Ueber hygrophile Farne.

Von **K. Giesenhagen.**

Mit drei Textfiguren.

I.

In der Darstellung kryptogamischer Gewächse Brasiliens gibt Martius[1]) die Beschreibung und Abbildung einer kleinen Adiantumart, welche er wegen ihrer Zierlichkeit und wegen der Einfachheit ihres Blattbaues als *Adiantum delicatulum* bezeichnet hat. Neben Habitusbildern in natürlicher Grösse sind auf der bezüglichen Tafel einzelne Theile des Pflänzchens in vergrössertem Maassstabe abgebildet, so dass die Struktur der Zellgewebe erkennbar ist. Eine dieser Abbildungen, welche einen Wedelzipfel mit Sorus darstelt, gab mir früher[2]) Anlass zu der Vermuthung, dass die Wedel von *Adiantum delicatulum* in gewissem Sinne ihrem anatomischen Baue nach mit den Wedeln der Hymenophyllaceen zu vergleichen seien. Es ist nämlich in der Martius'schen Abbildung der Indusionlappen zurückgeschlagen, so dass der normal von demselben bedeckte Theil der Blattfläche sichtbar wird. Während nun in der Zeichnung die übrigen Partien der Blattfläche mit langgestreckten Epidermiszellen bedeckt und mit Spaltöffnungen versehen sind, zeigt der Flächentheil unter dem Indusium ein verhältnissmässig weitmaschiges Gewebe aus polygonalen Zellen ohne Intercellularlücken. Es lag nahe anzunehmen, dass dieser Theil des Blattes ähnlich wie der aus ihm hervorgehende Indusionlappen aus einer einzigen Zellschicht gebildet werde. Die Durchsicht der Notizen, welche Martius zu seinen Abbildungen gegeben hat, und die Unter-

1) Icon. plant. crypt. Brasil. Tafel 56 Fig. 2.

2) Hymenophylaceen, Flora 1890.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0161-1

suchung der Originalexemplare des Münchener Herbariums haben mir gezeigt, dass diese Annahme den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht und dass ausserdem die Martius'schen Abbildungen hinsichtlich des Zellnetzes nicht naturgetreu sind.

Das Blatt von *Adiantum delicatulum* ist in allen seinen vegetativen Theilen aus mehreren, und zwar abgesehen von den Nerven, aus drei Zellschichten aufgebaut. Die beiden äusseren Schichten, die wir als Epidermis bezeichnen müssen, bestehen aus rechteckigen Zellen, welche in der Richtung der Blattnerven gestreckt und deren Seitenwände wellig verbogen sind. Nach dem Blattinnern zu besitzen die Epidermiszellen regelmässige zapfenartige Vorsprünge, welche mit ähnlichen Vorsprüngen der Zellen in der Mittelschicht in Berührung stehen. Auf diese Weise kommen grosse intercellulare Hohlräume in dem Blatt zu Stande, welche durch die auf der Blattunterseite reichlich vorhandenen normal gebauten Stomata mit der umgebenden Luft in Verbindung stehen. Die Epidermiszellen bilden übrigens keine continuirliche Schicht, welche die gesammte Oberfläche des Blattes überzieht; vielmehr wird ihr Zusammenhang durch die Blattnerven unterbrochen. Oberhalb der im Blatt verlaufenden Gefässbündel wird nämlich, wie auch bei andern Adiantumarten, die Oberfläche des Blattes von einer Reihe starkverdickter, bastartig glänzender Sklerenchymzellen gebildet, welche mit ihren spitz ausgezogenen Enden eine Strecke weit neben einander verlaufen. Auch der Rand des Blattes ist von ähnlichen sklerenchymatischen Zellen umsäumt. Die Gefässbündel in den Blattnerven sind sehr einfach gebaut; selten werden auf dem Querschnitt mehr als 2 oder 3 Tracheiden getroffen. Die geringe Leistungsfähigkeit des einzelnen Bündels wird indess durch die grosse Zahl der fast parallel neben einander die verhältnissmässig kleine Blattfläche durchziehenden Stränge ausgeglichen. In den Blattstielen ist ein centrales Gefässbündel mit Endodermis vorhanden, dessen Gefässtheil halbmondförmigen Querschnitt besitzt. Die Zellen der Rinde nehmen nach aussen hin zu an Wandstärke und an prosenchymatischer Zuspitzung; in der äussersten Schicht sind die Zellwände fast bis zum gänzlichen Schwinden des Lumens verdickt. Wir finden also im grossen Ganzen im Blatt von *Adiantum delicatulum* dieselben anatomischen Verhältnisse, welche auch sonst in den Blättern zarter Adianten vorhanden sind. Die Ausbildung weiterer Intercellularräume und die Beschaffenheit der Leitbahnen beweisen, dass die Pflanze ganz anderen Vegetationsbedingungen angepasst ist als die Hymenophyllaceen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0162-7

Ich hatt ein meiner Arbeit über die Hymenophyllaceen[1]) die Vermuthung ausgesprochen, dass *Adiantum delicatulum* ein Beispiel für die Thatsache sei, dass die Einfachheit des Blattbaues, welche für die Hymenophyllaceen typisch ist, in Beziehung zu gleich eigenartiger Wachsthumsbedingungen auch in höher entwickelten Farnfamilien sich gelegentlich wiederfindet. Die Thatsache wird selbstverständlich nicht hinfällig durch den Ausfall eines der Beispiele, um so weniger, als ich in der Lage bin, für dasselbe ein anderes besseres einzusetzen.

II.

Unter den reichen botanischen Schätzen, welche Herr Professor Goebel auf seiner letzten Reise im Winter 1890—91 in den Tropen Südamerikas eingesammelt hat, befindet sich ein *Asplenium*, welches in exquisiter Weise einen Beleg für Gedanken gibt, dass ein hymenophyllumähnlicher Bau als Rückbildungserscheinung unter gewissen Umständen auch in andern Farnfamilien vorkommt.

Der Farn wurde an sehr feuchten schattigen Orten in der Nähe von San Esteban in Venezuela von Herrn Professor Goebel gefunden, welcher die Güte hatte, mir sowohl Alkoholmaterial als auch getrocknete Exemplare zur Untersuchung zur Verfügung zu stellen. Ausserdem besitze ich einige lebende Exemplare des Farns von dem gleichen Standort, welche nunmehr seit länger als einem Jahr in Cultur sind. Dieselben haben sich indess bisher nicht sonderlich kräftig entwickelt.

Was die systematische Stellung des Farns anbetrifft, so stelle ich denselben zu *Asplenium obtusifolium L.*, welches Hooker und Greville in den Icones filicum[2]) abgebildet haben. Ueber diese Species herrscht gegenwärtig sowohl in der Litteratur als in den Herbarien arge Verwirrung; ich werde später noch darauf zurückzukommen haben.

Da die von *Asplenium obtusifolium* vorhandenen Diagnosen nicht ohne Weiteres für die vorliegende Pflanze zutreffen, da sich die letztere auch habituell wesentlich von der oben citirten Abbildung Hooker's und Greville's unterscheidet, so will ich hier zunächst eine Beschreibung und Abbildung eines gut entwickelten, fructificirenden

1) Flora 1890.
2) a. a. O. Tafel CCXXXIX.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0163-3

Exemplares des von Herrn Professor Goebel gesammelten Farns einschalten:

Asplenium obtusifolium L. var. aquatica.

Aus dem etwa strohhalmdicken, etwas glattgedrückten kriechenden Rhizom erheben sich in zwei seitlich stehenden alternierenden Reihen die Wedel, deren Länge weniger als 10 cm betrug. Die Stiele der Wedel sind kaum 2 cm lang. Der Gesammtumriss der Wedelfläche kann als eiförmig bezeichnet werden; sie ist einfach gefiedert. Die Fiedern sind kurz gestielt oder sitzend und alternieren mit einander, der Endlappen lässt in seiner Theilung oder Spaltung die Fortsetzung der Alternanz erkennen. Die Form der Fiedern ist ziemlich unregelmässig und ungleichmässig aus keilförmiger Basis, breit, viereckig oder abgerundet, der Rand ist unregelmässig gezähnt oder schwach ausgeschweift. Die Form und Anordnung der Sori bietet nichts Auffälliges dar. Die Wedel sind im lebendem Zustande frisch grün gefärbt und erscheinen mit blossem Auge kahl. Adventivwurzeln sind an dem Rhizom reichlich vorhanden, dieselben sind 1 bis wenige Millimeter dick und erreichen, ohne sich besonders reichlich zu verzweigen, eine beträchtliche Länge.

In seinem anatomischen Bau weist der Farn gegenüber den sonst für die Gattung *Asplenium* bekannten Vorkommnissen beträchtliche Abweichungen auf. Schon desshalb, besonders aber wegen der Beziehungen, welche der eigenartige Bau dieser Form zu ihrer Lebensweise erkennen lässt, hat die eingehendere Betrachtung der vorliegenden Verhältnisse ein erhöhtes Interesse.

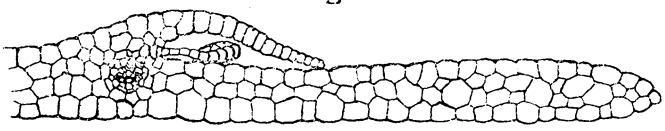
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0164-9

Eine der auffälligsten Eigenthümlichkeiten des Farns ist der Mangel der Spaltöffnungen und aller sonstigen Intercellularräume; in Spross und Wurzel sowohl, als auch in den Blättern, schliessen die Zellen lückenlos an einander.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass ganz im Allgemeinen das Vorhandensein oder Fehlen des Intercellularsystems und seiner Ausgangsöffnungen, der Spaltöffnungen und Lenticellen zu der Lebensweise der Pflanzen in inniger Beziehung steht. Das geht schon hervor aus dem Umstande, dass wir spaltöffnungslose Gefässpflanzen nur in wenigen, bestimmt charakterisirten biologischen Gruppen antreffen, nämlich bei chlorophyllfreien Humuspflanzen und bei Wasserpflanzen, zu denen ich in gewissem Sinne auch die hygrophilen Farne rechne, d. h. die biologische Gruppe von Farnen, welche im Stande und darauf angewiesen sind, direct durch die Oberfläche ihren Blattzellen Wasser und darin gelöste Nährstoffe aufzunehmen. Ich trage kein Bedenken, den vorliegenden venezolanischen Farn in diese Gruppe einzureihen.

In der Schlucht, welche den Standort des *Asplenium* bildete, hatte die Luft am Tage einen hohen Feuchtigkeitsgehalt, was bei der allnächtlichen Temperaturerniedrigung[1]) — der Ort liegt ca. 500 m über dem Meere — eine ausgiebige Taubildung zur Folge haben muss. Die Oberfläche der lebenden Blätter des Farns ist leicht benetzbar, ein auf dieselbe gebrachter Wassertropfen wird festgehalten und breitet sich über eine grössere Fläche aus. Die Tautropfen auf den Blättern können also durch Osmose direct in die Oberhautzellen aufgenommen und von dort den angrenzenden innern Zellschichten zugeführt werden. Der directe Nachweis, dass eine Aufnahme von Wasser durch die Blätter erfolgt, kann natürlich nur durch Experiment erbracht werden; indess gewährt auch schon die Anatomie der Blätter einige Anhaltspunkte zu Schlüssen.

Fig. 2.



Querschnitt des Blattes der hymenophyllumähnlichen Form von Asplenium obtusifolium L. var. aquatica.

Die Blattfläche des *Asplenium* besteht im Durchnitt aus 3 bis 4 Zellschichten, nur wo die Gefässbündel verlaufen steigt die Zahl

1) Prof. Goebel erzählte, dass er in dem hohlen Baum, in dem er an der Oertlichkeit übernachtete, gehörig gefroren habe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0165-5

der übereinanderliegenden Zellen etwas höher. Eine typische chlorophylllose Epidermis ist nicht vorhanden, worin ja bei einer hygrophilen Schattenpflanze nichts Auffälliges liegt. Die Zellen der äusseren Schichten unterscheiden sich weder an Form noch an Grösse, noch auch bezüglich der Ausbildung der Wände wesentlich von den Zellen der mittleren Schichten. Die Aussenwände sind fast ebenso zart als die Membranen, welche die einzelnen Zellen von einander trennen. Die Cuticula ist sehr schwach; bei Behandlung von Querschnitten mit concentrirter Schwefelsäure löst sich dieselbe als ein äusserst zartes Häutchen von der übrigen Zellwand ab. Da, wie bekannt ist, selbst die relativ starke Cuticula mancher andern Gewächse den Durchtritt des Wasserdampfes und der Gase durch die Zellwände nicht völlig zu unterdrücken vermag, so ist wohl anzunehmen, dass die hier vorhandene ausserordentlich dünne Lamelle auf die Permeabilität der Membranen keinen sehr wesentlichen Einfluss ausübt; eine Aufnahme des die Blattoberflächen benetzenden Wassers in die Zellen auf osmotischem Wege ist also an sich wahrscheinlich. Noch vermehrt wird die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Zahl und die Leistungsfähigkeit der im Blatt vorhandenen Leitbahnen, durch welche eine Wasserzufuhr von der Wurzel her vermittelt wird, relativ gering ist.

Bevor wir indess uns der Betrachtung der Gefässbündel zuwenden, möge noch ein Blick auf die Inhaltsbestandtheile der Blattzellen geworfen werden. Wie es bei Schattenpflanzen zu erwarten ist, befindet sich die Mehrzahl der Chlorophyllkörner in den äussersten Zellschichten, und zwar finde ich, dass bei dem am Fundort direct in Alkohol übertragenen Blättern die Chlorophyllkörner stets der Aussenwand derselben anliegen. Bei den Blättern der Hymenophyllaceen habe ich, soweit ich Alkoholmaterial untersuchen konnte, immer dasselbe Verhalten gefunden. Bei vielen Schattenpflanzen, die ein intercellulares Durchlüftungssystem ausbilden, findet sich eine andere Anordnung der Chloroplasten. Dieselben sind dort der Innenwand der Oberhautzellen angelagert; sie finden sich häufig, wie z. B. bei einer grossen Anzahl von Adianten und Asplenien in den noch immer gestreckten zapfenförmigen Vorsprüngen der Zellen zu kleinen Gruppen vereinigt. Noll hat darauf hingewiesen, dass diese Lagerung der Chloroplasten als eine Anpassung an den schattigen Standort anzusehen sei, da durch die gewölbte Oberfläche der Epidermiszellen eine Concentration des einfallenden Lichtes auf die Chlorophyllkörner bewirkt wird. Jedenfalls besteht ausserdem wohl auch eine Beziehung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0166-1

zwischen der Anordnung der Chloroplasten und der Zufuhr der Kohlensäure zu der Zelle. Bei den spaltöffnungslosen Schattenpflanzen (denen sich in dieser Beziehung die submersen Wasserpflanzen anschliessen), welche die Kohlensäure direct durch die Aussenwände der Oberhautzellen aufnehmen, sind die Chloroplasten diesen Aussenwänden aufgelagert; die Zellen der Schattenpflanzen, welche ein Intercellularsystem ausbilden, nehmen dagegen die grössere Menge des Gases durch die zarteren und wegsameren Innenwände aus den Durchlüftungsräumen auf; und dem entsprechend sehen wir hier auch die Assimilatoren den an die Intercellularräume grenzenden Innenwänden genähert. In den Zellen, welche die Mittelschicht der Blätter unseres *Asplenium* bilden, finden sich keine oder sehr wenige Chlorophyllkörner. Dagegen enthielten diese Zellen in den von mir untersuchten Pflanzen stets eine reiche Zahl zusammengesetzter Stärkekörner, welche den an die Oberhautzellen grenzenden Wänden anlagen

Von sonstigen Inhaltsbestandtheilen der Blattzellen unseres *Asplenium* ist erwähnenswerth das Vorkommen von oxalsaurem Kalk in den Zellen der beiderseitigen Oberhaut. Das Kalksalz findet sich in Form feiner Nadeln in dem einen Ende der Zellen angehäuft. Kalkoxalat scheint in den Blättern der Farne nicht gerade häufig zu sein. In seiner Arbeit über den Kalk gibt Kohl[1]) von 34 untersuchten Farnspecies nur drei Arten an, in deren Blättern und Blattstielen er Krystall von oxalsaurem Kalk in bemerkenswerther Menge vorfand, ausserdem werden neun Arten namhaft gemacht, in denen geringe Spuren des Kalksalzes zu beobachten waren. Als Nachtrag zu dieser Aufzählung gibt Kohl am Schluss seiner Arbeit einen kurzen Auszug aus einer dänischen Arbeit von Dr. Axel Vinge[2]), in welcher ebenfalls eine Reihe kalkoxalatführender Farne genannt wird. Dieser kurze Auszug enthält einige sachliche Ungenauigkeiten, welche zu Missverständniss Veranlassung geben könnten; es möge desshalb hier eine Berichtigung des Wesentlichsten Platz finden. Zunächst fehlen in der Aufzählung *Asplenium flaccidum, japonicum, monanthemum, obtusatum.* — *Asplenium lasiopteris Met.* stellt Kohl als synonym zu *Asplenium Thwaitesii,* welch letzteres er als krystallhaltig anführt, während Vinge die beiden als besondere Arten betrachtet und ausdrücklich von ihnen angibt: „Krystalle habe ich hier nicht beobachtet".[3])

1) Kohl, Kalk- und Kieselsalze, Marburg 1890.

2) Bidrag til kännedomen om ormbunkarnes bladbyggnad. Lund 1889.

3) a. a. O. p. 42. Kristaller har jag här icke observerat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0167-7

Vinge hat in seiner Arbeit über den Blattbau der Farne auch *Asplenium obtusifolium* angeführt. Die Vergleichung seiner anatomischen Befunde mit den an sicher bestimmten Exemplaren von *Asplenium obtusifolium* gewonnenen liess mich vermuthen, dass ihm eine falschbestimmte Form vorgelegen habe. Herr Professor Areschong in Lund hatte die grosse Güte, mir von dem im botanischen Garten zu Lund cultivirten Farn, den Vinge untersucht hat, einige Wedel zu übersenden; es zeigte sich, dass in der That eine Verwechselung mit *Asplenium abscissum Willd.* vorliegt.

Der Verlauf des Gefässbündel in dem *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela ist der denkbar einfachste. In dem horizontal kriechenden Sprosse ist wie bei den Hymenophyllaceen, den Gleichenien und Lycopodien u. a. m. ein centraler Bündelstrang vorhanden, welcher seitliche Abzweigungen in die Wedel und Adventivwurzeln sendet. Die Form der Bündel im Spross ist band- oder plattenartig mit schwach hufeisenförmig gebogenem Querschnitt. In der Mitte befindet sich eine horizontale Schicht von Tracheiden, welche oben und unten von schmalen Leptomstreifen begleitet wird. Gegen das Rindengewebe wird das Bündel durch eine Endodermis abgegrenzt, deren Radialwände die charakteristischen Schatten erkennen lassen. Das Rindengewebe des Sprosses ist im Verhältniss zu der geringen Querschnittgrösse des Gefässbündels mächtig entwickelt. Es besteht aus weiten, ziemlich dünnwandigen Zellen, welche nur wenig in der Längsrichtung des Organes gestreckt sind und einen reichlichen Stärkeinhalt besitzen. Die äusserste Schicht der Rindenzellen hat etwas geringere Weite. Die Aussenwand ist fast noch zarter als die Zellwände, welche die innern Rindenzellen von einander trennen. Auf der Unterseite des Sprosses, wo die Rinde mit dem Substrat in directer Berührung stand — bei manchen Exemplaren auch an der ganzen Sprossoberfläche —, sind die Zellen der äussersten Schicht zu langen einzelligen Haarwurzeln ausgewachsen, deren Wand gebräunt ist und sich beim Zerreissen, wie das ja auch für manche andere Trichome bekannt ist, regelmässig in ein Spiralband auflöst. An der Spitze zertheilen sich diese Haarwurzeln gewöhnlich in eine Anzahl kürzerer Aeste, welche sich den Bodenpartikelchen dicht anschmiegen und mit ihnen verwachsen. In Ausbildung und Vorkommen entsprechen diese Haargebilde genau den Haarwurzeln, welche bei sehr vielen Hymenophyllaceen auftreten; bei manchen Arten dieser Familie sind dieselben die einzigen Gebilde, denen die Functionen von Wurzeln, Befestigung der Pflanze am Substrat und Zufuhr von Nährstoffen aus

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0168-2

dem letzteren zugeschrieben werden können, während andere Formen in gleicher Weise wie die Asplenium art neben den Haarwurzeln typische Adventivwurzeln besitzen.

Im Allgemeinen hat der anatomische Bau der Adventivwurzeln des venezolanischen *Asplenium* mit demjenigen des Sprosses grosse Aehnlichkeit, nur ist der Querschnitt des Gefässbündels infolge der Anordnung der Elemente des Siebtheils mehr kreisförmig und die Rinde besitzt geringere Mächtigkeit. Die äusserste Schicht der Rindenzellen hat engere Lumina und trägt die Wurzelhaare. An älteren Wurzeltheilen sind von dieser äussersten Schicht bisweilen nur geringe Reste vorhanden.

Auch in den Blattstielen der venezolanischen Form ist ein einziges Bündel vorhanden. Die Zusammensetzung des Bündels entspricht dem Bau des Bündels in der Sprossachse. Von dem die Mittelrippe der Blattfläche durchziehenden Strange werden schwächere seitliche Aeste in die Fiedern entsendet, die sich weiterhin gabelig vertheilen und eine kurze Strecke weit vor den Spitzen der Blattzipfel frei endigen.

Auffallend ist es, dass in den Organen ausser dem schwach entwickelten Holzkörper nirgends mechanische Zellen auftreten. Die Festigung der Achsen und der seitlichen Organe wird lediglich bewirkt durch den engen Verband der Zellen, in denen infolge der ausgiebigen Wasserzufuhr von aussen her stets ein hoher hydrostatischer Druck vorhanden ist. Der hohe Turgor und die grosse Weite der einzelnen Zellen bewirken, dass das Blatt des *Asplenium* im frischen Zustande eine eigenartige, saftige, fast fleischige Beschaffenheit besitzt.

Wir haben hier also einen ähnlichen Fall wie etwa bei *Sedum Fabaria*, bei welchem in der ziemlich grossen Blattfläche nur wenige Gefässbündel mit schwachem Holzkörper vorhanden sind, deren geringe mechanische Leistungsfähigkeit weder durch Bastbelege noch durch collenchymatische Bildungen unterstützt wird. Die feste Verbindung der Zellen unter einander im Verein mit dem Turgordruck im Innern der Zellen genügt vollständig, die Blattfläche ausgespannt zu erhalten. Der aufrechte Spross dieser Pflanze aber wird durch einen geschlossenen Holzcylinder gefestigt, während in dem kriechenden Spross des *Asplenium* aus Venezuela gleichfalls der Turgor und der Gewebeverband die Leistung eines mechanischen Systems übernehmen.

Ueberblicken wir nun kurz noch einmal die wichtigsten Momente, welche uns bei der Betrachtung der untersuchten Asplenium form entgegengetreten sind, die geringe Entwickelung und die einfache

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0169-0

Vertheilung der Leitbündel, das Vorkommen von Haarwurzeln auf dem Sprosse, den Mangel einer Epidermis im physiologischen Sinne, das Fehlen der Intercellularräume in der grosszelligen, wenigschichtigen Blattfläche, deren äussere Haut sehr zart und an der freien Oberfläche leicht benetzbar ist: so zeigt sich, dass hier im Allgemeinen dieselben Verhältnisse vorliegen, welche für die Hymenophyllaceen bekannt sind. Wir haben hier Pflanzen vor uns, welche eine weitgehende Anpassung an den schattigen, immer feuchten Standort zeigen. Der Umstand, dass die untersuchten, einfach gebauten Asplenium formen einem Verwandtschaftskreise angehören, dessen Glieder im Uebrigen ganz allgemein in ihren vegetativen Organen den complicirten anatomischen Bau der höheren Gefässpflanzen besitzen, zwingt zu dem Schlusse, dass bei unserm *Asplenium* eine Rückbildung vorliegt, dass in Beziehung zu der eigenartigen Lebensweise eine Reduction der ursprünglich complicirteren Struktur stattgefunden hat.

Eine Bestätigung dieses Schlusses lässt sich noch auf anderem Wege erlangen.

III.

Der einfache Bau des *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela, welcher am auffälligsten in dem Mangel der Spaltöffnungen und aller Intercellularräume ausgesprochen ist, steht, wie wir gesehen haben, in engster Beziehung zu der Lebensweise des Farnes. Im allgemeinen sind bei derartigen Anpassungserscheinungen zwei Fälle denkbar: dieselben können entweder durch individuelle Reaction des Pflanzenkörpers auf den Einfluss der Umgebung zu Stande kommen, wie etwa bei den amphibischen Ranunculaceen die Ausbildung oder Unterdrückung der Stomata unmittelbar durch das umgebende Medium, Luft oder Wasser bedingt, wird — oder aber es sind die als Anpassung zu bezeichnenden Beziehungen zu den äussern Umständen durch erblich fixirte Eigenschaften der Gewächse dargeboten, welche durch eine Aenderung der äusseren Umständen nicht aufgehoben werden können. Es ist also die Frage zu beantworten, ob bei dem *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela der einfache Bau des Vegetationskörpers auf eine individuelle Anpassung an den Standort und die Lebensweise zurückzuführen ist, oder ob erblich fixirte Eigenschaften vorliegen.

Hooker[1]) nimmt aus rein systematischen Gründen überhaupt für die Species *Asplenium obtusifolium L.* das erstere an. Er stellt diese

1) Species filicum III p. 119 f.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0170-1

Species als Varietät zu dem *Asplenium riparium Liebm.*, von dem er schreibt: It is generally noted to inhabit wet places in the vicinity of waterfalls, and the *var. obtusifolium* looks, by its smaller size and jagged and variously cut margin to the pinnae, as if it might have suffered from too much water or from the falling force of that element. Diese Erklärung der Thatsachen ist an sich recht unwahrscheinlich; für den venezolanischen Farn trifft die Vermuthung Hooker's jedenfalls nicht zu.

Die Exemplare wuchsen in einer schattigen Gebirgsschlucht am Rande eines Baches, doch so, dass eine fortdauernde Benetzung der Wedel durch das Wasser des Baches nicht stattfand. Ausserdem finden sich unter den von Hooker als *var. obtusifolium* bezeichneten Farnen manche stattliche Exemplare, welche hinsichtlich des anatomischen Baues durchaus nicht so einfache Verhältnisse aufweisen als die Form aus Venezuela, welche Spaltöffnungen und Intercellularräume besitzen und durchaus nicht den Eindruck machen, als ob sie durch zu grosse Feuchtigkeit gelitten hätten. Wir müssen etwas näher auf die Systematik des *Asplenium obtusifolium L.* eingehen um eine klare Uebersicht der vorhandenen Verhältnisse zu erlangen.

Von dem botanischen Museum zu Berlin, von den Universitätsherbarien zu Göttingen, Leipzig, Marburg und München waren mir die vorhandenen Exemplare von *Asplenium obtusifolium* zur Untersuchung gütigst überlassen worden; ich sage den Herren Directoren der betreffenden Institute dafür auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank. — Schon eine oberflächliche Durchmusterung der Exemplare ergibt, dass das *Asplenium obtusifolium* gegenwärtig als eine Sammelspecies anzusehen ist. In derselben ist eine Anzahl von Species vereinigt, deren jede einen mehr oder minder weiten Variationsbezirk besitzt, so dass die einzelnen Formen durch scheinbare Mittelformen einander nahe gerückt erscheinen. Durch diesen Umstand wird, zumal an dem getrockneten Material, eine scharfe morphologische Definition und Distinction der Einzelspecies sehr erschwert. Ich habe desshalb den Versuch gemacht, auf einem anderen Wege zum Ziele zu gelangen, nämlich dadurch, dass ich durchgreifende anatomische Unterschiede zwischen den einzelnen Formenkreisen aufzufinden suchte, eine Methode, die schon 1854 von K. Müller empfohlen wurde, und die ja neuerdings in der Phanerogamensystematik eine ausgedehnte Verwendung findet.

Es ist oben bei der Besprechung der Inhaltsbestandtheile der Zellen des *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela darauf hingewiesen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0171-7

worden, dass sich in den Epidermiszellen beider Blattflächen regelmässig Krystallnadeln von oxalsaurem Kalk in beträchtlicher Menge vorfinden. Da dieser Zellinhalt sich in allen Wedeln der beschriebenen Form sicher nachweisen lässt, da ferner alle in den Herbarien vorhandenen Formen von *Asplenium obtusifolium L.,* welcher der von Hooker und Greville[1]) gegebenen Abbildung und der dazu gehörenden Diagnose entsprechen, ebenfalls in ihren Epidermiszellen diesen Zellinhalt zeigen, so ist wohl der Schluss berechtigt, dass die Krystallnadeln in den Oberflächenzellen der Wedel ein charakteristisches Merkmal der Species *Asplenium obtusifolium L.* bilden. Schliesst man nun von allen in den Herbarien vorhandenen Exemplaren zunächst diejenigen Eormen aus, welche keine Krystallnadeln enthalten, — dieselben sind auch habituell von den übrigbleibenden deutlich unterschieden, — so bleiben zwei unterscheidbare Formenreihen zurück, die leider nicht durch ein charakteristisches anatomisches Merkmal getrennt werden können. Es ist auch nicht gerade leicht, einen präcisen morphologischen Ausdruck für die Differenzen der beiden Formkreise zu finden, wodurch es sich zur Genüge erklärt, dass viele Systematiker die Formen unter eine Species vereinigt haben. Wenn man Exemplare aus den beiden Formenkreisen neben einander hält, so ist auf den ersten Blick über ihre Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Gruppe zu entscheiden. Während nämlich die Angehörigen des einen Kreises im getrockneten Zustande papierdünne leicht biegsame hellgrüne Wedelfiedern besitzen, sind bei dem andern Kreise die Fiedern starrer, fast brüchig und dunkelgrün bis schwärzlich gefärbt, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass diese Formen im frischen Zustande eine subcarnose Beschaffenheit besitzen. Zu der ersteren Gruppe gehören *Asplenium repandulum Kze., Aspl. salicifolium Lieb.* mit ihren Varietäten. Die Fiedern laufen hier meist in eine lange Spitze aus, sind vier- oder mehrmals länger als breit, der Rand ist ganz oder regelmässig gezähnt oder gesägt. Die Exemplare sind ausnahmslos gross und kräftig. Die letztere Gruppe zeigt eine auffällige Unbeständigkeit in ihrer äusseren Gestaltung und zwar sind oft an den Wedeln eines einzigen Exemplars die verschiedensten Fiederformen vertreten. Die extremsten Typen dieses Formenkreises stellen das oben abgebildete und beschriebene *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela (siehe Fig. 1 auf S. 160) und das in der ebenfalls schon erwähnten Abbildung bei Hooker und Greville gezeichnete

1) Icones filicum tab. CCXXXIX.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0172-3

Asplenium obtusifolium L. dar. Da die citirte Abbildung der englischen Systematiker nicht leicht überall zugänglich sein dürfte, will ich die wesentlichsten morphologischen Unterschiede zwischen den beiden extremsten Formen des *Asplenium obtusifolium L.* hier kurz andeuten. Ich will dabei der Kürze wegen die venezolanische Form durch I, die von Greville gezeichnete durch II bezeichnen und bemerke zugleich, dass mir die Form II nicht bloss durch die Abbildung bekannt geworden ist, sondern, dass ich von derselben mehrere Exemplare aus verschiedenen Herbarien untersuchen konnte. Unter diesen zeichneten sich zwei durch die Grösse und den guten Erhaltungszustand der fructificirenden Wedel besonders aus. Das eine von Eggers[1]) gesammelte befindet sich im Marburger Herbarium, während das zweite[2]) Eigenthum der Berliner Sammlung ist.

Zunächst ist zwischen den Formen ein starker Grössenunterschied bemerkbar. Während bei I die grössten fructificirenden Wedel kaum 6—7 cm lang sind, bezeichnet Hooker bei II den Wedelstiel als fingerlang und bei den Exemplaren des Berliner und Marburger Herbariums geht die Grösse desselben bisweilen noch über dieses Maass hinaus, die ganze Länge des Wedel beträgt bis 30 cm. Bei I sind höchstens 3 bis 4 Paare seitlicher Fiedern an der Basis vorhanden, während II deren mindestens doppelt so viele besitzt. Die Fieder sind bei I selten mehr als doppelt so lang als breit, bei II übertrifft ihre Länge die Breite oft um das 3- bis 4fache. Der Rand der Fiedern ist bei I ziemlich unregelmässig gezähnt oder geschweift, bei II dagegen regelmässig gezähnt oder doppelt gezähnt. Man müsste die beiden Formen für verschiedene Species halten, wenn nicht alle Uebergänge zwischen ihnen vorhanden wären, und wenn dieselben nicht hinsichtlich ihres anatomischen Baues die grösste Uebereinstimmung zeigten. Die grossen Exemplare des Berliner und Marburger Herbariums besitzen nämlich ebensowenig Intercellularräume oder Spaltöffnungen als die Form I, ihr Spross ist gleichfalls von einem einzigen Strang durchzogen, der seitliche Aeste in die Wedel und Wurzeln entsendet, und der Bau der Bündel ist ebenso einfach als derjenige der venezolanischen Form. Auch die Ausbildung des Rindengewebes ist übereinstimmend. Nur in einer Beziehung habe ich einen anatomischen Unterschied zwischen der Form II und der Form I gefunden. Während bei dem ersteren vom Rhizom aus zwei Gefäss-

1) Flora exsiccata Indiae occidentalis Ed. A. Toepffer 1880 et seq. Nr. 608.

2) Belanger, Herbier des Antilles Nr. 401. Martinique 1851. Mitgetheilt von Kew in Thomas Moore's Fern-Herbarium.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0173-9

bündel in den Wedelstiel eintreten und bis dicht unterhalb des ersten Fiederpaares getrennt neben einander verlaufen,[1]) wird bei dem letzteren der Wedelstiel nur von einem einzigen Bündel durchzogen, dessen Holzkörper im Querschnitt Hufeisenform besitzt. Aus der Anordnung der einzelnen Elemente des Xylems lässt sich leicht ersehen, dass auch hier das Bündel durch Verschmelzung zweier Anlagen entstanden ist; und in der That findet man an der Basis starker Wedel, dort, wo das Leitbündel aus dem Stamm einbiegt, zwei getrennte Holztheile in dem Bündel, welche aber von Anfang an sammt dem Phloëm durch eine gemeinsame Endodermis umhüllt sind. Uebrigens darf auf diesen Unterschied der beiden Formen kein besonderes Gewicht gelegt werden, da, wie Milde[2]) gezeigt hat, auch sonst bei den Asplenieen häufig bei derselben Art die beiden Formen der Bündelvertheilung im Wedelstiel auftreten.

Wenn wir nun die zahlreichen Specimina, welche in morphologischer Beziehung den allmählichen Uebergang von der Form I zu II vermitteln, und welche also mit diesen beiden extremen Formen zu einer Art zusammengefasst werden können, auf ihren anatomischen Bau untersuchen, so ergibt sich ein sehr merkwürdiges Resultat. Während nämlich die einen, genau so wie die geschilderte Form aus Venezuela, ohne Spaltöffnungen und sonstige Intercellularräume sind — es handelt sich dabei natürlich immer um völlig erwachsene, fructificirende Wedel —, zeigen die anderen mehr oder minder gut entwickelte Intercellularräume und Spaltöffnungen in grösserer oder geringerer Zahl. Es sind auch hier zwei Extreme vorhanden, ich will sie durch *A* und *B* bezeichnen, welche durch Mittelformen mit einander verbunden sind. Die Form *A* repräsentirt den einfachen anatomischen Bau der oben bei den für die typischen Formen I und II angeführten Beispielen geschildert wurde. Wir müssen diese Beispiele, wenn wir zugleich ihren anatomischen Charakter ausdrücken wollen, als I*A* und II*A* bezeichnen. Bei der Form *B* strecken die einzelnen Zellen des Blattgewebes zapfenförmige Auswüchse gegen einander, so dass grosse Intercellularlücken entstehen, welche durch zahlreiche wohl entwickelte Stomata nach aussen sich öffnen. Einige hierher gehörige Exemplare gleichen in ihrer morphologischen Gestaltung der

1) Es waren die Stümpfe abgebrochener Wedel, an denen ich, ohne die Herbarexemplare zu schädigen, die Untersuchung machen konnte. Selbstverständlich beschränkte sich die Untersuchung auf wenige Fälle. Es muss desshalb dahingestellt bleiben, ob nicht etwa die Stiele schmächtiger Wedel ein anderes Verhalten zeigen.

2) Ueber Athyrium, Asplenium und Verwandte. Bot. Ztg. 1870 p. 329.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0174-5

Form I, wir können diese als I*B* bezeichnen, andere kommen in ihrer äusseren Gestalt der Form II sehr nahe und sind also als II*B* zu bezeichnen, wieder andere stellen hinsichtlich ihres morphologischen Baues Mittelformen dar. Wir können also, wenn wir die von der untersuchten Sammelspecies als echte *Asplenium obtusifolium* abgespalteten Formen als einer natürlichen Art angehörig ansehen wollen, den Variationsbezirk dieser Art graphisch darstellen durch ein Viereck, dessen Ecken von den vier extremen Formen eingenommen werden:

I*A* —— I*B*
| |
II*A* —— II*B*

Der Umstand, dass in diesem Formenkreise anatomische und morphologische Entwickelung nicht neben einander hergehen, — dass unter den morphologisch einfachsten Formen ebenso wie unter den reich entwickelten verschiedene Grade anatomischer Ausgestaltung gefunden werden, — gibt der Vermuthung Raum, dass der Formenkreis nicht einer einheitlichen phylogenetischen Entwickelungsreihe entspricht. Eine Prüfung der geographischen Vertheilung der Formen gestattet uns, die Gesammtheit der Fälle in zwei Formenreihen zu zerlegen.

Die Heimath des *Asplenium obtusifolium* ist, soweit sich bis jetzt übersehen lässt, der westindische Archipel und die nördliche Hälfte Südamerikas. Für die von mir untersuchten Exemplare ist die Insel Martinique als Heimath angegeben. Ein zehntes Exemplar, das von Eggert gesammelte des Marburger Herbariums, stammt von der unmittelbar benachbarten Insel Dominica. Alle diese Exemplare zeichnen sich durch den einfachsten anatomischen Bau aus, gehören also der Form *A* an. Hinsichtlich ihrer morphologischen Ausbildung zeigen alle, wenn man die Untersuchung auf fertile Wedel beschränkt, die Form II, d. h. diejenige Ausbildung, welche der Darstellung und der Diagnose in Hooker's und Greville's Icones filicum zu Grunde liegen. Nur sterile Wedel, wie sie zuerst an Keimpflanzen auftreten, welche also eine Jugendform der Pflanze repräsentiren, gleichen in Form und Grösse bisweilen der Form I. Da die Exemplare von Martinique und Dominica von verschiedenen Sammlern in verschiedenen Jahren gesammelt worden sind, und da andere Formen des *Asplenium obtusifolium* von diesen Inseln nicht bekannt sind, so ist wohl anzunehmen, dass in diesem Gebiete die Form II*A* des Farns ausschliesslich vorkommt. Von den übrigen untersuchten Exemplaren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0175-1

die zum grössten Theil von dem südamerikanischen Festlande stammen, zeigt keines die Form II*A*. Wir dürfen also wohl die Form des Farns von Martinique und Dominica als das Endresultat einer besonderen phylogenetischen Entwickelungsreihe ansehen und können sie als den Grundtypus des *Asplenium obtusifolium* bezeichnen, umsomehr, da sie ja der mehrmals citirten Diagnose in Hooker's und Greville's Icones filicum durchaus Genüge leistet.

Alle übrigen Exemplare des *Aspleniums* lassen sich leicht in einer einfachen Entwickelungsreihe unterbringen, welche von morphologisch gut entwickelten Exemplaren mit Intercellularen und Spaltöffnungen zu kleineren Formen mit gleichem anatomischen Bau und von diesen zu kleinen Formen ohne Intercellularen absteigt. Die einzelnen Stadien der Reihe sind lückenlos durch Uebergänge mit einander verbunden, so dass eine Zerlegung in einzelne Gruppen in keiner Weise gelingt. Es ist kein Zweifel, dass diese Formenreihe als eine systematische Einheit aufgefasst werden muss, deren Repräsentanten infolge des Einflusses der äusseren Umstände bald eine einfachere, bald eine weitergehende Ausbildung in morphologischer und anatomischer Beziehung erfahren. Da Glieder dieser Formenreihe die Orginale für die Species *Asplenium aquaticum Kl. et Karsten*[1]) abgegeben haben, so ist diese gesammte Formengruppe als *Asplenium obtusifolium L. var. aquatica (Kl. et Karsten)* zu bezeichnen.

Für die Systematik ergibt sich also aus den vorstehenden Erörterungen folgendes Resultat: Die Species *Asplenium obtusifolium L.* in ihrem bisherigen Umfange ist eine Sammelspecies. Auszuschliessen sind zunächst alle Formen, welche in ihren Epidermiszellen keine Nadeln von oxalsaurem Kalk enthalten. Die zurückbleibenden Formen bilden zwei Gruppen:

1. Wedelfläche (ohne Stiel) meist über 20 cm lang, meist mehr als 10 Fiedern an jeder Seite, die mittleren Fiedern der Wedel in eine längere Spitze auslaufend, im getrockneten Zustande hellgrün, papierartig dünn und biegsam. Hieher gehören *Asplenium repandulum Kze., Asplenium salicifolium Sieb.* u. a. m.
2. Wedelfläche höchstens 20 cm lang, höchstens 8 bis 10 Fiedern an jeder Seite. Fieder kurz zugespitzt oder abgerundet, im getrockneten Zustande dunkelgrün bis schwärzlich, fast brüchig.
   α) Fertile Wedel ohne Stiel durchschnittlich 15 bis 18 cm lang, mit 5 bis 10 Fiederpaaren, ohne Intercellularräume und Spaltöffnungen. *Asplenium obtusifolium L.*

1) Linnaea XX p. 354.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0176-6

β) Fertile Wedel 3 bis 15 cm lang mit 3 bis 8 Fiederpaaren. Spaltöffnungen und Intercellularräume bei den grösseren und mittleren Exemplaren stets vorhanden, bei den kleinsten bisweilen gänzlich fehlend. *Asplenium obtusifolium L. var. aquatica (Kl. et Krstn.).*

Ueber die localen Vegetationsbedingungen, welche sich an den Standorten der verschiedenen Formen des *Asplenium obtusifolium* finden, lässt sich nur wenig Sicheres angeben, da die Mehrzahl der Sammler darüber keine Mittheilung gemacht hat. Der Standort der spaltöffnungslosen Exemplare von *Asplenium obtusifolium var. aquatica* ist oben nach den mündlichen Berichten des Herrn Professor Goebel kurz geschildert worden. Auch die Exemplare, welche Spaltöffnungen besitzen, scheinen an feuchten Standorten vorzukommen. Mir sind darüber zwei Angaben bekannt geworden. Die eine stammt von E. Moritz, welcher bei einem von ihm bei Tovar in Venezuela gesammelten Exemplar des Berliner Herbariums die Bemerkung macht: „in saxis inundatis rivulorum in sylvis umbrosis reg. Galactodendri." Die andere Notiz verdanke ich gütiger mündlicher Mittheilung des Herrn Alfred Viereck, welcher Exemplare des *Asplenium* mit Spaltöffnungen in der brasilianischen Provinz St. Catharina bei Curitibanos sammelte. Er fand die Exemplare auf der Oberseite eines im Flussbette liegenden Steines, an welchen er nach Podostemeen suchte. Soweit also Angaben darüber existiren, sind die Exemplare der *var. aquatica* Uferbewohner. Es muss natürlich dahin gestellt bleiben, ob nicht die mit Spaltöffnungen versehenen Exemplare auch gelegentlich an trockneren Standorten fortkommen können. Ebenso lässt sich nicht ersehen, welche speciellen Verhältnisse der feuchten Standorte die Entwickelung spaltöffnungsloser Exemplare begünstigen oder veranlassen. Vielleicht gelingt es, an den in Kultur befindlichen Exemplaren darüber Aufschluss zu erlangen. Die normale Form des *Asplenium obtusifolium* von Martinique und Dominica, welche nie Spaltöffnungen besitzt, verlangt wohl unter allen Umständen einen feuchten Standort. Bei Hooker und Greville[1]) findet sich darüber die folgende Angabe: „It is found at the sources of brooks, upon moist and mossy rocks. I have even seen it in the water itself of a spring upon the summit of the Calebasse mountain in Martinique." Belanger fand ebenfalls seine Exemplare „dans les ruisseaux morne de la Calebasse" und Eggers gibt als Standort für das in Domi-

1) Icon. fil. a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0177-2

nica gesammelte Exemplar an: „in silvis umbrosis et humidis morne Gonibo 900 m“. Bei den übrigen Exemplaren der Herbarien fehlen die Angaben über den Fundort gänzlich oder sind so allgemein gehalten, dass ihre Erwähnung zwecklos wird. Uebrigens kann man bei manchen Exemplaren aus dem Vorkommen zahlreicher Lebermoose und anderer Feuchtigkeit liebender Egiphyten auf den Wedelflächen direct ersehen, dass sie an einem sehr feuchten Standort erwachsen sein müssen. So viel lässt sich wohl aus diesen Mittheilungen über die Standortverhältnisse erkennen, dass die spaltöffnungslosen Formen des *Asplenium obtusifolium* an den feuchtesten Standorten zu leben vermögen und in dieser Beziehung mit den Hymenophyllaceen verglichen werden können.

IV.

Unsere Untersuchung hat also ergeben, dass das im Abschnitt II eingehend geschilderte *Asplenium obtusifolium* aus Venezuela den äussersten Fall einer durch biologische Verhältnisse bedingten Formänderung einer sonst normal gebauten Asplenium art darstellt, dass also in dieser Form eine Rückbildung vorliegt. Diese Rückbildung besteht ihrer Natur nach hauptsächlich darin, dass die Gewebe des Vegetationskörpers dauernd in einem jugendlichen Stadium geringer Differenzierung verharren, ohne dass zugleich die Ausbildung der Sporangien und reproductionsfähigen Sporen unterdrückt wird; oder was dasselbe sagen will, dass die Ausbildung der Reproductionsorgane vor sich geht, während sich das Gewebe noch in jugendlichem Zustande befindet. Wir müssen das frühere oder spätere Auftreten der Sporangien hier als eine individuelle Reaction der Pflanze auf den Einfluss äusserer Umstände ansehen, die durch eine Wandlung der biologischen Verhältnisse an den später erscheinenden Wedeln oder an der aus den Sporen hervorgegangenen jungen Generation wieder geändert oder aufgehoben werden kann. Bei dem typischen *Asplenium obtusifolium L.* von Martinique scheint dagegen die Einfachheit des anatomischen Baues eine erblich fixirte Eigenschaft geworden zu sein.

Diese Form zeigt also das gleiche Verhalten, wie die Hymenophyllaceen, bei denen die Einfachheit des Baues ebenfalls erblich fixirt ist und durch eine Veränderung der äusseren Lebensbedingungen nicht mehr aufgehoben werden kann. Die Wandelbarkeit des *Asplenium obtusifolium var. aquatica* von complicirtem zu einfachem Bau beweist aber, dass auch die Einfachheit des Baues bei der typischen Form

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0178-8

als eine Rückbildung aufgefasst werden muss, welche sich im Laufe der phylogenetischen Entwickelung vollzogen hat.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass ausser der von mir früher angeführten Sectio *Leptopteris* in der Gattung *Todea* und ausser den besprochenen Formen von *Asplenium* auch noch andere Formen existiren, deren anatomischer Bau dem der Hymenophyllaceen ähnlich ist. In seiner vergleichenden Untersuchung über das Meristem der Farne erwähnt Bower[1]) ein *Asplenium resectum* (leider ohne Autornamen) aus der Sammlung in Kew. Er schreibt von demselben:[2]) „Das Laub dieses Farns ist dünn und durchscheinend und die Untersuchung des ausgewachsenen Blattes zeigt, dass keine Stomate auf den dünnen Stellen des Laubes vorhanden sind, welche nur aus zwei Zellschichten bestehen, ohne Intercellularräumen zwischen denselben, es hat also den gewöhnlichen dünnhäutigen Charakter."

Leider ist es mir nicht gelungen, Untersuchungsmaterial von dem von Bower untersuchten *Asplenium resectum* aus Kew zu bekommen, ich kann also die Angaben nicht bestätigen und nicht entscheiden, ob etwa eine Verwechselung mit *Asplenium obtusifolium* vorliegt, welches äusserlich einige Aehnlichkeit mit *A. resectum* besitzt.

Bower verfolgte in seiner genannten Abhandlung die Absicht, durch die vergleichende Untersuchung der Theilungsgewebe einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den einzelnen Farngruppen zu finden und kam zu dem Resultat, dass die Farne von den Hymenophyllaceen bis zu den Marattiaceen eine aufsteigende Reihe darstellen, in welcher ein continuirlicher Uebergang von hygrophilen (semi-aquatic) zu xerophilen Formen zu constatiren ist. Bower sah also die Einfachheit im Blattbau der Hymenophyllaceen als eine ursprüngliche an, welche zu einem Vergleich mit den vegetativen Organen der Bryophyten berechtigte. In einer neueren Arbeit über die Phylogenesis der Farne hat sich indess Bower[3]) ebenfalls der von mir vertretenen Ansicht zugewendet. Er gibt zu, dass die Struktureigenthümlichkeit der Hymenophyllaceen als eine Anpassungserscheinung an die Lebensweise dieser Formen aufzufassen sei, und dass dieselbe keinerlei Gelegenheit zu directer Vergleichung mit dem Vegetationskörper der Algen und Moose darbietet. Bower geht indess offenbar zu weit, wenn er diesen Gedanken ohne Weiteres auch auf die geschlechtliche Generation überträgt und die Annahme macht, dass

1) Annals of Botany Vol. III p. 305.
2) a. a. O. p. 348 f.
3) Annals of Botany Vol. V p. 109.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0179-6

die fadenförmige Gestalt der Prothallien mancher Trichomanesarten gleichfalls das Produkt einer Beeinflussung der Formbildung durch die äusseren Umstände sei. Er sagt, es sei innerhalb der Familie der Hymenophyllaceen die Form der Prothallien wenig constant; während bei *Trichomanes pyridiferum* das Prothallium mit Ausnahme des Archegoniophors völlig fadenförmig ist, finden wir bei *Trichomanes alatum* flächenartig ausgebreitete Anhangsgebilde an den fadenförmigen Achsen und bei den Hymenophyllumarten ist die Ausbildung eines bandartig verbreiterten Thallus vorherrschend. Es sei also, meint Bower, höchst wahrscheinlich, dass die fadenförmige Gestalt der Prothallien, wie sie bei einigen Species der Hymenophyllaceen auftritt, das Resultat einer Anpassung an die sehr feuchte Beschaffenheit des Standortes sei, und dass bei diesen Formen ein extremer Fall der Verlängerung des ursprünglichen Keimfadens vorliege. — Dass durch die äusseren Umstände ein Verharren der Prothallien selbst hoch entwickelter Farne in dem fadenförmigen Jugendstadium bewirkt werden kann, ist bekannt. Es handelt sich hier um pathologische Erscheinungen, eine Ausbildung entwickelungsfähiger Geschlechtsorgane lässt sich dabei nicht beobachten. Diese Vorgänge können also mit der phylogenetischen Entwickelung nicht in Beziehung gebracht werden. Die Mannigfaltigkeit der Formbildung, welche Bower bei den Prothallien der Hymenophyllaceen constatirt, kann aber keineswegs als Beweis dafür angesehen werden, dass dieses Gebilde besonderer Beeinflussung durch die äusseren Umstände unterliegen und dass ihre morphologische Entwickelung lediglich von äusseren Einwirkungen abhängig sei. Wir finden doch die fadenförmigen Prothallien der Trichomanesarten und die flächenförmigen der Hymenophyllen nicht selten an denselben Standorten, beide Formen zeigen sich den gleichen äusseren Bedingungen angepasst. Ferner bestehen zwischen dem Prothallium des *Hymenophyllum Tunbridgense,* welches unter allen Hymenophyllaceen wohl die wenigst feuchten Standorte bewohnt, und dem Prothallium von *Hymenophyllum Smithii* (?), welches im feuchtesten Urwalde Javas gefunden wurde, oder demjenigen von *Hymenophyllum caudiculatum,* welches in feuchten Gebirgsschluchten Brasiliens wächst, hinsichtlich der morphologischen Ausbildung keine wesentlichen Unterschiede. Wir kennen die Prothallien der Hymenophyllaceen noch zu wenig, um alle Verhältnisse bis ins Einzelne genau übersehen zu können; vielleicht werden sich auch bei diesen einfachen Gebilden einzelne Strukturverhältnisse auffinden lassen, die direct als ein Resultat der Beein-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0180-7

flussung des Wachsthums durch die äusseren Umstände zu deuten sind. Das Wesentliche in der Formbildung dieser Prothallien, das Vorkommen von fast völlig fadenförmigen Gebilden neben solchen, bei denen seitlich an den Thallusfäden Flächengebilde auftreten, oder bei denen der ursprüngliche Keimfaden selber in eine lappig verzweigte Fläche übergeht, gewährt den Eindruck, als sei hier eine aufsteigende Entwickelungsreihe vorhanden, deren Glieder ohne directe Beeinflussung durch die Standortsverhältnisse aus inneren Gründen von einfacheren zu complicirteren Bauverhältnissen fortgeschritten sind. Formen wie die Prothallien von *Trichomanes alatum* können nicht wohl als Rückbildungen aufgefasst werden. Wenn dort infolge äusserer Einflüsse eine Reduction von Flächengebilden zu Zellfäden stattgefunden hätte, so würden doch die blattähnlichen Anhängsel der fadenförmigen Hauptachsen, die wenigstens in gleichem Maasse den Einflüssen von aussen her zugänglich sind, wie die letzteren, ebenfalls diese Reduction erfahren haben. Gewöhnlich sind sogar, soweit die Erfahrung in diesen Dingen reicht, die seitlichen Organe der Beeinflussung von aussen her, sofern es sich um ihre morphologische Ausbildung handelt, in höherem Maasse unterworfen als die Centralorgane. Wir haben also durchaus keinen Grund, die Ursprünglichkeit der einfachsten Hymenophyllaceenprothallien zu bezweifeln, und können in dem morphologischen Aufbau dieser Gebilde Vergleichungsmomente mit den Protonemen der Moose finden. Freilich kann man dabei nicht den Zweck verfolgen, die Bryophyten und Pteridophyten als nahe Verwandte einander zur Seite zu stellen. Zwischen den Moosen und den Farnen besteht eine weite Lücke; der Versuch, dieselbe auszufüllen, führt zu nutzlosen Hypothesen. Die Untersuchungen Goebel's[1]) haben aber gelehrt, dass sich diese Kluft überbrücken lässt. Die von ihm vorgenommene Vergleichung der Morphologie und Entwickelungsgeschichte bei den geschlechtlichen Generationen der Moose und Farne erbringt den Beweis, dass die beiden Entwickelungsreihen einen gemeinsamen Ursprung genommen haben, von dem aus sie sich nach verschiedenen Richtungen hin in eigenartiger Weise fortgebildet haben. Sie zeigt ferner, dass als der gemeinsame Urtypus, von dem aus die Reihe der Moose und der Farne ausstrahlen, fadenförmige Gebilde anzusehen sind, welche hinsichtlich ihrer Wuchsform und der Ausbildung ihrer Sexualorgane im Reiche der Fadenalgen ihre Analoga finden.

1) Ann. du Jard. de Buitenzorg Vol. VII, 1.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0181-3

V.

Es ist im Vorstehenden darauf aufmerksam gemacht worden, dass sich an den Sprossachsen der untersuchten Asplenium arten einzellige Haarwurzeln mit gebräunten Wänden ausbilden. Die untersuchten Fälle machten es wahrscheinlich, dass diese Gebilde nur dort auftreten, wo die zartwandigen Oberhautzellen direct mit dem Substrat in Berührung stehen. Ein gleiches Verhalten ist bei einigen Hymenophyllaceen zu constatiren, bei denen die Wurzelhaare nicht auf die Oberfläche der Sprosse beschränkt sind. In einer früheren Arbeit[1]) habe ich einige Fälle geschildert, in denen Haarwurzeln bei Hymenophyllaceen auch von anderen Sprosstheilen ihren Ursprung nehmen können. Bei *Trichomanes Krausii, cuspidatum, muscoides, Petersii punctatum* und vielen anderen kleinen Formen ist bisweilen auch die Oberfläche der Blattstiele mehr oder minder weit aufwärts mit solchen Haarbildungen bedeckt. Das gleiche Verhalten zeigt auch der kleine Farn, den ich früher[1]) unter dem Namen *Trichomanes microphyllum* beschrieben und abgebildet habe. Nachdem ich Gelegenheit gehabt habe, Originalexemplare von Jenman's *Trichomanes labiatum* zu untersuchen, habe ich mich überzeugt, dass die von mir beschriebene Art dieser letztgenannten sehr nahe steht und unbedenklich mit ihr vereinigt werden kann. Ich nehme diese Vereinigung um so lieber vor, als der von mir gewählte Artname, wie ich aus einer gütigen Mittheilung des Herrn Professor Luerssen entnehme, bereits anderweitig Verwendung gefunden hat.[2]) Jenman gibt in der Diagnose des *Trichomanes labiatum* als Heimat Britisch Guiana an. Goebel fand dasselbe auf seiner Reise in Südamerika auch in Venezuela an Baumstämmen wachsend. Die Exemplare, welche mir ursprünglich zur Untersuchung vorgelegen hatten — es waren mehr als 150 Wedelchen, welche in einem Rasen von *Trichomanes cuspidatum* steckten —, stammten von einer Insel der Comorengruppe. Die bisher bekannten Standorte dieses kleinen Farns liegen also um etwa ein Drittel des Erdumfangs durch Meere und Continente von einander getrennt. Es ist wohl anzunehmen, dass das *Trichomanes labiatum,* das wegen seiner Kleinheit leicht von den Sammlern übersehen werden kann, auch noch an zwischenliegenden Stationen vorkommt.

Bei manchen angeschmiegt wachsenden Hymenophyllaceenarten treten die Haarwurzeln selbst an den Blattnerven, ja sogar an

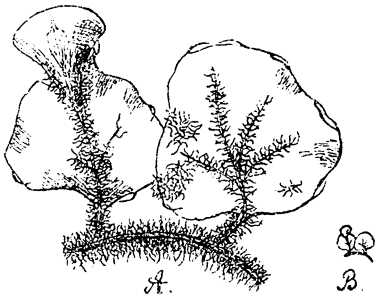
1) Hymenophyllaceen, Flora 1890.
2) Kuhn, Reliq. Metten. in Linnaea XXXV.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0182-9

den zwischen den Nerven liegenden Zellen der Blattfläche auf. Dieses Verhalten zeigt sich recht deutlich bei einem kleinen *Trichomanes*, welches der Herr Professor Goebel an Baumrinden in venezuelanischen Urwäldern fand.

Da ich den kleinen Farn nirgends beschrieben finde, so gebe ich nebenstehend die Abbildung eines Wedelpaares, an welcher die wesentlichsten diagnostischen Merkmale erkennbar sind.

Fig. 3.



Zwei Wedel von Trichomanes Goebelianum n. sp.
A. vergrösert. *B.* natürl. Grösse.

Die Form gehört zu der Hemiphlebiengruppe, da von den wenigen Nerven, welche die Blattfläche durchziehen, einige ohne Gefässbündel sind. Die am Blattrande auftretenden einzelnstehenden Dornhaare lassen eine verwandtschaftliche Beziehung zu *Trichomanes labiatum*, *muscoides* und ähnlichen erkennen. Ich lege, um meiner Dankbarkeit und Verehrung Ausdruck zu verleihen, dieser kleinsten aller bekannten Farnarten den Namen des Entdeckers bei.

Trichomanes Goebelianum n. sp.

An dem kriechenden mit Haarwurzeln bedeckten Rhizom stehen in dorsiventral-zweizeiliger Anordnung die kurzgestielten Wedel mit ungetheilter unregelmässig kreisrunder Fläche. Die Wedelbasis ist schwach herzförmig oder etwas in den Stiel hinabgezogen. Am Rande stehen einzelne angeschmiegte Dornhaare. Die Nervatur ist an den sterilen Wedeln fast handförmig, an den fertilen Wedeln ist eine starke Mittelrippe vorhanden, welche entweder gänzlich ungetheilt bleibt oder einzelne ganz kurze Seitenäste in die Blattfläche aussendet. Scheinnerven sind vorhanden. An der Spitze der fertilen Wedel steht je ein Sorus mit breit kegelförmigem, ein wenig eingesenktem Indusium, dessen ungesäumte Lippen etwa halb so lang als breit sind. Länge des Wedelstiels $^1/_2$ bis 2mm. Durchmesser der Wedel $2^1/_2$ bis 3mm. An Baumrinden bei San Esteban in Venezuela, leg. Goebel 1890.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0183-5

Wie die Abbildung zeigt, sind die Nerven der Blätter auf der dem Substrat zugekehrten Seite, gleichviel ob es die morphologische Ober- oder Unterseite ist, dicht mit Haarwurzeln bedeckt, ausserdem sind aber auch einzelne Stellen der Blattfläche, ja selbst die basalen Theile des Indusiums, mit den gleichen Haargebilden versehen. Blätter und Sprosse werden durch die Haarwurzeln an der Rinde des bewohnten Baumstammes festgeheftet, so dass es schwer hält, grössere Theilstücke der Pflänzchen unversehrt von ihrer Unterlage abzuheben.

Wo die Pflanzen in dichteren Rasen vereinigt sind, da decken sich die einzelnen Wedel dachziegelähnlich, nur die Indusien sind schwach nach auswärts abgebogen. Die schindelartige Anordnung der Wedel in den Rasen findet sich übrigens auch bei vielen anderen Hymenophyllaceen, z. B. bei dem *Trichomanes labiatum Jenm.* und bei dem von Hooker abgebildeten *Trichomanes Henzaianum* (bei dem freilich die Beblätterung viel weitläufiger zu sein scheint), und sehr ausgeprägt auch bei dem stattlichen *Trichomanes membranaceum*. Die Wedelspitze ist bei dieser Anordnung der Wedel nach abwärts gerichtet, so dass von oben herabrinnendes Wasser den ganzen Rasen gleichmässig berieseln kann, wobei dann zwischen den Blattflächen und bei der zuletzt genannten Art auch in den am Blattrande stehenden Spiralschuppen Feuchtigkeit angesammelt wird.

Eine Entstehung von Haarwurzeln aus den Zellen der Wedelfläche scheint auch bei *Hymenophyllum pedicularifolium Cesati*[1]) vorzuliegen, welches von Beccari in Neu Guinea gefunden wurde. Die etwa zolllangen, fiedertheiligen Wedel sind auf der Oberseite kahl, auf der Unterseite aber dicht mit rostbraunen Haaren bedeckt. — Von besonderem Interesse ist das Auftreten der Haarwurzeln auf der Unterseite der schildförmigen Blätter von *Trichomanes Hildebrandtii*. Dort sind unterhalb der radial im Blatt verlaufenden Leitbündel vorspringende Riefen von Parenchym vorhanden, an denen zahlreiche Haarwurzeln ausgebildet werden, während das zwischen den Riefen gelegene Parenchym, welches mit der Unterlage nicht direct in Berührung steht, von Haarwurzeln frei bleibt. An den Stellen, wo ein Blatt mit seinem Rande über ein benachbartes Blatt hinauswächst, durch das letztere also von der directen Berührung mit dem Substrat abgeschnitten wird, unterbleibt die Ausbildung der Haarwurzeln auch an den Nerven. Es zeigt sich hier also deutlich, dass das Auswachen der Zellen des Blattes zu Haarwurzeln abhängig ist von einem durch

1) Baker, Summary of the new Ferns. Ann. of Bot. Vol. V p. 193.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0184-0

die Berührung mit dem Substrat verursachten Reiz. Der Zusammenhang der als Reaction des Zellplasmas anzusehenden Wachsthumserscheinung mit der Reizwirkung des Substrates ist vorderhand einer rein mechanischen Erklärung unzugänglich und bleibt für uns ebenso dunkel, wie etwa die Erscheinung des Trophotropismus, welche Stahl[1]) bei Mycomyceten nachgewiesen hat oder sonstige chemotaktische Reactionen der Protoplasten.

Als die stattlichste mir bekannt gewordene Hymenophyllacee mit wurzelnden Blättern will ich endlich noch das *Trichomanes brachypus* erwähnen, welches bei Hooker und Greville[2]) unter dem Namen *Trichomanes radicans* abgebildet worden ist. Dieser Farn, welcher die Tropen Südamerikas bewohnt, besitzt nach Prantl[3]) einen regelmässigen Sprosswechsel. An einem mit Blattansätzen dicht besetzten Sprosse entspringen zahlreiche Adventivwurzeln und Seitenzweige, welch letztere lange Internodien ausbilden. Adventivwurzeln sind an den mit langen Internodien versehenen Seitensprossen nicht vorhanden, dagegen finden sich sehr zahlreiche Haarwurzeln, welche die Oberfläche der Sprossachse bedecken und ausserdem meist auch die Unterseite der Blattnerven überkleiden. Durch diese Haarwurzeln werden die Sprosse und Blätter an der Unterlage festgeheftet, derart, dass alle Theile der Pflanze der Rinde des bewohnten Baumstammes dicht aufliegen, ähnlich wie die Sprosse mancher epiphytischer Lebermoose. Die Befestigung durch die Haarwurzeln macht es dem Farn möglich, von dem Erdboden aus weit aufwärts an den Baumstämmen emporzuklimmen.

Auch in andern Farnabtheilungen treten bisweilen an klimmenden Stämmen Haarwurzeln auf. Mettenius[4]) führt als Beispiel dafür *Acrostichum axillare* an. Bei manchen Exemplaren von *Trichomanes brachypus* sind die Haarwurzeln an den Mittelnerven der Blätter wenig zahlreich oder fehlen auch wohl ganz. Es scheint, als ob auch hier das Auswachsen der Oberflächenzellen zu Haarwurzeln abhängig ist von einem äussern Anstoss, der, sei es durch die Berührung mit der Unterlage oder durch directe Einwirkung von Feuchtigkeit und Nährsubstanzen, gegeben wird.

1) Botanische Zeitung 1884 p. 163.
2) Icones filicum tab. CCXVIII.
3) Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen Heft 1 p. 29.
4) Hymenophyllaceae p. 411.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0185-6

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 76

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen C.

Artikel/Article: Ueber hygrophile Farne. 157-181