimorgane, Embryoträger und Keimwurzelträger, beschränkt[3]).

Unsere einheimischen Arten gehören demselben (dem von mir als zweiten bezeichneten) Embryotypus an, der der verbreitetste, also der allgemeinste der Selaginellen sein dürfte, während der erste sich nur

1) Näheres B. (8), pag. 192—212.
2) Pfeffer, pag. 32—52.
3) B. (3), Fig. 61—63 auf Taf. III.

auf die S. Martensii-Gruppe und der dritte auf die Artikulaten beschränkt[1]). Bemerken will ich noch, daß sich die letzteren aus dem 2. Typus durch eine überkräftige (hypersthenische) Entwicklung oder erhöhte Lebensbetätigung des embryonalen Epibasals (Typus 1) oder des Hypobasals (Typus 2) leicht ableiten. Wird also das Epibasal auch noch mit der Erzeugung der ihm im Typus 2 angrenzenden hypobasalen Keimorgane betraut, so ergibt sich der der S. Martensii-Gruppe. Übernimmt aber das Hypobasal solche Mehraufgabe, so kommt der der Artikulaten in Erscheinung. Es kann somit die Lage der Basalwand bei einigen Gruppen von der Mittellage im Embryo abweichen. —

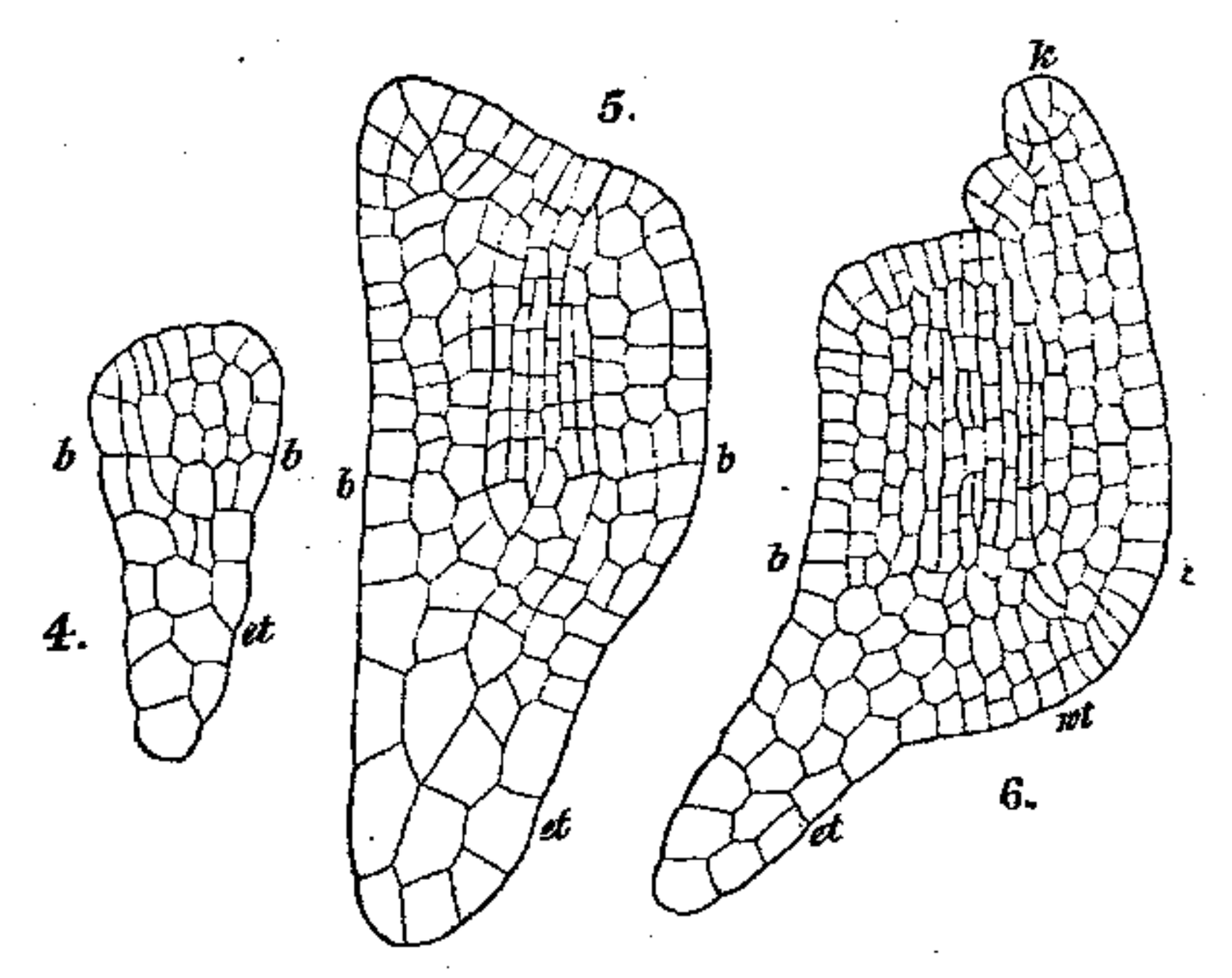

Fig. 4—6. Junge Embryonen der Sel. spinulosa im Längsschnitt. Vergr. 240. *b* Basalwand; *et* Embryoträger; *wt* Wurzelträgeranlage; *k* Keimblattanlage mit Ligula.

Die aus der Spore hervorbrechende Keimpflanze der S. helvetica (Fig. 7) gibt ein mit der S. denticulata übereinstimmendes Bild und zeigt deutlich den von mir für alle Selaginellen festgestellten Keimwurzelträger I (*wt*) mit der aus ihm hervortretenden stärkeren und mit Rhizoiden versehenen ersten Wurzel (*w*). Das Haustorium (*f*) wird zur Ausbeutung der Spore mächtig entwickelt und hat bereits den Sporengrund erreicht und die Reservestoffe aufgebraucht. Ein ganz unterschiedliches Bild bietet uns die S. spinulosa im gleichen Entwicklungszustande dar (Fig. 8). Der erste Keimwurzelträger (*wt*) grenzt sich äußerlich nicht deutlich von der aus ihm entstandenen ersten

1) B. (8), pag. 210.

Wurzel (*w*) ab. Zudem bleibt die Wurzel rhizoidlos. Am auffallendsten ist aber die Zurückhaltung der Keimpflanze in der Ausnutzung des Sporeninhaltes. Die große Spore der S. spinulosa erreicht den doppelten Durchmesser der anderen einheimischen Arten, besitzt also achtmal soviel mit Nährstoffen reich ausgestatteten Inhalt. Dennoch treibt der Keim keinen Fuß zur Aufnahme desselben in das Prothallium der Spore hinein. Solche nutzlose Aufstapelung von Nährstoffen fand ich noch bei keiner anderen Art dieser Gattung vor. Die größten weiblichen Sporen besitzen die Artikulaten, und der Embryo derselben treibt derartig seinen Fuß in die Tiefe des Sporengrundes aus, daß er schließlich dieselbe in Form eines sackartigen Hohlkörpers ganz ausfüllt[1]). Warum geschieht dies nicht auch bei der S. spinulosa? Sicher leidet die gute Ausbildung des Keimes unter der mangelhaften Ausnutzung der Reservestoffe des Prothalliums.

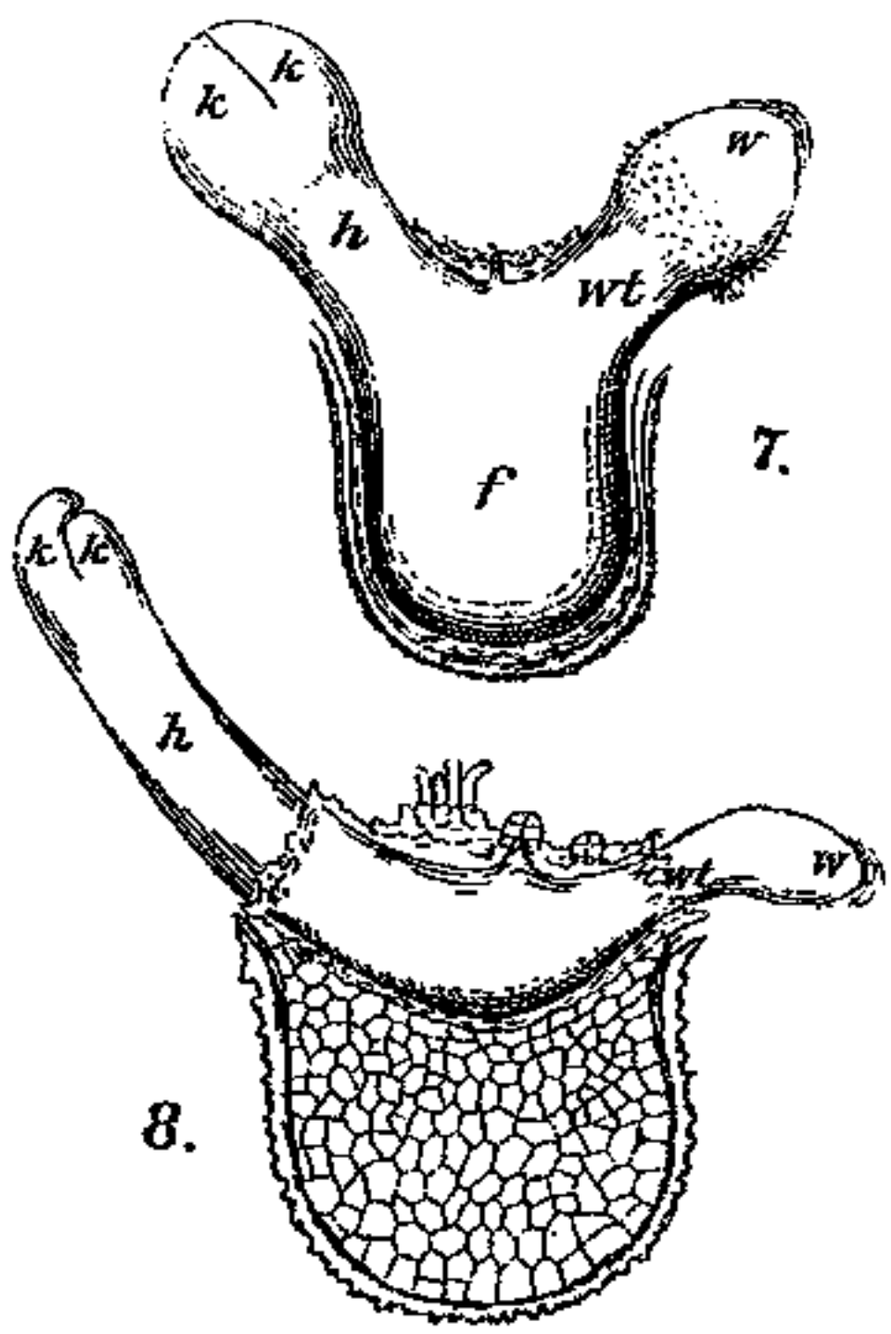

Fig. 7. Junge Keimpflanze mit durchbrochener Spore von Sel. helvetica. Vergr. 80.

Fig. 8. Junge Keimpflanze mit durchbrochener Spore von Sel. spinulosa. Vergr. 40.

In beiden Figuren: *k* Keimblätter; *h* Hypokotyl; *f* Fuß; *wt* erster Keimwurzelträger; *w* Wurzel.

Die Embryonen der S. helvetica, S. denticulata und aller anderen Arten, die ich untersuchte, gehen früh, in der Spore, gleich nach der Anlage der Keimblätter die dichotomische erste Auszweigung ein. S. spinulosa hält damit zurück; deren Keimpflanze schreitet erst später, längere Zeit nach dem Austritt der Spore und der Erzeugung einer Anzahl von Blättern über den beiden Keimblättern, also auf Grund der so durch Assimilation gewonnenen Baustoffe, zu der ersten Gabelung der Achse (Fig. 10).

Die beiden Keimblätter unserer Arten wie auch die der anderen unterscheiden sich durch ihre Größe und abgerundete Form von den folgenden Laubblättern (Fig. 9 u. 10). Sie umgeben schützend

1) B. (5), pag. 44.

die Sproßscheitel bei dem Hervorbrechen des Keimlings aus der Spore und der Führung der Stammknospen an die Erdoberfläche. Sie werden meist nicht gleichzeitig angelegt und stehen namentlich bei der S. spinulosa nicht auf gleicher Höhe am Sproßscheitel.

Das Scheitelwachstum der S. helvetica für Sproß und Wurzel geht wie das der S. denticulata durch Scheitelzellen vor sich. Dem entgegen besitzt die S. spinulosa ein Initialwachstum, wie ich solches auch für S. Lyallii und S. Preissiana dargetan [1]). Doch unterscheidet sich S. spinulosa in seinem Wurzeltyp von jenen.

Die beiden Gabeläste unserer drei Arten werden gleichzeitig und gleichmäßig im weiteren Wachstum ausgebildet [2]) (Fig. 9 u. 10) und ergeben bei modifiziert dichotomischer Auszweigung [3]) zwei in gleicher Ebene angelegte, sich symmetrisch gegenüber gelagerte Verzweigungssysteme, wie schon einleitend hervorgehoben wurde, die bei beiden kriechenden Arten in ihrer dorsiventralen Ausbildung und ihrer Bewurzelung durch Wurzelträger eine ergiebige vegetative Vermehrung erzielen. Bei der S. spinulosa fehlt diese Vermehrungsart; auch ist ihre Verzweigung sehr beschränkt, aber ihre Sporenerzeugung eine ergiebige, da jeder Zweig nach vorheriger Abgabe zweier alternierender Zweige zu einer kräftigen Blüte mit sehr reicher Sporenentwicklung sein Leben beendet.

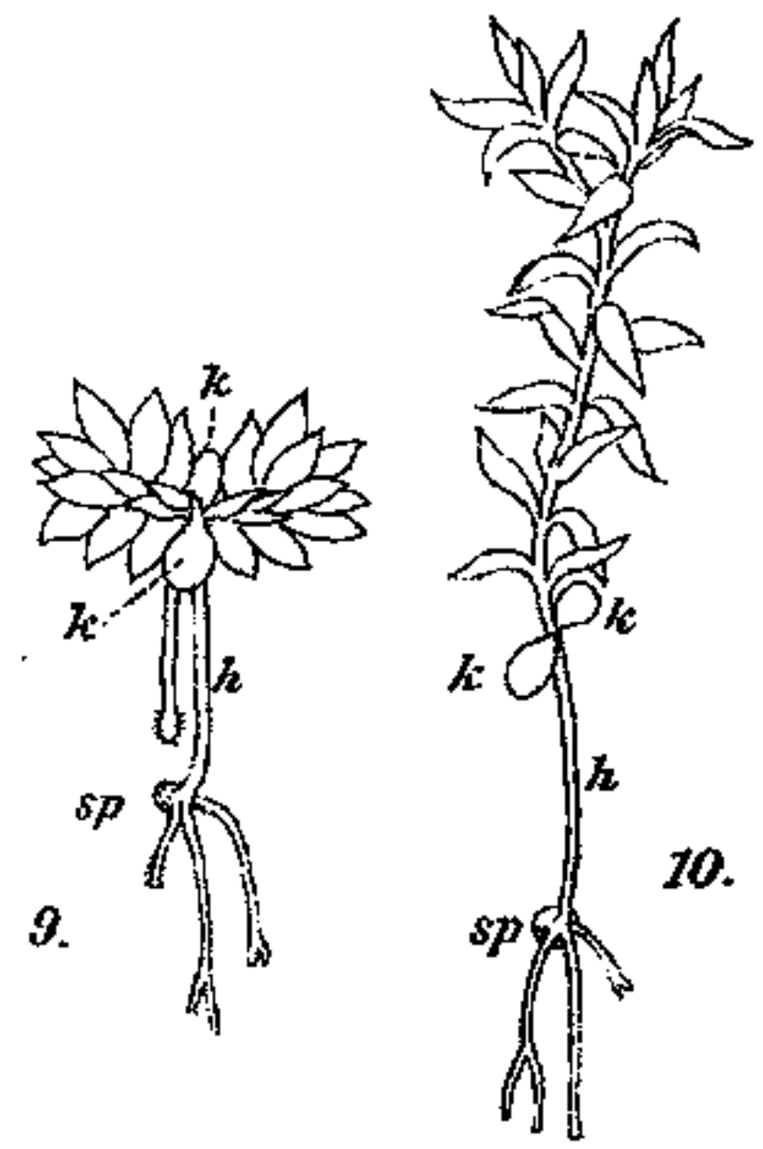

Fig. 9. Gegabelte Keimpflanze der Sel. helvetica. Vergr. 4.

Fig. 10. Gegabelte Keimpflanze der Sel. spinulosa. Vergr. 4.

In beiden Figuren: *k* Keimblätter; *sp* Spore; *h* Hypokotyl.

Der Bau der Sprosse der S. helvetica stimmt mit dem der S. denticulata überein und ist von Gibson ausführlich dargelegt [4]). Ganz abweichend von diesem wird S. spinulosa aufgebaut und ist von mir

1) B. (3), pag. 15 u. f., pag. 26 u. f.; B. (6), pag. 438 u. f., pag. 455 u. f.; B. (7), pag. 290 u. pag. 293.

2) Bei einigen Arten ist dies nicht immer der Fall, z. B. bei S. Martensii B. (5), pag. 33; S. Preissiana B. (7), pag. 289; S. rubricaulis B. (8), pag. 201; S. Galeottei B. (8), pag. 207.

3) Vgl. B. (3), pag. 18 u. f.; B. (6), pag. 440 u. f.; B. (7), pag. 291.

4) Gibson (10), pag. 161 u. 162.

näher untersucht worden[1]). (Aber schon vorher hatte Gibson die Anatomie der Sprosse auch dieser Art bekannt gegeben und durch gute Abbildungen belegt[2]). Da ich diese Abhandlung damals nicht kannte, so fehlt leider die Bezugnahme auf dieselbe in meiner Arbeit.) Die Hypokotyle aller drei Arten haben den schon mehrfach hervorgehobenen radiären Bündelbau aufzuweisen[3]). Auch der Bau der Wurzel und Wurzelträger ist der allgemein verbreitete. Nur bietet die Pilzwurzel der S. spinulosa einige Sonderheiten dar.

Der Stammgrund aller drei Arten treibt, wie bekannt, drei Keimwurzelträger zur ersten Bewurzelung der Keimpflanzen hervor. Während aber die Hypokotyle der beiden kriechenden Arten mit ihrer Bewurzelung als später überflüssige Organe dem Absterben geweiht sind, wird das ganze Hypokotyl der S. spinulosa mit seinem Grundteile in eine ausdauernde Lebensform übergeführt. Die Bewurzelung dieser Pflanze, die an den Auszweigungen ihrer Sprosse verloren ging, ist dem Stammgrunde übertragen. Und dieser wird durch eine starke Verdickung seiner Außenzellwände, durch Einlagerung eines interkalaren Meristems und durch Dickenzuwachs für die neuerworbene Funktion einer endogenen Erzeugung der Wurzeln eingerichtet, welche nach den drei Keimwurzelträgern in einer gesetzmäßigen Folge angelegt und hervorgetrieben werden[4]).

S. spinulosa ist eine xerophile Form der Gattung. Sie erscheint durch ihre Entwicklung, ihre Wachstumsweise und ihren Bau für die ungünstigen Bedingungen der subalpinen und alpinen Regionen hoher Gebirge ausgerüstet und abgestimmt, also angepaßt, während die beiden anderen Arten gute Repräsentanten der Gattung darstellen. Doch aber haben wir die S. helvetica durch ihre somatisch-parthenogenetische Keimesentwicklung auf einem Abwege betroffen.

Gotha, im August 1918.

---

1) B. (3), pag. 5 u. f., Taf. I.
2) Gibson (10), pag. 171 u. f.; Pl. IX, Fig. 31 und Pl. X, Fig. 39.
3) B. (3), pag. 5 u. 6; B. (5), pag. 34 u. 50; B. (7), pag. 291; B. (8), pag. 208.
4) B. (3), pag. 31 u. f., pag. 34 u. 39.

Literatur.

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851.
2) Pfeffer, Entwicklung des Keimes von Selaginella. Bonn 1871.
3) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa Al. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes.
4) Ders., Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora 1905, Bd. XCV (Erg.-Bd.).
5) Ders., Von dem Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.
6) Ders., Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii Spring. Flora 1909, Bd. C.
7) Ders., Über Selaginella Preissiana Spring. Flora 1910, Bd. C.
8) Ders., Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora 1912, Bd. CIV.
9) Ders., Zur Reduktion des Embryoträgers bei Selaginellen. Flora 1913, Bd. CV.
10) Gibson, Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella Spr. Annals of Botany 1894, Vol. VIII, Nr. XXX.
11) Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., Teil II. Jena 1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 113

Autor(en)/Author(s): Bruchmann Hellmuth

Artikel/Article: Von der Selaginella helvetica im Vergleiche mit den anderen europäischen Selaginella-Arten 168-177