

Studien an *Polypodium vulgare* L.

Von
Hermann Wolf, Heidelberg.

(Mit 33 Abbildungen im Text.)

Der Versuch, innerhalb der zum Genus *Polypodium* gehörenden Arten eine klare systematische Gliederung durchzuführen, begegnet großen Schwierigkeiten. Insbesondere gilt dies für die Arten der *Vulgaria*-Gruppe, deren Festlegung infolge der großen Mannigfaltigkeit ihrer Blattgestaltung sehr erschwert ist. Das „Aus-der-Art-Schlagen“, das auch bei zahlreichen anderen Farnspezies vorkommt, ist bei diesen eine häufige Erscheinung. Manche in ihnen hin und her schwankende Eigenschaften zeigen sich nur gelegentlich und lassen uns ahnen, welche Entwicklungsmöglichkeiten in ihnen ruhen. *Polypodium vulgare*, dem die nachstehenden Ausführungen gelten, scheint überhaupt nur aus Varietäten zusammengesetzt zu sein. Von einem Typus läßt sich nur in lokaler Beziehung sprechen, was übrigens auch auf die in Mitteleuropa verbreitete subspp. *boreale* Beck. zutrifft.

Zur Ausarbeitung brauchbarer Artendiagnosen sind gründliche Beobachtungen nötig, die sich nicht nur auf die äußere Gestalt des Blattes beziehen dürfen, sondern auch dessen anatomische und allgemein-biologische Eigentümlichkeiten einschließen bzw. zu Hilfe nehmen müssen. Rein äußerliche Darstellungen und deren zusammenhanglose Aneinanderreihung dürften nicht Endzweck der Beobachtungen sein. Vielmehr sollten all die Äußerungen aktiv gewordener Formen in entwicklungsgeschichtliche und entwicklungsmechanische Zusammenhänge gebracht werden, weil erst aus diesen eine genauere Kenntnis aller in der betreffenden Art wohnenden Entwicklungsmöglichkeiten erwachsen könnte. Für jetzt gleicht meines Erachtens die Systematik der *Vulgaria*-Gruppe, um mit einem von G o e b e l für den Bereich der Polypodiaceen geprägten Wort zu sprechen, „einem nur teilweise gelichteten Urwald, in welchem sich zurechtzufinden sehr schwer, das Verirren aber sehr leicht ist!“ Ich bin mir aber im klaren darüber, daß auch einem auf den gründlichsten Kenntnissen fußenden System gewisse Mängel anhaften werden, weil schließlich auch das „natürlichste“ System etwas der Natur künstlich Aufgezwungenes darstellt.

Nachstehend lege ich meine, den Sporophyten von *Polypodium vulgare* L. betreffenden Beobachtungen nieder, soweit sie mir zur Veröffentlichung reif zu sein schienen. Meine Arbeit gliedert sich in 5 Abschnitte: 1. Gabelung des Sporophylls; 2. Fiederung des Sporophylls; 3. Nervatur des Sporophylls; 4. Lage und Gestalt des Sorus; 5. das Rhizom.

Reiche Unterstützung fand meine Arbeit durch Herrn Universitätsprofessor Dr. H. Glück in Heidelberg, der mir in freundlichster Weise seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung stellte. Ihm gebührt in erster Linie mein Dank.

Von folgenden Herbarien war mir Untersuchungsmaterial zur Verfügung gestellt worden: Herbar. Musei Nat. Hungar. in Budapest, Herbar. Boissier in Genf, Univ. Herbar. in Kopenhagen, Herbar. des Botan. Instituts in München, Herbar. des Naturhist. Museums in Wien und Herbar. des Herrn Regierungsdir. Dr. P o e v e r l e i n (Augsburg). Für dieses freundliche Entgegenkommen sei hiermit bestens gedankt. Die Vorlagen für die Abbildungen sind, soweit nicht anders bemerkt, Originalzeichnungen des Verfassers.

I. Gabelung des Sporophylls.

Wie den Sporophyllen der meisten Farnarten, so ist auch denjenigen unseres *P. vulgare* L. ein lange anhaltendes Spitzenwachstum eigen. Die nach unten keilförmig zugespitzte Blattscheitelzelle trennt mittels abwechselnd geneigter Scheidewände nach links und rechts Zellen ab, durch deren weitere Teilung sich die Primärsegmente entwickeln. Im Gegensatz zu den nach der Seite abgelenkten Segmentzellen behält die Blattscheitelzelle ihre ursprüngliche Wachstumsrichtung bei.

Betrachtet man einen im fertigen Entwicklungszustand befindlichen *Polypodium*-Wedel auf seine Verzweigung hin, so ist man leicht geneigt, in dieser ein monopodiales System zu erkennen. Aber wie bei vielen anderen Farnarten, sieht man auch bei dieser dem fertig entwickelten Blatt den ursprünglichen Charakter seiner Verzweigung nicht mehr an. Das dem Sporophyll von *P. vulgare* L. zugrunde liegende Verzweigungssystem ist das einer modifizierten Dichotomie. Zu diesem Ergebnis führt auch das Studium des Nervenverlaufes.

Reine Dichotomie ist bekanntlich dadurch gekennzeichnet, daß ein Scheitel, unter Aufgabe seiner bisherigen Wachstumsrichtung, in zwei gleichwertige, in divergierenden Richtungen weiterwachsende Scheitel zerfällt. Rein äußerlich betrachtet, ist die dichotome Ver-

zweigungsweise noch außerdem an der zweiseitigen Symmetrie des Vegetationskörpers zu erkennen, was dadurch, daß man das jeweilige Fußstück zur Symmetrieachse verlängert, leicht festzustellen ist. Am auffallendsten zeigen einige Algen- und Lebermoosarten (z. B. *Metzgeria furcata* N.) diesen Verzweigungstypus.

An den Sporophyllen unserer Farnart dagegen läßt sich eine solche Symmetrie nicht feststellen. Da die Primärsegmente sich niemals genau gegenüberstehen, muß immer die eine oder andere der beiden Blatthälften gefördert erscheinen. Einige Vertreter aus der Familie der Gleicheniaceen (z. B. *Gl. glauca* N.), die, sehr zu Unrecht, bisweilen als dichotom oder pseudo-dichotom verzweigt bezeichnet werden, zeigen in ihren Sporophyllen diese Symmetrie wieder.

Erklärt wird diese durch die Verzweigung der Sporophylle, die nach Art des Dichasiums erfolgt. Zwischen den „symmetrischen“ Systemen der reinen Dichotomie und des Dichasiums liegt der Verzweigungsmodus, wie er sich bei *P. vulgare* zeigt. Die ursprüngliche, rein dichotome Verzweigung unserer Art findet sich noch am überzeugendsten an dem auf den Cotyledo folgenden ersten Primärblatt. Es kennzeichnet sich durch zwei einigermaßen gleichwertige Hälften und einen nur einmal gegabelten Nerven, dessen beide Äste keine nennenswerte Verschiedenheiten erkennen lassen. Anders die folgenden, seitlich segmentierten Blätter. In fortschreitendem Maße zeigen sie, wie es auf der Grundlage der dichotomen Verzweigung zur Ausbildung einer Mittelrippe kommt. Dies erfolgt, indem jeweils der eine der beiden Gabeläste kräftiger wächst und zum Fußstück der darauffolgenden Gabelung wird. Da in der Folge der abwechselnd linke und rechte geförderte Gabelast zum Fußstück wird, kommt es zur Bildung der scheinbar einheitlichen, zickzackförmig ausgerichteten Rhachis. Die reine Dichotomie, wie sie sich bei der Nervenverästelung im ersten Primärblatt zeigte, ist in den folgenden Blättern durch fortlaufende Streckung zur sympodial-dichotomen geworden. In der gleichen Weise erfolgt auch die Verästelung der meisten Nerven der folgenden Grade. Nur die letztgradige Verzweigung läßt oft wieder die dichotome Verzweigung erkennen.

Die genannten Verzweigungsverhältnisse sind naturgemäß auf Vorgänge in der Blattscheitelzelle zurückzuführen. Wie bereits erwähnt, gibt diese nach der linken und rechten Seite abwechselnd die Segmentzellen ab, die im Vergleich zur verbleibenden Blattscheitelzelle schwächer entwickelt sind und die unter ähnlichen Teilungen wie die der Blattscheitelzelle zu den akropetal angeordneten Segmenten heranwachsen. In der ungleichen Teilung der Blattscheitelzelle, also der kräftigeren Ausbildung der neuen Blattscheitel-

zelle und der schwächeren der Segmentzelle liegt der Verzweigungsmodus des dichotomen Sympodiums begründet.

Eine Abänderung dieser Teilungsart in den Blattscheitel- oder Segmentzellen muß sich naturgemäß in der Verzweigung des Blattes auswirken. Sobald sich die Scheitelzelle in zwei gleichwertige Zellen teilt, tritt an die Stelle der sympodialen wieder die reine Dichotomie. Segmente können daraufhin nicht mehr abgegliedert werden. Das Pendelwachstum der Scheitelzelle ist durch das gleichartige Wachstum der Randzellen abgelöst worden.

Solche Rückschläge kommen an Sporophyllen vor. Außer an *P. vulgare* sind sie an vielen anderen Pteridophyten beobachtet worden, stellen also keineswegs besondere Seltenheiten dar.

Zu verwundern ist es doch eigentlich nicht, wenn eine Scheitelzelle zu dem ihr ursprünglichen Teilungs- und damit Verzweigungstypus zurückkehrt; und es darf angenommen werden, daß die Möglichkeit zu dieser Rückkehr in jeder Scheitelzelle latent vorhanden ist. Es erhebt sich nun die Frage, unter welchen Umständen diese „Befähigung“ wieder aktiv werden kann. Da sie ja innerhalb der individuellen Variabilitätsgrenze liegt, ist es denkbar, daß ihre Auslösung durch äußere Ursachen erfolgen kann. Für diese Annahme ließe sich immerhin die Tatsache ins Feld führen, daß solche Gabelungen an bestimmten Örtlichkeiten viel häufiger beobachtet werden, an anderen dagegen selten oder überhaupt nicht.

Ist der oben angenommene Fall nur im Bereich der Wahrscheinlichkeit, so ist es nach zahlreichen Beobachtungen, darunter auch den meinen, sicher, daß die Gabelung des Sporophylls auch eine erbteste Abänderung darstellen kann. In diesem Fall ist das Auftreten der Gabelung völlig unabhängig von äußeren Einflüssen; und man kann Stöcke, deren Wedeln diese Eigentümlichkeit inhärent ist, an die verschiedensten Örtlichkeiten verpflanzen, immer werden die Wedel Gabelungen aufweisen. Lediglich der Grad ihrer Ausbildung wird durch Klima- oder Bodeneinflüsse beeinträchtigt bzw. gefördert.

Die Gabelungen können also zweierlei Natur sein. Die unter Nr. 1 a und b abgebildeten Sporophylle stellen für jeden der beiden Fälle einen Vertreter dar. Das Sporophyll 1 a entstammt einem Stock, dessen Wedel außer der einen keine Gabelung mehr aufwies. Auch in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren, während der ich den Stock beobachtete, wurden nur normal verzweigte Wedel gebildet. Abgesehen von dieser Beobachtung, ist es für die Beurteilung der Abnormalität entscheidend, daß seine Primärsegmente, und zwar an den Gabelästen selber als auch an dem normal ent-

wickelten Wedelteil unterhalb der ersten Gabelung, den Segmenten normaler Wedel völlig gleichen. Es ist aus dieser Sachlage zu entnehmen, daß die Scheitelzellen nach erfolgter Gabelung wieder zur

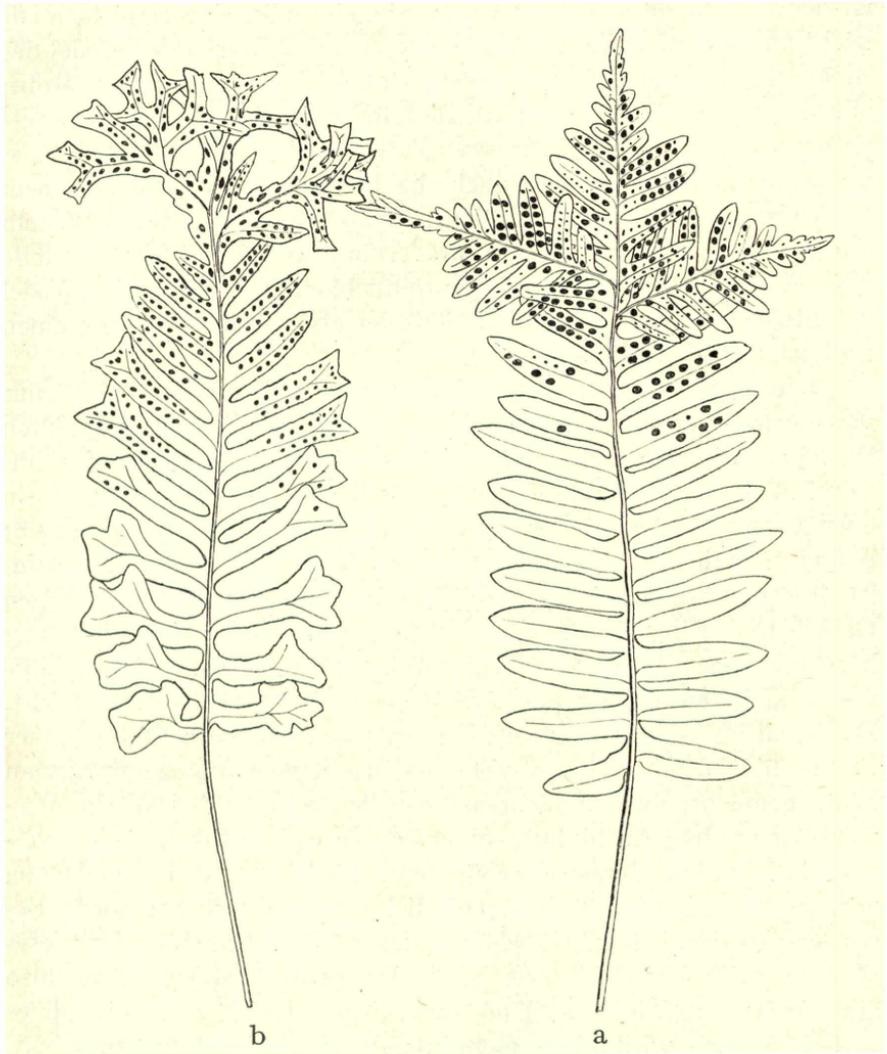


Abb. 1. *Polypodium vulgare* L.

a) Gelegentliche b) Inhärente Gabelung des Sporophylls.

(a: Heidelberg, Febr. 26; b: Alf a. d. Mosel, Aug. 33. leg. H. Wolf.) —
 $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

normalen Teilung übergangen. Das Längenwachstum war also nur vorübergehend unterbrochen. Die Gabelung ist in diesem Fall als eine gelegentliche, mehr „zufällige“ Erscheinung zu werten. Sie ist nicht erbfest und durch irgendeinen besonderen Umstand ausgelöst

worden. Nicht ausgeschlossen ist es, daß gesteigerte Zufuhr von Aufbaustoffen aus der Sproßachse die Abänderung bewirkt hat.

Ein ganz anderes Bild gibt uns der Wedel 1 b. Der Habitus ist derart verändert, daß die Zugehörigkeit zu *P. vulgare* nicht mehr leicht zu erkennen ist. Im Gegensatz zu Fall a waren die Wedel des Stockes, von dem der abgebildete stammt, restlos gegabelt, wobei allerdings betont werden muß, daß ihre Gabelungen in etwas geringerem Grade ausgebildet waren als an dem abgebildeten. Bemerkenswert ist noch, daß auch die übrigen Stöcke, die in einem Umkreis von etwa 100 m standen, alle Gabelungen an ihren Wedeln aufwiesen. Einige Stöcke, an weit vom Fundort entfernter Stelle angepflanzt, behielten ihre Eigentümlichkeit, nur gegabelte Wedel zu entwickeln, bei. Es handelt sich hier also zweifelsohne um einen Fall inhärenter Gabelung.

Hinsichtlich seiner Verzweigung weicht der Wedel nicht nur von normal verzweigten, sondern auch von gelegentlich gegabelten Wedeln stark ab. Insbesondere ist es seine „Spitze“, die eine ungewöhnliche Umbildung zeigt. An der Stelle, wo sich sonst nur ein einziges, mehr oder minder schwach segmentiertes Terminalsegment befindet, steht ein ungefiertes, breitflächiges, einem *Metzgeria*-Thallus nicht unähnliches Gebilde mit insgesamt 32 letztgradigen Gabelästen. Einer der Äste, und zwar der aus der zweiten Gabelung hervorgegangene, die verhältnismäßig stärkste Verzweigung aufweisende linke Gabelast, hat nicht weniger als 6 Gabelstufen erreicht. Das sonst im Terminalsegment vorherrschende, zur Ausbildung einer Spitze hinielende Längenwachstum hat einem Flächenwachstum Platz gemacht, das zu fächerartiger Ausbreitung der Wachstumsrichtungen ohne Ausbildung einer echten Spitze führte. Das sym-podial-dichotome Verzweigungssystem, das bis zur ersten Gabelung wirksam war, ist durch ein streng dichotomes abgelöst worden. Besonders an den beiden Gabelästen der zweiten Gabelung ist dieses System gut erkennbar. Das Ende des einen Systems wurde also zum Anfang des anderen. Und, was mir wesentlich erscheint, dieses andere System wird nicht mehr abgelöst; es bleibt bis zum endgültigen Aufhören des Wachstums beibehalten. Das bedeutet aber auch, daß durch das neu auftretende Randzellenwachstum die mit Ausbildung der Wedelspitze periodisch einsetzende Wachstumshemmung überwunden wurde.

Die Beibehaltung des dichotomen Verzweigungssystems ist also der Grund, weshalb am Wedelende nur noch Gabelungen auftreten, im Gegensatz zu den Segmentierungen, wie sie Wedel 1 a eigen sind. (Der rechte, aus der ersten Gabelung hervorgegangene

Ast zeigt an seinem Grunde noch ein Segmentpaar. Es sind also hier nochmals Segmentzellen angelegt worden. Diese erste Gabelung hat bis zur Ausbildung der Segmente den Charakter einer gelegentlichen Dichotomie. Für die Beurteilung des gesamten Wedelaufbaues ist dies unwesentlich und könnte daher außer Betracht bleiben.) Der generelle Unterschied zwischen Wedel 1 a und b liegt also in der verschiedenen langen Wirksamkeit des einmal aufgetretenen dichotomen Verzweigungssystems.

Dem Terminalsegment entsprechend, zeigen auch die seitlichen Primärsegmente, wenigstens die 7 unteren Paare, dichotomische Gabelung ihrer Spitze. Lediglich der etwas geringere Grad der Gabelung unterscheiden sie von jenem. Die von der Gabelung betroffenen Flächen gleichen mehr einem *Marchantia*-Thallus. Auffällig ist das vom untersten, also ersten Segmentpaar zum siebenten hin feststellbare, fortschreitende Nachlassen, mit dem achten Segmentpaar vollständige Aufhören dichotomer Auszweigungen. Die Erklärung dieser sonderbaren Erscheinung dürfte in dem außergewöhnlich großen Aufbaustoffbedarf des vielfach verzweigten Wedelendes zu suchen sein. Die Versuche G. de Kervilles, der *P. vulgare* bei völliger Dunkelheit kultivierte, haben eindeutig bewiesen, daß die für Aufbau und Verzweigung der Rhachis nötigen Aufbaustoffe vom Rhizom her zugeführt werden. Es ist im vorliegenden Fall erklärlich, daß das Wedelende angesichts seines großen Bedarfs von diesen zugeführten Stoffen eine möglichst große Menge an sich reißt, was naturgemäß zu einer Benachteiligung der anderen Blatteile, insbesondere der benachbarten, führen muß. Es zeigt sich hier eine gewisse Überlegenheit des Wedelendes gegenüber den seitlichen Segmenten. Sie ist von Giesenhagen auch für *Asplenium viride* f. *daedalum* festgestellt worden.

Daß das achte bis elfte Segmentpaar keine Gabelung aufweist, ist demnach kein Beweis dafür, daß es ihnen an der nötigen Befähigung zum Gabeln fehle. Wie die nicht oder doch mindestens weniger konkurrenzbehinderten unteren Segmente könnten auch sie mit Hilfe des die Wachstumshemmung aufhebenden Randzellenwachstums weiterwachsen. Ihnen fehlt es an den zum Gabeln nötigen Baustoffen; nur deshalb bleiben sie „verkümmert“ und erscheinen „spitz“.

Die an Wedel 1 b festgestellten Gabelungen treten an Stellen auf, an denen bei normaler Verzweigung Hemmungen im Wachstum aufzutreten pflegen. Die Überwindung dieser Hemmungen führt aber zur Entwicklungsförderung von Blatteilen, die an normal verzweigten Wedeln nie beobachtet wird. Normale Sporophylle zeigen

nur Förderungen in der Entwicklung am mittleren oder basalen Teil. Die Wedel immergrüner Formen haben im allgemeinen mehr mesotone, diejenigen sommerkahler Formen mehr basitone Förderung. Die Erscheinung einer akrotonen Stärkung, wie sie am Wedel 1 b zu erkennen ist, führt also ebenfalls zu der Feststellung, daß in dieser Ausbildung eine Abnormität gesehen werden muß.

a) Inkonstant auftretende Gabelung.

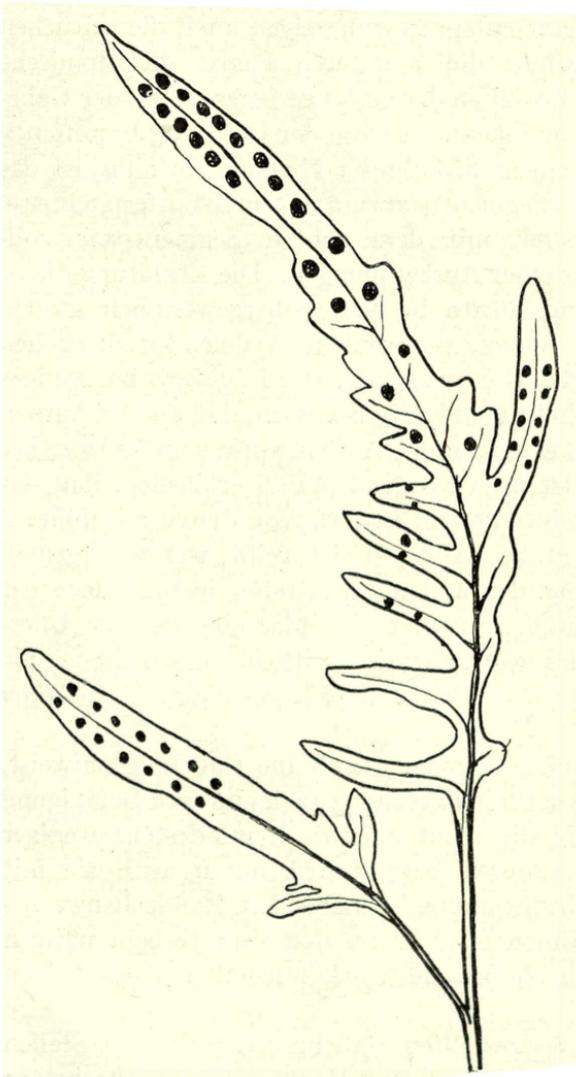


Abb. 2. *Polypodium vulgare* L.

Sporophyll mit bis zum Blattstiel reichender Gabelung. Ungleichstarke Ausbildung der beiden Gabeläste. (Heidelberg-Rohrbach. 15. 1. 39. leg. H. Wolf.) — Nat. Gr.

Nach diesen mehr allgemeinen Ausführungen sei zunächst auf Einzelheiten der fluktuierend auftretenden, also nicht vererbaren Gabelung eingegangen. Fälle dieser Gabelung sind verhältnismäßig häufig. An Standorten, an denen *P. vulgare* in größerer Menge auftritt, kann man mit ziemlicher Sicherheit damit rechnen, daß sich die eine oder andere Gabelung vorfinden wird. Auch an wenig ausgedehnten Standorten ist das Suchen nach solchen meistens nicht vergebens. Die Häufigkeit beweisen auch die Angaben in vielen Florenwerken, die fast alle, soweit sie sich überhaupt mit den vorkommenden Formen befassen, das Auffinden von Gabelungen erwähnen.

Kennzeichnend für die Zugehörigkeit zur

fluktuierenden Gabelung ist immer, daß sie nur eine vorübergehende Erscheinung ist, die die Blattgestalt nur verhältnismäßig wenig beeinflußt. Ober- und unterhalb der Gabelstellen zeigt die Ausgestaltung des Wedels wieder normale Verhältnisse an, was, wie schon erwähnt, darauf zurückzuführen ist, daß das die Gestalt des normalen Wedels zustande bringende Längenwachstum sich alsbald wieder einstellt.

Die durch die Gabelung gebildeten Äste sind nur in seltenen Fällen mehr oder minder gleichstark ausgebildet. Abb. 2 gibt einen solchen Fall wieder. Meistens läßt sich ein deutlich stark von einem ebenso schwach entwickelten Gabelast unterscheiden. Auch diese Erscheinung findet ihre Erklärung in dem nach der Gabelung wirkenden, zweiseitige Symmetrie nicht zulassenden Verzweigungssystem. Es darf aber bei der Beurteilung dieser Erscheinung auch nicht außer acht gelassen werden, daß durch die Gabelteilung ein jeder Ast ein gewisses Maß von Selbständigkeit erlangt, also zum „Individuum“ wird. Da aber kein Individuum alle die in ihm schlummernden Entwicklungsmöglichkeiten zu gleicher Zeit hervorbringt, gibt es bekanntlich keine zwei, die sich völlig gleichen. Eine weitgehende Gleichheit in der Ausbildung gleichwertiger Gabeläste darf daher nicht erwartet werden.

Die in der Formgestaltung herrschende Mannigfaltigkeit hat zur Aufstellung einer Fülle monströser Formen geführt. Hat manche von diesen auch keinen Wert für die Systematik, da sie nur für ein einzelnes Exemplar zutrifft, so bietet ihre Beschreibung den doch nicht zu unterschätzenden Vorteil, eine Übersicht zu geben über all die Möglichkeiten der Beeinflussung der Blattgestalt durch fluktuierende Gabelung.

Den hauptsächlichsten Einteilungsgrund dieser Formen bietet die Verschiedenheit des Zeitpunktes in der Entwicklung des Wedels, zu dem die Gabelung auftritt. Der Möglichkeiten sind gar viele. Tritt sie zu einem frühen Zeitpunkt auf, so trifft sie naturgemäß die unteren Partien des Blattes, also zunächst den Blattstiel, und auch diesen je nachdem in verschiedener Höhe. Später einsetzende Gabelung wirkt sich auf die Blattspreite aus. Die Gabelung der Rhachis kann an der Basis, an der Mitte oder auch am Ende der Spreite, am Terminalsegment, erfolgen. Auch kann sich die Gabelung mehrfach wiederholen (Abb. 5). All den hierzu gehörigen Formen ist das eine Kennzeichen gemeinsam, nämlich, daß das zur Ausbildung eines Terminalsegmentes führende Längenwachstum sich wieder einstellt.

Bei dem Versuch, die wirkende Verzweigungsart festzustellen, können scheinbar gabelständige Segmente einige Schwierigkeiten

bereiten. Man könnte der Annahme verfallen, ein dichasiales System, wie es bei *Gleichenia* auftritt, vor sich zu haben. Diese Annahme trifft aber nie zu. Einen solchen Fall gibt Abb. 3 wieder. Bei ge-

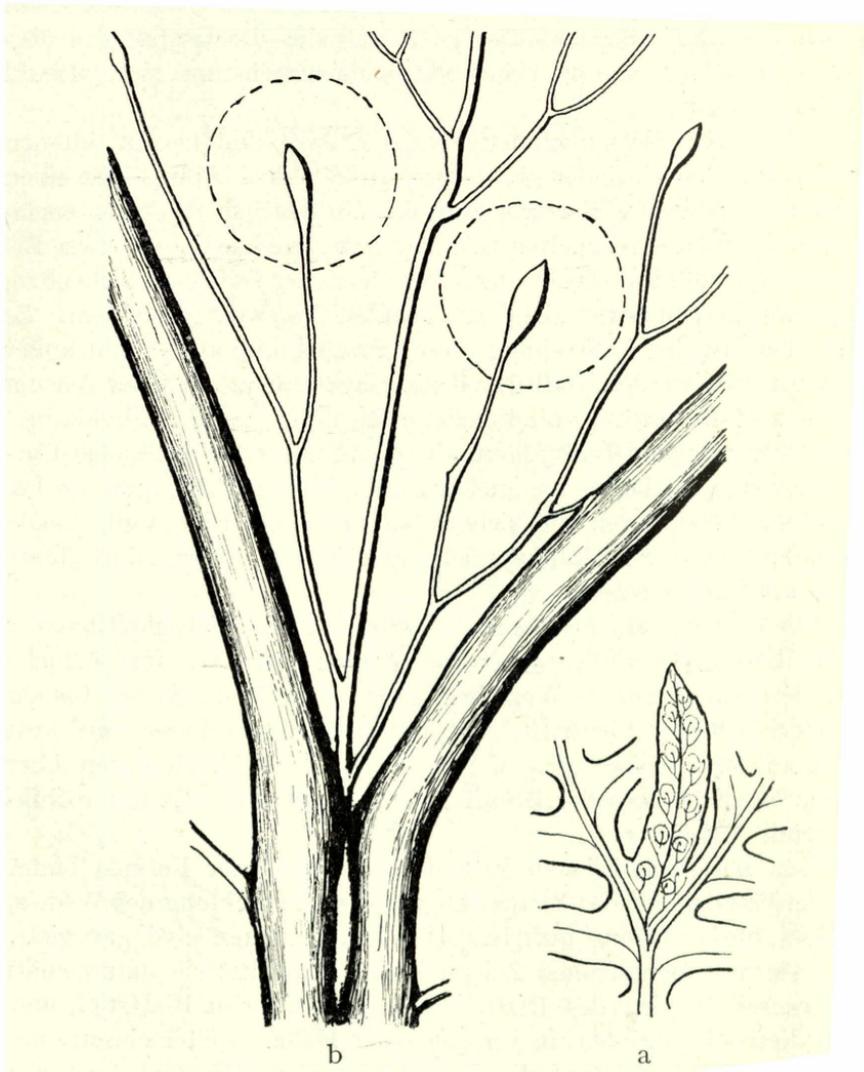


Abb. 3. *Polypodium vulgare* L.

Scheinbare Gabelständigkeit eines Primärsegmentes. a) Primärsegment nebst den basalen Teilen der beiden Gabeläste. Natürl. Gr. b) Kosta des Primärsegmentes und Basalstücke der beiden Gabeläste. (Heidelberg-Rohrbach. 15. I. 39. leg. H. Wolf.)

nügend starker Vergrößerung der betreffenden Stellen, eventuell unter Zuhilfenahme von Querschnitten, gelingt es immer, die Zugehörigkeit des fraglichen Segmentes zu einem der Gabeläste fest-

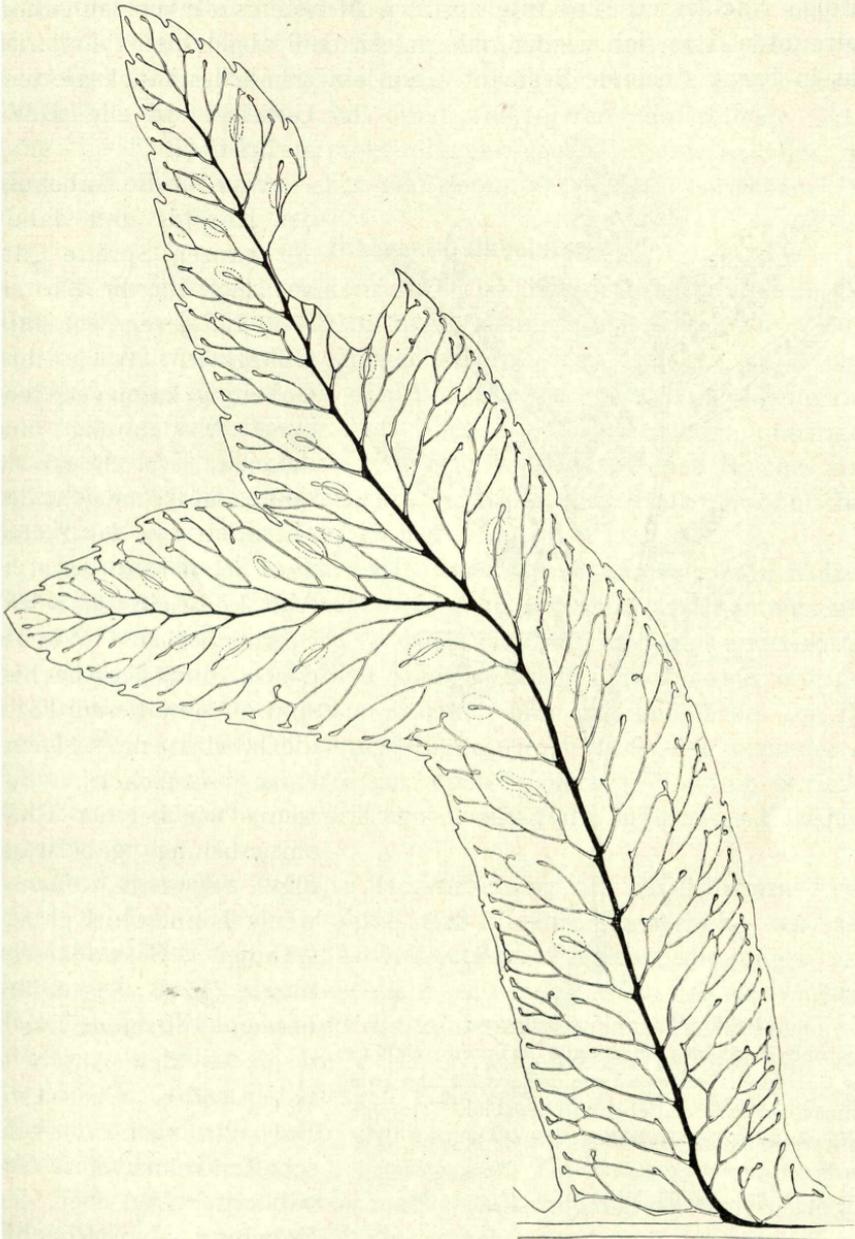


Abb. 4. *Polypodium vulgare* L.

Inkonstante Gabelung. Primärsegment. Übergänge von der offenen zur geschlossenen Nervatur. Einzelsori und antiklin gerichteter Doppelsorus nebst Übergängen. (Unterer Gabelast zeigt eine Verletzung.) (Neckargemünd. 25. 1. 33. leg. H. Wolf.) — Vergr. 4.

zustellen. Solch scheinbar gabelständige Segmente treten da auf, wo infolge Nachlassens des interkostalen Meristems die beiden schon getrennten Äste sich wieder nähern. In dem abgebildeten Falle ist das in Frage stehende Segment schon ein ziemliches Stück an dem



Abb. 5. *Polypodium vulgare* L.

Sporophyll mit bis zum Grunde der Spreite reichender Gabelung. Das eine Terminalsegment und zwei Primärsegmente sind ebenfalls gegabelt. (Infolge Verletzung einige Primärsegmente fehlend oder nur bruchstückweise vorhanden.) (Neckargemünd.

5. I. 35. leg. H. Wolf.) — $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Gabelast in die Höhe gerückt.

Was für die Gabelung der Rhachis und damit der ganzen Spreite gilt, hat auch für die Kosten bzw. für deren Segmente Gültigkeit. Auch ihre Gabelung kann verschiedene Ausdehnung annehmen, je nachdem sie schon am Grunde, in der Mitte oder an der Spitze des Segmentes ansetzt. Abb. 4 gibt ein gegabeltes Segment wieder. Wie bei der Gabelung der Rhachis, sind auch in diesem Falle die Gabeläste nicht gleichstark entwickelt. So wenig wie bei der Rhachisgabelung gabelständige Segmente, ebenso wenig können hier gabelständige Sekundärsegmente bzw. Sekundärnerven auftreten; auch wenn es den Anschein haben sollte. Genaueste Beobachtungen verschaffen immer diese Gewißheit. Den bei der Gabelung der Rhachis

aufgestellten Formen entsprechend, gibt es auch eine größere Zahl, die sich mit der Furkation der Segmente befassen. Als hauptsächlichsten Einteilungsgrund verwendet man die Tiefe des Einschnittes.

Oft treten die Gabelungen der Rhachis und diejenigen der Kosta getrennt auf. Nicht gerade selten aber sind sie miteinander kom-

biniert, wie z. B. bei dem in Abb. 5 gezeigten Wedel. Außer der Gabelung des Blattstieles und damit der gesamten Spreite zeigt er eine solche des einen Terminalsegmentes und außerdem noch zwei Gabelungen an Primärsegmenten. Übrigens erlaubt gerade dieser Wedel die Feststellung, daß durch fluktuierend auftretende Gabelung die Fruktifikation nicht die geringste Einbuße erleidet; im Gegenteil, man könnte eher von deren Verstärkung sprechen.

b) Inhärente Gabelung.

Im Gegensatz zur inkonstanten ist die auf Inhärenz beruhende Gabelung im Freien verhältnismäßig selten anzutreffen. Sie scheint nur in solchen Gebieten stärker verbreitet zu sein, die unter dem bestimmenden Einfluß des dem Wachstum der Farne im allgemeinen und der Hervorbringung von Formen im besonderen günstigen atlantischen Klimas stehen. Außerhalb des Deutschen Reiches sind es insbesondere die Britischen Inseln, die einen außergewöhnlichen Reichtum an solchen Formen aufweisen.

Häufiger als im Freien trifft man die Formen dagegen in Kultur. Des bizarren Aussehens wegen hat man sich ihrer angenommen und sie in Gärten gepflanzt, wo sie vor allem Felsenanlagen und Grotten zu zieren haben. Außerdem gehören solche Stöcke zum eisernen Bestand unserer Botanischen Gärten. Man macht hierbei die Beobachtung, daß die Gabelungsfähigkeit auch unter den veränderten Klima- und Bodenverhältnissen erhalten bleibt. Wodurch übrigens der Beweis erbracht ist, daß es sich um Fälle inhärenter Gabelung handeln muß.

Ihre bisweilen erfolgte Hervorhebung als „Kulturform“ verleitet zu der irrigen Annahme, daß sie ihre Entstehung dem Gewächshaus bzw. den daselbst herrschenden Kulturbedingungen verdanken würde. Dem ist aber nicht so; wenigstens in den allermeisten Fällen nicht. Vielmehr sind die konstant gegabelte Wedel zeigenden Stöcke gewöhnlich in freier Natur aufgefunden worden und von dort in die Gärten gewandert. Teile von ihnen wurden an die verschiedensten Gärten weitergegeben, die sie sorgsam aufzogen und wieder weiterverteilten.

Eine Ausnahme hiervon machen nur diejenigen Formen, die auf dem Wege absichtlicher Zuchtversuche gewonnen werden. Sollte aber gelegentlich doch einmal eine „neue“ Form sich spontan im Gewächshaus gebildet haben, so ist dies noch immer kein Anlaß zu der Annahme, daß sie nicht auch in der freien Natur hätte entstehen können. Die Bewertung als Kulturform sollte zur Vermeidung von Irrtümern auf die wirklich zutreffenden Fälle beschränkt bleiben.

Da diese Gabelung auf einen inneren Gestaltungstrieb zurückgeht, sind ihre Kennzeichen die stete Wiederkehr an bestimmter Stelle des Wedels und ihre im voraus bestimmte Wirkungsdauer. In diesen beiden Beziehungen unterscheidet sie sich grundlegend von jeder fluktuierenden Gabelung. Die zu ihr gehörenden Kleinformen sind ebenfalls wieder sehr mannigfaltig, und die Zahl der für diese aufgestellten Monstrositäten ist dementsprechend hoch. Wesentlich begründet ist diese Mannigfaltigkeit in der Verschiedenheit des Zeitpunktes, zu dem die Furkation sich einstellt. Denn je nach deren früherem oder späterem Einsetzen ist die habituelle Abänderung der Wedelgestalt eine stärkere oder schwächere.

Zwei Extreme sind es, welche die Grenzfälle darstellen, die möglich sind und innerhalb derer sich die durch Einwirkung inhärenter Gabelung ergebenden Abänderungsmöglichkeiten bewegen. Der eine Grenzfall ist dann gegeben, wenn das dichotome Teilungsgewebe zu einem sehr späten Zeitpunkt und mit sehr geringer Kraft einsetzt. Die Folge wird eine nur unbedeutende, vielleicht kaum feststellbare Abänderung der Segmentenden und des Terminalsegmentes sein. Diese Form steht der Normalform noch außerordentlich nahe.

Das andere Extrem wird erreicht, wenn gleichzeitig mit dem Beginn der Blattentwicklung ein sehr kräftig sich auswirkendes, dichotomes Verzweigungssystem einsetzt. Es läßt das sonst wirkende sympodiale System gleich gar nicht aufkommen. Seine Gabelteilungen erfassen nicht nur die gesamte Wedelspreite, sondern auch den Blattstiel. Der gesamte Wedelaufbau wird nur durch die gabelige Verzweigung bestimmt. Von der Normalform ist dann naturgemäß nichts mehr zu erkennen, und kein Unbefangener wird in dieser Abnormität eine Form von *P. vulgare* vermuten. Dieses Extrem ist vorhanden. Es wird durch die von Moore aufgestellte f. *multifido-cristatum* vertreten (Abb. 6).

Außer durch die Einwirkung des Verzweigungssystems wird die Gestalt eines Wedels noch von dem Verhältnis bestimmt, in dem die Wirksamkeit des Nervenmeristems zu derjenigen des Zwischenmeristems steht. Bei Überlegenheit des ersteren sind die Segmente des Wedels durch auffallende Schmalheit und scharfe Zuspitzung gekennzeichnet. Hält aber die Tätigkeit des inter- bzw. intrakostalen Meristems mit derjenigen des kostalen gleichen Schritt, so ist die Folge die Verbreiterung bzw. Abrundung der Segmente.

Durch Koppelung der die Blattform beeinflussenden Kräfte erhalten wir wieder zwei mögliche Grenzfälle: 1. Lange, reiche und schmalgefiederte Wedelformen durch sympodiale Verzweigung im Verein mit stark wirksamem Nervenmeristem. 2. Breite, zusammen-

hängende, thallusähnliche Blattflächen durch frühzeitig einsetzende dichotome Verzweigung unter Mithilfe eines leistungsfähigen Interkostalmeristems.

Diese Überlegung gibt uns auch die Erklärung für die Tatsache, daß es neben Wedelformen, die eine weitgehende Übereinstimmung der Verästelung ihrer Nerven mit der äußerlich erkennbaren Gliederung ihrer Blattfläche

erkennen lassen, auch andere gibt, die hierin nur geringe oder keine

Übereinstimmung zeigen. Soweit dieser Einfluß sich auf die Fiederung des Wedels bezieht, sei an anderer Stelle auf ihn eingegangen.

Dagegen sollen daraufhin die von gabeliger Nervatur durchzogenen Wedelteile einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. Zu diesem Zwecke benutzen wir nochmals den auf Abb. 1 b dargestellten Wedel. Wir vergleichen die gegabelten Partien des Wedelendes mit denjenigen der unteren Primärsegmente und achten auf die Tiefe der der Gabelung folgenden Einschnitte. Da werden

wir die Feststellung treffen müssen, daß die letzteren eine nur sehr geringe Ausgliederung erfahren haben (und einem *Marchantia*-Thallus gleichen), wohingegen die terminale Gabelfläche außerordentlich reich und tief gegliedert erscheint (und einem vergrößerten *Metzgeria*-Lager ähnelt). Am Wedelende war demnach das interkostale Meristem viel weniger tätig als an den unteren



Abb. 6. *Polypodium vulgare* L. f. *multifido-cristatum* Moore.
(Aus Lowe: "Our native Ferns", Vol. I, S. 43.)

Segmenten, während an den letzteren sich die beiden Meristeme in ihrer Wirksamkeit die Waage hielten. Die äußere Gliederung einer gegabelten Fläche wird also um so reicher und tiefer sein, je mehr das Kostalmeristem dem Interkostalmeristem vorausseilt; und sie wird um so zusammenhängender sein, je mehr Tätigkeit das letztere entfaltet.

Recht anschaulich wird dieser Satz auch durch den Wedel belegt, den Abb. 7 zeigt. Sein Äußeres läßt kaum mehr auf Zugehörigkeit zu *P. vulgare* schließen. Man könnte auch vermuten, daß seine absonderliche Form auf irgendeine äußere Einwirkung, etwa auf Ver-

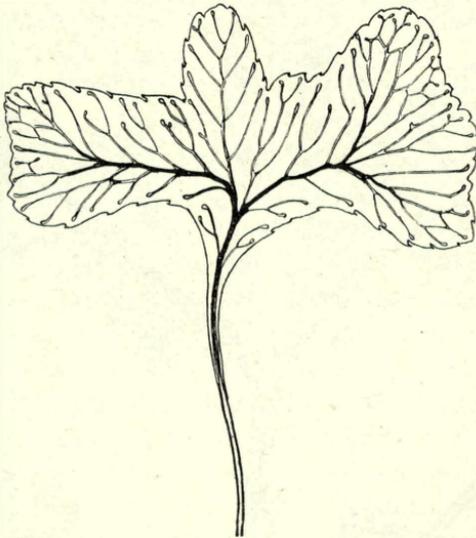


Abb. 7. *Polypodium vulgare* L.

Sporophyll mit frühzeitig erloschenem Spitzenwachstum. Primärsegmente gegabelt. (Seeheim.

25. 9. 33. leg. H. Wolf.) — Vergr. 2.

letzungen, zurückzuführen sei. Das ist aber nicht der Fall. Der Wedel ist völlig unbeschädigt. Außerdem weisen die zu dem Stocke gehörenden übrigen Wedel ähnliche Gestalt auf, Beweis genug, daß die Blattform auf innerer Gesetzmäßigkeit beruht. Einige dieser Wedel weisen insofern etwas mehr auf die Normalform hin, als bei ihnen noch einige Segmentpaare ausgebildet sind. Was an dem Wedel befremdet, ist das Fehlen von Segmenten. Lediglich ein einziges Paar wurde entwickelt. Und dieses zeigt ungewöhnlich breit-

und stumpflappige Form. Das Terminalsegment ist ungemein dürrig und ragt nur wenig über die Seitensegmente hinaus, denen es an Flächenausdehnung bei weitem nicht gleichkommt. Der Wedel gibt uns eines der nach meinen Beobachtungen seltenen Beispiele völliger Störung des normalen Verhältnisses des Längen- zum Breitenwachstum. Wenn das erstere seine „gewohnte“ Tätigkeit entfaltet hätte, wäre ein übliches *Polypodium*-Blatt mit gabeliger Verbreiterung der Segmentenden entstanden. So aber dominiert bei weitem das Flächenwachstum, und dieses führt zu einer Wedelform, wie sie abnormer nicht gedacht werden kann.

Läßt die Wirksamkeit des Zwischenmeristems nach, muß, wenn keine Einschnitte erfolgen, eine Annäherung der beiden Nervenäste

die Folge sein. Erlischt es völlig, so führt dies zur wirklichen oder nur scheinbaren Wiedervereinigung. Bandartige Verbreiterung solcher „Doppelnerven“ läßt die Annahme scheinbarer Vereinigung zu. Querschnitte dieser Stellen bringen leicht die nötige Klarheit.

Meist wird auch alsbald wieder neues Zwischenmeristem gebildet, worauf eine neuerliche Trennung eintritt. So zeigt uns Abb. 8

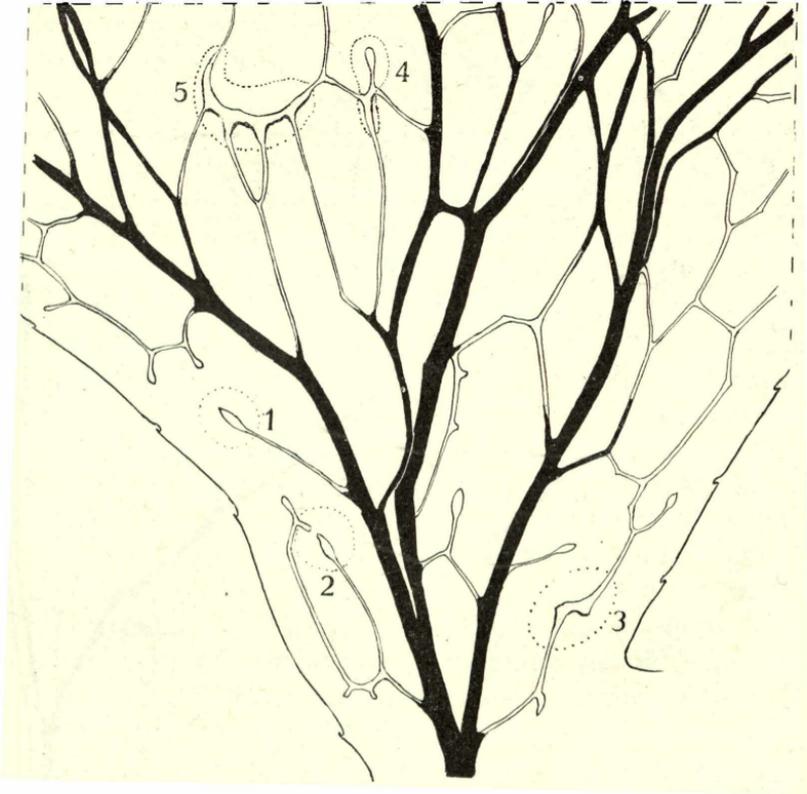


Abb. 8. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitt aus einem bei Seeheim i. Ow. gefundenen Wedel. Inhärente Gabelung an den Enden der Segmente. Das dem Terminalsegment entnommene Stück zeigt mehrfache Gabelung. Zwei Nervenäste (links oben gelegen) teilen und vereinigen sich wieder. In den zwischen den Gabelungen befindlichen Maschen nur wenig freie Nervenäste. Entwicklungsreihe vom endständigen, kreisrunden Einzelsorus zum winkel- und rückenständigen, länglichen Pleosorus. (Näheres im Text S. 48.) — Vergr. $7\frac{1}{2}$.

zwei Nervenäste, die sich zweimal getrennt und ebensooft vereinigt haben. Sind bei wiederholter Gabelung die Nervenäste nahe zusammengedrückt und bleiben deren Fußstücke sehr kurz, so wird der Eindruck gefächerter Nervatur erweckt, wie Abb. 8 zeigt.

Folgen nur wenige Gabelungen aufeinander, so kann sich ihre Verzweigung noch ganz in der Ausbreitungsfläche des Wedels ab-

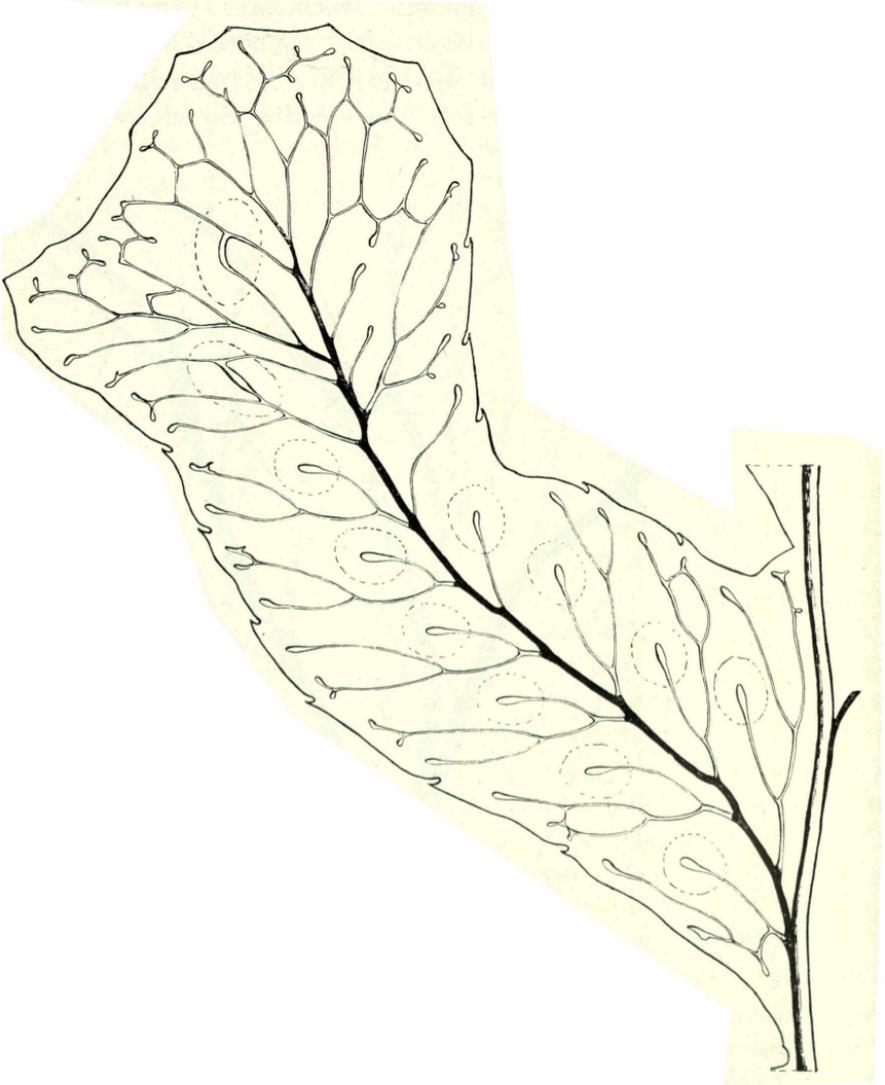


Abb. 9. *Polypodium vulgare* L.

Primärsegment eines bei Seeheim i. Ow. gefundenen Wedels. Inhärente Gabelung gegen das Ende der Segmente. Geringgradige Nervenauszeichnung unmittelbar vor dem Beginn der Gabelung. Die auf der gabelig verzweigten Fläche gelegenen Pleosori nehmen den Rücken des Kommissuralnervs und die Nervenwinkel ein. Auf der sympodial verzweigten Fläche normale Einzelsori. — Vergr. 5.

spielen. Dies ist nicht mehr möglich bei häufiger Wiederholung, besonders dann nicht, wenn das Zwischenmeristem eine gesteigerte

Tätigkeit an den Tag legt. Infolge Raummangel müssen sich die Gabelzweige dann aus der Wedelfläche herausheben, müssen sich mehr oder weniger senkrecht dazu einstellen oder sich wellen. Solche Wedel zählen zu den gekräuselten Formen (Abb. 6).

Derartige Formen lassen besonders auffällig erkennen, wie groß der Bedarf an Aufbaustoffen an den gegabelten Stellen ist. Zeigen deren ungekräuselte, also normal gebliebene Teile doch meistens eine mehr als dürftige Ausbildung. Auch der auffallend geringe Grad der Nervenverästelung, die „Armut“ an Zufuhrbahnen der normalen Stellen spricht für diese Annahme. Die Abb. 7 und 9 bringen dies deutlich zum Ausdruck. Allerdings zeigt dies aber auch, daß trotz der zutage tretenden Überlegenheit des Flächenwachstums dieses doch nur seinen sektorialen Wirkungsbereich hat und diesen nicht auf Flächenteile ausdehnen kann, die, innerer Anlage gemäß, dem Längenwachstum zustehen.

Es erhebt sich nun die Frage, wie sich Stöcke mit inhärenter Gabelung verhalten, die ungünstiger Kulturbedingungen wegen die untere Existenzgrenze erreichen. Die Antwort muß zugeben, daß bisweilen der Habitus der Pflanze dadurch beeinflusst wird, aber nur graduell. Zwar bleibt bei Formen, bei denen die Gabelung zu einem frühen Zeitpunkt aufzutreten pflegt, das Habitusbild ganz erhalten, abgesehen von einer selbstverständlichen Verkümmern. Anders ist es aber bei Formen, deren Gabelung erst spät und in geringer Stärke einsetzt. Dann kann mangels genügenden Baumaterials die Gabelung auf ein ganz geringes Maß herabsinken; und es kann geschehen, daß das nicht geübte Auge nur normale Verzweigung zu erkennen vermag. Verschwunden ist die Veranlagung zum Gabeln natürlich keineswegs. Verbesserung der Kulturbedingungen beweisen ihr Nochvorhandensein.

Die Frage, ob inhärente Gabelung auch mit solcher inkonstanter Natur kombiniert auftreten kann, ist selbstverständlich mit „Ja“ zu beantworten. Ich selbst habe mehrere Wedel, die diese Kombination zeigen, aufgefunden. Auch der Wedel auf Abb. 1 b zeigt neben reicher inhärenter Gabelung noch einen Fall inkonstanter, die sich durch die Ausgliederung eines Primärsegmentpaares zu erkennen gibt.

Als Mutationen dürfen nur die Formen konstanter Gabelung betrachtet werden.

Im Verlauf der Ausführungen ist die reine Dichotomie mehrmals als das ursprüngliche Verzweigungssystem, die sympodiale

Dichotomie als das abgeleitete angesprochen worden. Um etwa sich aufdrängenden Einwänden zu begegnen, sei darauf verwiesen, daß völlig schlüssige Beweise über das höhere bzw. geringere Alter der beiden Systeme in Wirklichkeit fehlen. So viel Wahrscheinlichkeit die Annahme, das Sympodium aus der Dichotomie hervorgegangen zu betrachten, auch für sich hat, bleibt sie eben doch Hypothese, solange nicht die Beweise hierfür vorliegen. Auch die Behauptungen über eine höhere und „bessere“ Organisation durch das Sympodium sind letzten Endes ebenfalls nur hypothetischer Natur.

Was sich zugunsten der von mir übernommenen Hypothese ins Feld führen läßt, ist vor allem die aus dem Studium der Paläopteriden sich ergebende Tatsache, daß die Dichotomie ehemals verbreiteter war, als dies bei der rezenten Farnflora der Fall ist. Immerhin scheint es mir aber in diesem Zusammenhang erwähnenswert, daß die Fähigkeit zu gabeln wohl allen, mindestens aber den meisten rezenten Farnspezies innewohnt. Doch bleibt bestehen, daß die Dichotomie die Ausnahme, das fiedernde Sympodium (bzw. Monopodium) die Regel darstellt. Als Arbeitsgrundlage schien mir daher die angenommene Hypothese viel berechtigter als etwa die entgegengesetzte, in dem Auftreten der Dichotomie den Versuch einer Entwicklung zu einer wirksameren Organisation zu sehen.

II. Fiederung des Sporophylls und des Laubblattes.

Der Formenkreis von *Polypodium vulgare* L. gliedert sich in zwei Rassegruppen, deren Verbreitung innerhalb klimatischer Grenzen liegt. Die eine dieser Gruppen gehört den wärmeren Regionen an (unter Ausschluß der eigentlichen Tropen), die andere den kaltgemäßigten Gebieten.

Zu der ersten zählen das mediterrane *P. serratum* (Willd.) Christ, das außer den warmen Küstengebieten die Ausgänge der südlichen Alpentäler bewohnt, das kalifornische *P. Scouleri* Hook. u. Grev. und das hawaianische *P. pellucidum* Klf. Zur zirkumpolaren Gruppe gehören außer der subspec. *boreale* Beck, die die mittleren und nördlichen Teile Europas, Amerikas, Asiens und die Südspitze Afrikas besiedelt, noch drei weitere Vertreter des amerikanischen Festlandes: *P. californicum* Kaulf., *P. falcatum* Kell. und *P. hesperium* Maxon. Die vier Arten sind nur durch geringfügige Merkmale voneinander getrennt.

Weisen die Vertreter der beiden Gruppen in ihren extremen Ausbildungsformen auch deutlich erkennbare Unterschiede auf, so sind sie doch, gleitenden Linien gleich, durch Übergänge miteinander

verbunden. Insbesondere trifft diese Feststellung für *P. v. boreale* und *P. serratum*, deren Grenzen völlig flüssig sind, zu. Die stärkste Eigenart unter den Genannten scheint *P. Scouleri* Hook. u. Grev. zu besitzen.

Immerhin ist es möglich, eine für die europäischen Vertreter der beiden Gruppen im großen und ganzen zutreffende Charakteristik zu geben. Das mediterrane *P. serratum* zeichnet sich durch starkes Längenwachstum der Primärsegmente, unter diesen wieder vor allem der basal gelegenen, aus. Außerdem ist ihm die Gestalt des Terminalsegmentes eigentümlich, das, wie Abb. 10 a zeigt, fast keine Einschnitte aufweist. Infolge dieses plötzlichen Absetzens der

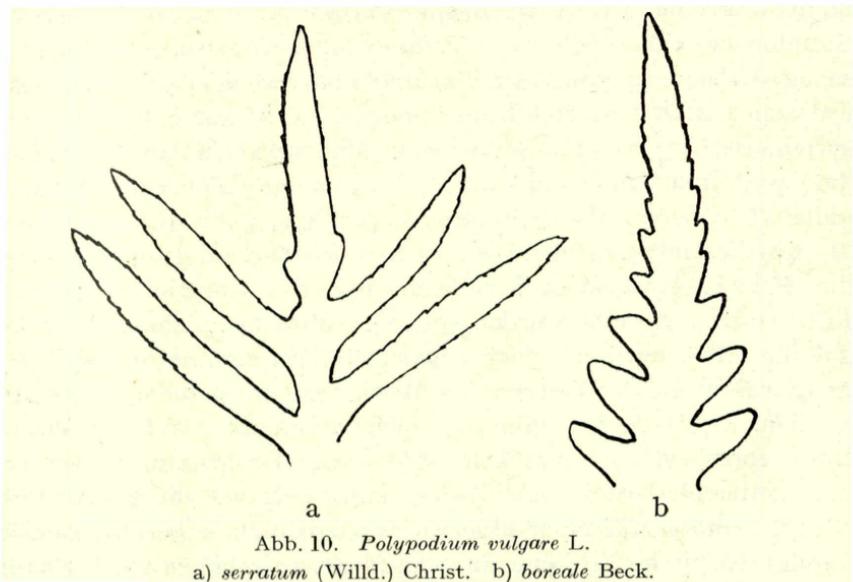


Abb. 10. *Polypodium vulgare* L.

a) *serratum* (Willd.) Christ. b) *boreale* Beck.

Segmentierung, aber auch der verhältnismäßig geringen Länge der Endfieder wegen, erhält der Wedel einen mehr oder weniger breiten dreieckigen Umriß. Kennzeichnend für sein Laub ist außerdem noch außerordentliche Dicke und gelbgrüne Färbung, die ihm ein xerophytisches Aussehen verleihen. An schattigeren Standorten wird dieses allerdings gemildert, so daß, da außerdem die Wedel an solchen Stellen schmälere und längere Spreiten ausbilden, *boreale*-ähnliche Formen entstehen. Das vielfach hervorgehobene biologische Verhalten, nach dem *P. serratum* eine Sommerruhe durchmachen soll, scheint mir für die Systematik von sehr zweifelhaftem Wert zu sein und nur lokale Bedeutung zu haben. Einmal deswegen, weil ich in von mir durchgesehenen Herbarien diesem entgegenstehende Angaben fand, zum andern, da auch *P. v. boreale* ein ähnliches Ver-

halten zeigt, wenn es an sehr trockenen und sonnigen Standorten wächst. Was für die eine Rasse die „Regel“ ist, scheint mir für die andere die „Ausnahme“ zu sein. Die Gruppe der gemäßigeren und kälteren Gebiete ist durch geringeres Längenwachstum der Primärsegmente, dafür um so stärkeres des gesamten Wedels, d. h. also der Rhachis, bestimmt. Im Gegensatz zu *P. serratum* nimmt die Segmentierung gegen die Endfieder nur ganz allmählich ab (Abb. 10 b). Der durch basitone Förderung erzielten Dreiecksform des *serratum*-Wedels steht die längliche, durch etwas stärkeres Wachstum der mittleren Segmente beeinflusste Form des *boreale*-Blattes gegenüber. Doch auch hier handelt es sich wieder nur um eine vorherrschende, nicht um eine allein herrschende Form. An warmen, trockenen Standorten bilden sich nicht gerade selten Wedel aus, deren Aussehen an dasjenige von *P. serratum* mehr oder weniger anklängt. Diesen Tatsachen muß man sich beim Versuch einer klaren Scheidung nach systematischen Grundsätzen beugen. Man muß sich damit begnügen, die Feststellung treffen zu können, daß *P. serratum* eine mehr xerophile, *P. v. boreale* dagegen eine mehr hygrophile Rasse darstellt.

In diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von Interesse, die Klebs mit *P. v. boreale* machte, das von Heidelberg nach Buitenzorg verbracht worden war. Es wäre anzunehmen gewesen, daß die Stöcke in ihrer neuen Heimat an ihrer gewohnten Gepflogenheit, während des Winters das Wachstum einzustellen, festhalten würden. Statt dessen haben sie sich, veranlaßt durch die Wärme Buitenzorgs, weiter entwickelt. Aus dieser Beobachtung folgt, daß die Winterruhe bei *P. v. boreale* ebensowenig wie die Sommerruhe bei *P. serratum* auf einer inneren Gesetzmäßigkeit beruht, sondern durch klimatische Einflüsse ausgelöst bzw. aufgehoben werden kann.

Die in der *vulgaria*-Gruppe eingeschlossenen Arten weisen in der Ausgestaltung ihrer Blattform große Mannigfaltigkeit auf, was zur Aufstellung einer Unmenge von Formen geführt hat. Charakterisiert werden diese durch den Parallelismus ihrer Entwicklungsreihen innerhalb der verschiedenen Spezies. Es wäre ein verdienstvolles, wenngleich federmordendes Bemühen, einmal sämtliche beschriebenen Formen zusammenzustellen, diese zu sichten und unter Verwendung bereits bestehender Bezeichnungen eine einheitliche Benennung für die gleichen Abänderungen innerhalb aller zur *vulgaria*-Gruppe gehörigen Spezies durchzuführen.

Da mir nur von *P. v. boreale* und *P. serratum* ein umfangreicheres Untersuchungsmaterial zur Verfügung steht, beziehen sich die folgenden, die Fiederung des Blattes betreffenden Ausführungen nur auf diese beiden.

a) Das einfach-fiederschnittige Blatt.

Gehen wir zunächst auf den einfach-fiederschnittigen Wedel ein! Wie schon hervorgehoben, ist dieser bei der zirkumpolaren Gruppe mehr nach der Länge, bei der mediterranen mehr nach der Breite ausgerichtet. Abgesehen vom Längenbreitenverhältnis, können wir bei beiden Gruppen riesige, mittelgroße und zwergige Formen auseinanderhalten. Aber nur in ihren Extremen; denn wie alle anderen Formen gehen auch diese ineinander über. Besonders an umfangreichen Felsgruppen lassen sich diese Übergänge oft schön finden. An deren Nordseite und an schattigen Stellen beobachtet man meist größere, an deren Südseite und anderen besonnten Orten kleinere bis winzige Formen. An klimatisch besonders begünstigten Standorten, das sind nach meinen Beobachtungen für das zirkumpolare *P. vulgare* solche mit atlantischem Klima (und sei es nur auf kleinem Raume ausgebildet), entwickeln sich bisweilen Riesenformen. Eine Selbstverständlichkeit ist, daß die Lamina an besonnten Stellen derbere, an feuchten, schattigen, z. B. an berieselten Felsen, zartere Textur aufweist; auch daß die Länge des Stieles an Exemplaren, deren Rhizome in tiefen Felsenspalten oder Mauerlücken wurzeln, diejenige an Exemplaren übertrifft, deren Rhizome dem Lichte unmittelbar ausgesetzt sind.

Scheinbare Mißbildungen beobachtet man nicht selten an verletzten Wedeln. Ist z. B. das Terminalsegment infolge Beschädigung nicht zur Ausbildung gekommen, so stellt sich das ihm zunächst gelegene Seitensegment in die Richtung der Rhachis, nimmt also die Stellung des Terminalsegmentes ein. Bei Verlust eines seitlichen Segmentes erhält das darunter befindliche eine schräg nach oben gerichtete Lage (Abb. 13); auch Herabbiegung des darüberliegenden Segmentes kommt vor. Auch führt der Verlust eines oder mehrerer Segmente bzw. Segmentteile zu einer verstärkten Ausbildung der übrigen; denn das von den Wurzeln gelieferte, für jene bestimmte, aber infolge der Beschädigung nicht verwendete Aufbaumaterial kommt den erhalten gebliebenen Teilen zugute. Die durch solche Vorgänge erzeugten Wedel weisen dann Segmente in verschiedenster Länge und Breite auf. Wenn die Verletzung sehr frühe, vielleicht schon im embryonalen Stadium erfolgt ist, vernarbt sie bisweilen so gut, daß sie späterhin kaum mehr feststellbar ist. Die Kenntnis dieser Bildungen ist von biologischem Interesse. Zur Aufstellung von Formen berechtigen sie meines Erachtens nicht, da lediglich zufällige äußere Einflüsse sie verursachen.

Bei dem Versuch von Formenzusammenstellungen wird von fast allen Farnsystematikern hoher Wert auf die Gestaltung der

Primärsegmente gelegt, die meist als wichtigster Einteilungsgrund verwendet wird. *Milde* hat als erster den Versuch unternommen, mit Hilfe der Segmentgestalt eine Formenreihe zu geben. Er schreibt: 1. Forma *commune* Milde. Die Fiedern sind bis kurz vor ihrer Spitze gleichbreit und spitzen sich dann schnell zu; dabei sind sie besonders gegen die Spitze hin deutlich kerbig gesägt. — 2. Forma *rotundatum* Milde. Die Fiedern sind breit-abgerundet und dabei äußerst schwach gesägt, so daß sie oft scheinbar ganzrandig sind; Wedelspitze sehr kurz. — 3. Forma *attenuatum* Milde. Die Fiedern verschmälern sich aus breitem Grunde ganz allmählich nach ihrem Ende zu. Der Rand und die Wedelspitze wie bei 1.

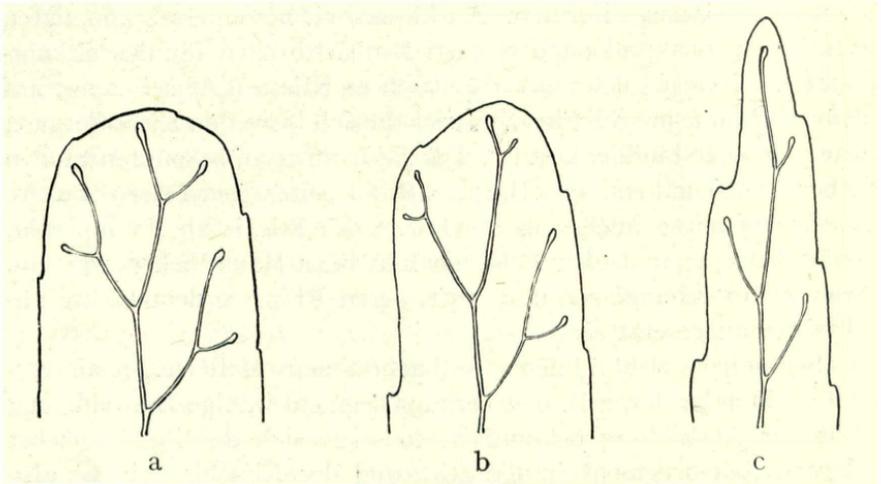


Abb. 11. *Polypodium vulgare* L.

Vorderes Ende des Primärsegmentes. a) Abgerundet („*rotundatum*“). b) Kurz zugespitzt („*commune*“). c) Lang zugespitzt („*attenuatum*“).

Entscheidend für das Aussehen des Segmentes scheint mir vor allem dessen Spitze zu sein, welche, den drei Formen entsprechend, in halbschematischer Darstellung auf Abb. 11 a, b und c wiedergegeben ist. Aus ihr geht hervor, in welchem hohem Maße der Verlauf der Nerven die äußere Gestalt des Segmentes beeinflussen kann. In Abb. 11 a schließt die Nervatur mit einer Gabelung ab, deren beide Äste beinahe gleichstarke Ausbildung zeigen und mehr oder weniger deutlich antiklin ausgerichtet sind. Da auch die vorhergehende Gabelung einen ähnlichen Verlauf zeigt, entsteht eine abgerundete Spitze („*rotundatum*“). Eine nur schwache Ausbildung erfahren die letzten Gabeläste in Abb. 11 b, wobei sich ein Überwiegen des einen Astes einstellt. Die Breitenwirkung der letzten und vorletzten Gabelung ist nur gering; eine im Vergleich zu Abb. 11 a

leichte Verschiebung zugunsten der Längsrichtung ist festzustellen. Es entsteht eine kurze Spitze („*commune*“). Die ungleiche Ausbildung der Äste der letzten Gabelung hat in Abb. 11 c weitere Fortschritte gemacht. Der eine Ast ist stark verlängert und treibt, da er in der Periklinen steht, die Spitze weit vor. Auch die vorhergehenden Gabelungen helfen beim Zustandekommen dieser Spitze mit, die sich auch aus allmählicher Verschmälerung des Segmentes ergibt („*attenuatum*“).

Wie der Verlauf der Nerven, ist auch der des Segmentrandes von dem Verhältnis bestimmt, in dem die Tätigkeit der beiden Meristeme zueinander steht. In Abb. 11 c zeigt das Nervenmeristem eine Überlegenheit. Sowohl die lange ausgezogene Spitze als auch die deutlichen Einkerbungen sind dafür Zeugnis. Aus Abb. 11 a können wir ein Schritthalten des Flächenmeristems mit dem anderen herauslesen. Abrundung der Spitze und nur geringe Einkerbungen am Blattrand sprechen dafür.

Die Ausbildung des Segmentrandes läßt stets einen Schluß auf die Wirksamkeit der beiderlei Teilungsgewebe zu. Während gering-gradige Einkerbungen auf eine ausgeglichene Tätigkeit schließen lassen, bezeugen tiefgehende Einschnitte eine länger anhaltende Tätigkeit des Nervengewebes. Der Verzweigung der Nerven entspricht nicht immer eine solche des Blattes bzw. der Segmente. Dabei ist festzuhalten, daß das Nervenende selbst den Rand nicht erreicht, da sein Meristem schon vor dessen Erreichung erlischt. Im

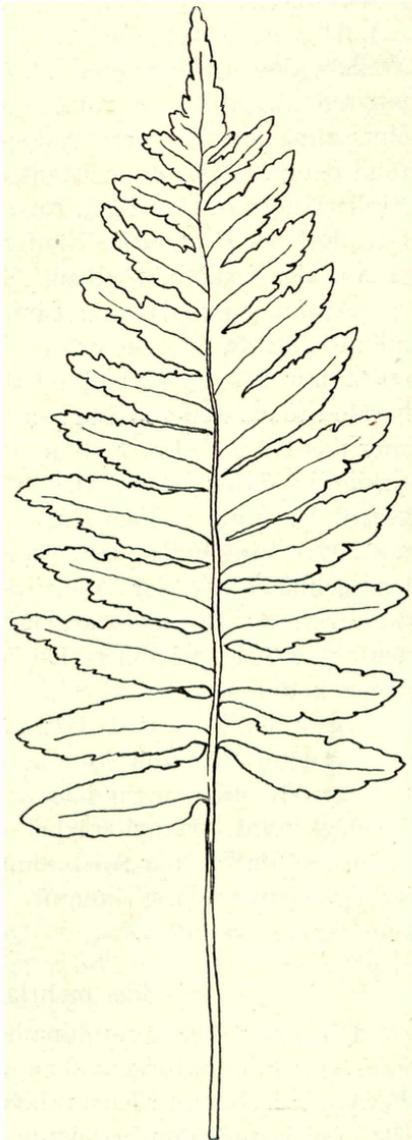


Abb. 12. *Polypodium vulgare* L.
Wedel einer Heidelberger Pflanze. Unregelmäßig tiefe Einkerbungen am Segmentrande. Fertil. — Nat. Gr.

festzuhalten, daß das Nervenende selbst den Rand nicht erreicht, da sein Meristem schon vor dessen Erreichung erlischt. Im

Anschluß an das Aufhören des Nervengewebes wird jeweils wieder Assimilationsparenchym angelegt, allerdings in einem nur sehr beschränkten Umfange.

Allgemein kann festgestellt werden, daß die Einkerbungen an Wedeln des mediterranen *P. serratum* tiefer als bei dem zirkumpolaren *P. v. boreale* reichen und daß die dadurch entstehenden Vorsprünge dementsprechend spitzer, ja meist zahnartig sind. Während bei *P. v. boreale* meistens nur eine einzige deutlich erkennbare Einkerbung auf sämtliche Auszweigungen eines Sekundärnervs entfällt, hat bei *P. serratum* häufig jeder Nervenast, natürlich mit Ausnahme des fertilen, „seinen“ Zahn.

Auffällig ist, daß die Einkerbungen gegen die Spitze des Segmentes hin an Tiefe eher zu- als abnehmen. Sie sind, wenn auch meist nur ganz unbedeutend, tiefergehend und breiter als an den basalen und mittleren Partien des Segmentes. Man sollte aber viel eher das Gegenteil erwarten. Der folgende Abschnitt wird uns eine Erklärung dafür geben. Der in Abb. 12 wiedergegebene Wedel weist gegen das Ende seiner Segmente und am Terminalsegment tiefreichende Einschnitte auf, deren Ungleichheit im Tiefengrade und Unregelmäßigkeit der Anordnung auffällt. Eine Begründung für diese vermag ich nicht zu geben, möchte aber vermutungsweise andeuten, daß sie auf äußere Einflüsse, z. B. solche des Frostes, zurückgehen könnten.

Bisweilen kommt es vor, daß das die Kosta bildende Teilungsgewebe eine außergewöhnlich lange Wirkungsdauer zeigt, während Blattgewebe nicht mehr oder doch nur in unbedeutendem Umfange angelegt wird. Dann wächst die Kosta über die Segmentspitze hinaus, so daß es zur Ausbildung eines monströs aussehenden hornförmigen Auswuchses kommt. Auf den Abb. 25 und 29 ist diese Bildung zu erkennen.

b) Das mehrfach gefiederte Blatt.

Die über die Norm hinaus anhaltende Tätigkeit des Nervenmeristems muß naturgemäß zu einer Verlängerung des Nervs führen. Werden Rhachis und Kosta davon betroffen, so ist die Verlängerung des Wedels und der Segmente die Folge, was, abgesehen von der Veränderung der Dimensionen, den Habitus des Wedels nicht sehr beeinflusst. Anders wird es aber, wenn die verlängerte Dauer des Meristems auf die Sekundärnerven übergreift und diese sich zu strecken beginnen. Dann ist in der Frage, ob es zu einer schwächeren oder stärkeren Habitusänderung kommt, das Verhalten des Zwischenmeristems entscheidend. Entfaltet dieses, um den einen möglichen,

übrigens nur selten beobachteten Fall anzuführen, ein im gleichen Maße erhöhtes Wachstum, so ergibt sich eine Verbreiterung des Segmentes, ohne daß es zu dessen Zerteilung kommt. Kann es jedoch nicht Schritt halten, so muß sich eine über das charakteristische Normalmaß hinausreichende Segmentierung herausbilden.

Die Einschnitte werden dann um so tiefgehender sein, je früher das Zwischenmeristem seine Tätigkeit einstellt und je länger diejenige des Nervenmeristems fort dauert. Im gleichen Maße ändert sich der Charakter des Sekundärnervs. Die Zahl seiner natürlich nach wie vor auf der Grundlage der sympodialen Dichotomie erfolgenden Auszweigungen nimmt zu. Und mit seiner Verlängerung geht ein mehr oder weniger deutliches Geradestrecken parallel. Er erlangt bei anhaltender Streckung immer mehr den Charakter einer Achse, wie die Rhachis und die Kosta ersten Grades. Mit der Ausbildung der Kosta zweiten Grades ist die doppelte Fiederung erreicht.

1. Inkonstant auftretende Doppelfiederung.

Analog den beiden Fällen der gabeligen Verzweigung des Wedels kann auch die weitergehende Fiederung von zweierlei Natur sein. Sie kann als unbeständige Form auftreten, kann aber auch inhärent sein. Von den beiden Formen ist die inkonstante die weitaus häufigere, da sie sich ebenso wie die gelegentliche dichotome Verzweigung an jedem Wedel zeigen kann.

Auf sie sei zunächst eingegangen. Sie ist meist durch den einen oder anderen ohrartig vorgezogenen Lappen gekennzeichnet. Bisweilen reihen sich an dem einen oder anderen Segment auch mehrere solcher Lappen aneinander, so daß der Eindruck einer echten, doppelten Fiederung erweckt werden kann. Die Abb. 13 gibt ein Blatt wieder, dessen untere Primärsegmente sowohl auf der basiskopen als auch der akroskopen Hälfte mehrere solcher Fiederlappen aufweisen. Ähnliche Bildungen findet man an fast jedem Standort, an dem *P. vulgare* L. günstige Wachstumsbedingungen findet.

Schon sehr früh fand die merkwürdige Bildung die Aufmerksamkeit der Systematiker. Willdenow gab sie Anlaß zur Aufstellung der f. *auritum*, die er folgendermaßen beschreibt: „laciniis frondis inferioribus basi superiore auriculatis, auriculis lanceo latis.“ Später hat Milde diese Form in ihrem Inhalte etwas erweitert und folgenden Zusatz gemacht: „Am einfachsten tritt diese Form auf, indem sich bei dem ersten Fiederpaare am Grunde der oberen Hälfte ein kleines nach vorn gerichtetes, abgerundetes, meist 2''' langes Ohrchen zeigt. Wenn zu diesem noch ein zweites, oft größeres am Grunde der unteren Hälfte tritt, so ist der Fieder außerdem

gewöhnlich noch mit 3—4 größeren Kerben, gleichsam unentwickelten Fiederlappen versehen. Sehr häufig finden sich diese Öhrchen in derselben Größe auch noch am 2., 3., 4. und 5. Fiederpaare und

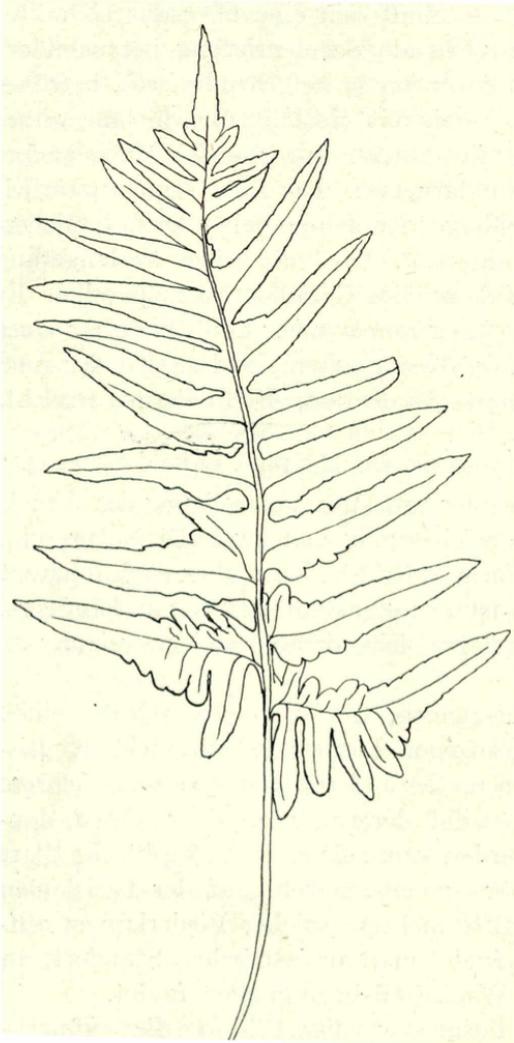


Abb. 13. *Polypodium vulgare* L.

Wedel einer Heidelberger Pflanze. Inkonstante Doppelfiederung. (Auf der rechten Hälfte, nahe dem Terminalsegment, fehlt infolge Beschädigung ein Primärsegment. Das darunter befindliche ist schräg nach oben gerichtet.) — $\frac{3}{4}$ nat. Gr.

werden über 3''' und 4''' lang, doch treten sie beim 4. und 5. Fiederpaare nur am Grunde der unteren Hälfte deutlich hervor.“ In der Folgezeit hat sich gar mancher Farnspezialist dieser Bildung angenommen und sie in Kleinformen zerlegt oder Kombinationen zwischen ihr und anderen Formen aufgestellt. Auf deren Angabe verzichte ich an dieser Stelle, da sie einmal die Übersichtlichkeit erschweren würden und zum anderen doch nichts wesentlich Neues mehr bringen könnten.

Mir scheint viel wichtiger eine genaue Kennzeichnung derjenigen Teile des Blattes bzw. der Primärsegmente zu sein, an denen sich die genannte Bildung auswirkt. Denn dann erst ist es möglich, ihre eigentliche Natur zu erkennen. Bei der Durchsicht einer größeren Zahl solcher Wedel muß es uns auffallen, daß es immer die basalen Primärsegmente sind, an denen sie sich besonders gern entwickelt.

An den gegen die Wedelspitze gelegenen zeigt sie sich nur noch in sinkendem Maße. Des weiteren ist erkennbar, daß sie sich an den betroffenen Segmenten auch nur wieder an den basalen Teilen stärker

zeigt. Also gerade an denjenigen Stellen, die die geringste Fertilität aufzuweisen pflegen (siehe Ausführungen über Fruktifikationszone S. 39).

Diese Feststellung ist außerordentlich bedeutsam für die Bewertung der Form. Nehmen wir, was durchaus berechtigt erscheint, an, daß innerhalb der Fruktifikationszone eine jeweilige Hemmung der vegetativen Ausgestaltung bewirkt werde, dann würde dies bedeuten, daß die weitergehende Fiederung sich auf diejenigen Blatteile erstreckt, an welchen dieser hemmende Umstand wegfällt. Es erscheint daher auch gar nicht verwunderlich, daß die Lappung bisweilen ohne jeden Übergang plötzlich absetzt. In vielen Fällen läßt sich ein Übergang von der doppelten zur einfachen Fiederung nicht feststellen.

Wenngleich es für mich feststeht, daß diese Bildung außerhalb der Fruktifikationszone vor sich geht, so darf füglich doch keineswegs erwartet werden, daß nun sämtliche ungelappten Teile fruktifizieren. Auch nicht, daß sich niemals der eine oder andere Sorus auf einen solchen Fiederlappen verirren dürfe. Die stärkere oder schwächere Fruktifikation hängt meines Erachtens wieder von äußeren Einflüssen ab. Eine Mutation kann ich in dieser Form weitergehender Fiederung nicht sehen. Ich halte sie für eine fluktuierende Erscheinung, die von irgendwelchen Außenfaktoren zur Entfaltung gebracht bzw. in dieser behindert wird. Grund zu dieser meiner Annahme ist das unregelmäßige, aber ganz und gar unbeschränkte Auftreten dieser Form. Die Häufigkeit des Vorkommens scheint mir auch die Annahme eines Atavismus auszuschließen.

Ohne jede Wahrscheinlichkeit ist die ehemals geäußerte Ansicht, in den Formen mit weitergehender Fiederung Kreuzungen mit anderen Farnspezies sehen zu wollen.

Mit meiner Annahme der auf die Sterilität der betreffenden Segmentteile zurückzuführenden, weitergehenden Segmentierung würde auch die an den Segmentspitzen auftretende stärkere Einkerbung eine Erklärung finden.

2. Inhärente Doppelfiederung.

Vollkommen andere Wachstumsverhältnisse zeigen die Wedel der Abb. 14 und 15. Bei diesen erstreckt sich die weitergehende Fiederung über die Fruktifikationszone. Die beiden Abbildungen zeigen uns, daß gerade diejenigen Stellen, an denen die inkonstante Sekundärsegmentierung aufzutreten pflegt, das sind die basalen Teile des Wedels bzw. der Primärsegmente, frei von Einschnitten bleiben. Die weitergehende Fiederung beschränkt sich in diesen

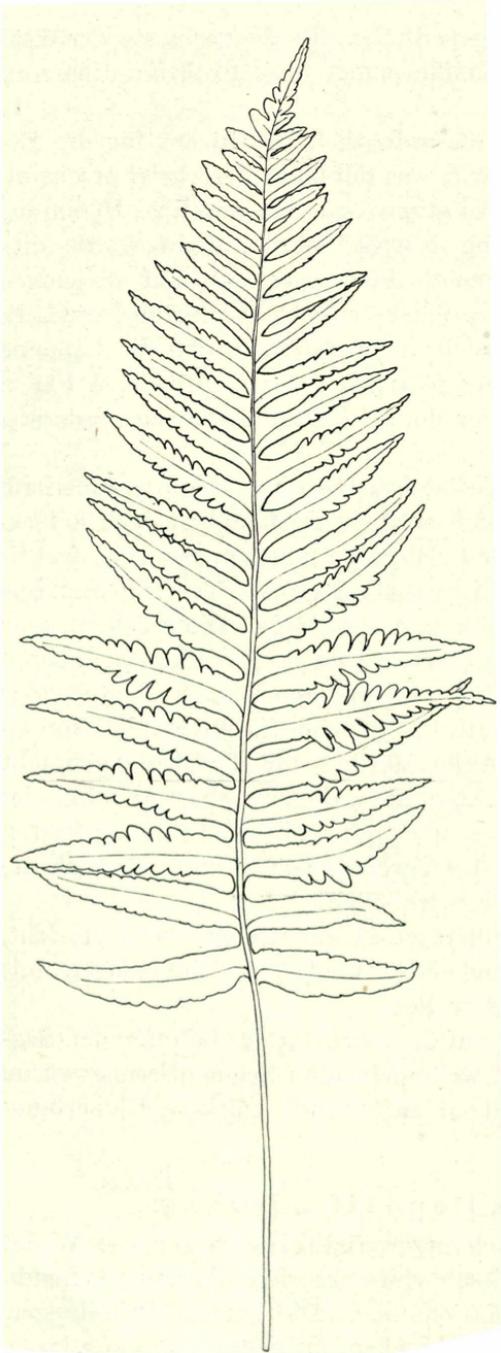


Abb. 14. *Polypodium vulgare* L.

Wedel eines Heidelberger Stockes. Inhärente
Doppelfiederung. Steril. — $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Fällen auf die mittleren Partien, die von der inkonstanten nicht erfaßt werden. Also eine klare Scheidung des Wirkungsbereiches!

Ihre stärkste Ausbildung erfährt die inhärente Doppelfiederung nicht wie die inkonstante an den unteren, sondern an den mittleren Primärabschnitten (Abb. 14.) Das hängt nach meinem Dafürhalten mit der dem *boreale*-Wedel eigentümlichen mesotonen Förderung zusammen. Tatsächlich zeigen weitergehend gefiederte *serratum*-Wedel diese Eigenheit nicht so stark; bei ihnen ist die Doppelfiederung gegen die Wedelbasis gut ausgebildet.

Noch ein zweites Kennzeichen scheidet die beiden Fälle der weitergehenden Segmentierung. Waren bei der unbeständigen Segmentierung keine Hemmungen zu überwinden, so ist es hier anders. Denn es handelt sich ja gerade um die fruktifizierenden Teile. Da heißt es: Entweder Ausbildung von Sporen oder weitgehende Segmentierung! Die Wachstumshemmung wird überwunden, indem die Sporenproduktion vermindert oder ganz unterdrückt wird. Aus diesem Grunde sind die von der stärkeren Fiederung betroffenen Teile

steril. Der auf Wildboden wachsende Stock, dem der Wedel in Abb. 14 entstammt, trägt an seinen zahlreichen Rhizomästen mehr als hundert Wedel, die ich seit Jahren auf die Produktion von Sporen hin untersuchte. Sie zeigten immer das gleiche Bild: Stark verminderte oder, wie am vorliegenden Wedel, meist völlig ausbleibende Fertilität. Auch die Fiederungsverhältnisse waren an allen Wedeln die gleichen. Immer zeigte sich die weiterreichende Segmentierung am stärksten an den mittleren Segmenten.

Ein noch sprechenderes Bild gibt uns Abb. 15. Der daselbst wiedergegebene Wedel entstammt einem natürlichen Standort bei den Kollätschteichen unweit Griesel in der Mark Brandenburg¹⁾. Auch hier zeigt es sich, daß die von der weitergehenden Fiederung nicht betroffenen Teile innerhalb der sterilen Zone gelegen sind.

Willdenow kannte diese Form, die sowohl an *P. v. boreale* als auch an *P. serratum* auftritt, schon. Er benannte sie „*cambricum*“ und gab ihr folgende Definition: „*laciniis frondis pinnatifido-dentati*“. Von nachfolgenden Systematikern wurden aus ihr mehrere Kleinformen abgeleitet, je nach dem Grad der Fiederung und nach der stärkeren Auswirkung auf der oberen oder unteren Blathälfte. Ein Eingehen auf alle diese Formen erübrigt sich an dieser Stelle. Abb. 16 zeigt ein einzelnes Primärsegment der doppeltfiedrigen Form. Sie läßt im einzelnen deutlich erkennen, daß Basis und Spitze von der weitergehenden Fiederung nicht betroffen werden und sich diese auf den mittleren Teil beschränkt. Während die Sekundärnerven an der Basis und an

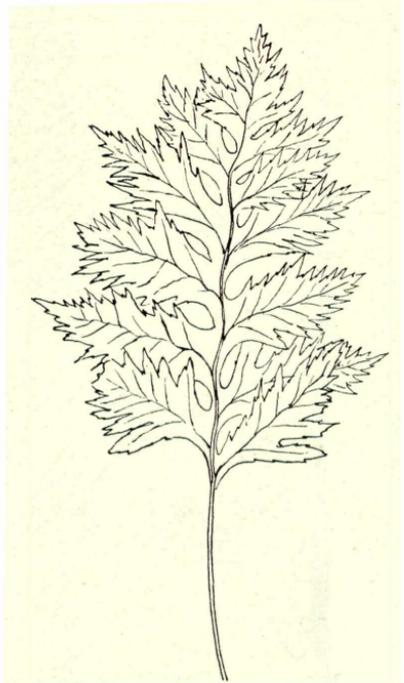


Abb. 15. *Polypodium vulgare* L.
Wedel eines bei den Kollätschteichen
(Brandenburg) gefundenen Stockes.
Inhärent weitergehende Fiederung.
Steril. — Nat. Gr.

¹⁾ Die ebenso schöne wie seltene Mutation, von Golenz um die Mitte des vorigen Jahrhunderts dort entdeckt, war noch vor wenigen Jahren vorhanden. 1937 suchten wir sie auf einem Ausflug des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg jedoch vergebens. Sie ist wahrscheinlich durch einen Kahlschlag vernichtet worden (Reimers — Anmerkung der Schriftleitung).

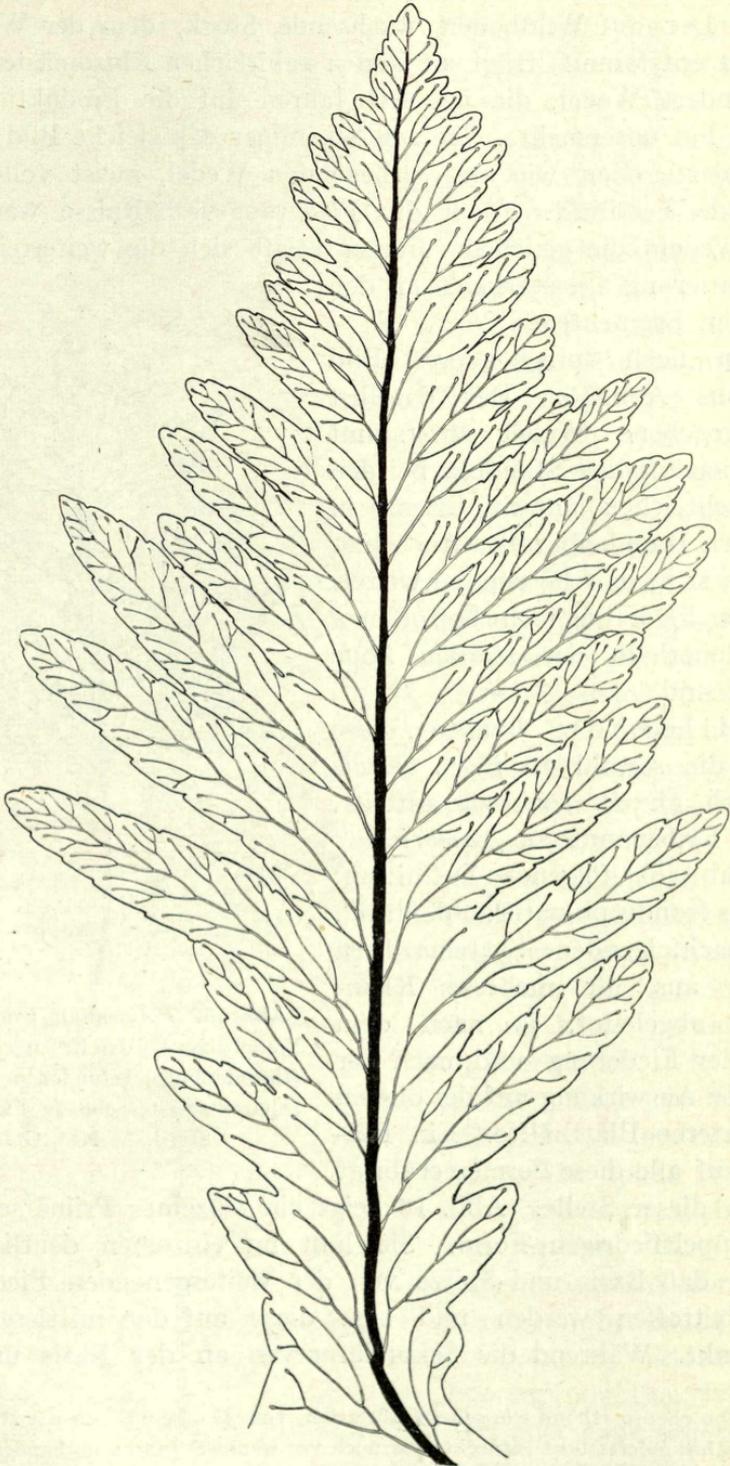


Abb. 16. *Polypodium vulgare* L.

Primärsegment. Inhärente Doppelfiederung. Offene Nervatur. Steril. Vergr. 3.

der Spitze von der üblichen Ausbildung nicht abweichen, sind diejenigen des mittleren Teiles verlängert und erstarkt, also zu Achsen zweiten Grades geworden. Das Schlußglied in der zur Ausbildung eines reichgefiederten Sterilwedels führenden Entwicklungsreihe stellt var. *trichomanoides* dar, das in Gardeners Chronicle Vol. XXII, n. s. S. 433 abgebildet ist. Als gut ausgeprägte Mutation (nicht „Mißbildung“) ist es von hohem phylogenetischen Interesse. Bei seinem Anblick glaubt man eher ein Blatt Petersilie vor sich zu haben als einen *Polypodium*-Wedel. Jede Fieder ist vielfach geteilt. Das Blatt gleicht einer federartigen Masse (Abb. 17).

Bemerkenswert ist, daß an solchen sterilen Wedeln vereinzelt auch ganzrandige fertile Segmente auftreten können, wie dies Abb. 17 zeigt. Es dürfte berechtigt sein, diese als Rückschlagsbildung aufzufassen. Will man sie jedoch nicht als solche ansehen, so muß man einen ähnlichen Dimorphismus annehmen, wie ihn z. B. *Asplenium multilineatum* Hook. zeigt. Diese Art besitzt sterile Jugendblätter, die doppelte Fiederung aufweisen, und fertile Folgeblätter von einfacher Zungenform.

III. Nervatur des Sporophylls.

Die Bedeutung der Verzweigung der Nerven für diejenige des Blattes ist bekannt. Insbesondere kommen hierfür die Sekundärnerven und deren Äste in Frage. Wir können am Sekundärnerv einen Steril- und einen Fertiltteil unterscheiden, und zwar ist der letztere auf den unteren Vorderast (*ramus anticus infimus*) beschränkt, während die übrigen Äste, von seltenen Ausnahmen abgesehen, keine Sori tragen (betreffend den Fertiltteil siehe die Ausführungen über Gestalt und Lage des Sorus auf S. 37 u. f.).

Hedwigia Band 79.



Abb. 17. *Polypodium vulgare* L.
var. *trichomanoides*.

Ausschnitt aus einem Primärsegment mit Rückschlagsfiedern.
(Aus Gardeners Chronicle, 1884,
S. 433.)

a) Offene Nervatur.

Über die Verzweigung der Nerven habe ich an anderer Stelle eine ausführliche Darstellung gegeben, auf welche ich hinweise. Soweit die offene Nervatur in Frage kommt, habe ich folgende Zusammenfassung getroffen: 1. Der erste Sekundärnerv fällt in die akroskope Segmenthälfte; die folgenden Sekundärnerven werden abwechselnd in die basiskepe und akroskope Segmenthälfte entsandt. — 2. Entweder sind die Sekundärnerven nur wenige Male mehr oder weniger deutlich gabelig verzweigt und sind dann Antiklinalnerven ersten Grades, oder sie sind mehrmals mehr oder weniger deutlich fiederig verzweigt und sind dann Periklinalnerven zweiten Grades. Die Grenzen zwischen diesen beiden Möglichkeiten sind flüchtig. (Abweichungen von Feststellung 1 kommen bisweilen vor.)

Reiht man die offenen Nerven, wie sie sich an den Wedeln von *P. v. boreale* und *P. serratum* zeigen, unter die von Mettenius aufgestellten Typen ein, so muß man sie bei Nervatio Pecopteridis unterbringen. Mettenius charakterisiert diese mit den Worten, daß bei ihr die Sekundärnerven „in fiederartiger Anordnung tertiären Nerven den Ursprung geben, welche entweder ungeteilt bleiben oder gabeln oder seltener abermals gefiedert sind“ (siehe z. B. Abb. 16). Dabei ist daran festzuhalten, daß die fiederige Anordnung auf der Grundlage dichotom-sympodialer Verzweigung erfolgt, also keine Fiederung vorliegt, wie sie bei Phanerogamen sich vorfindet.

b) Geschlossene Nervatur.

Die obige Feststellung trifft nicht immer zu. In nicht gerade wenigen Fällen beobachtete ich einen anderen Nervenverlauf. Wie seine näheren Verwandten besitzt auch *P. vulgare* L. die Befähigung zur Maschenbildung. Wenn es zu solcher kommen soll, müssen die die Verbindung herstellenden Äste von der für die Sekundärnerven der Nervatio Pecopteridis charakteristischen Antiklinalrichtung in die perikline abgelenkt werden. Eine Ablenkung wird dann möglich sein, wenn die Wirkungskdauer des Nerven- und Zwischenmeristems eine Änderung erfährt.

Zur Erzielung der Maschen müssen folgende Wachstumsverhältnisse vorliegen: 1. Frühzeitige Hemmung des zwischen den beiden benachbarten Sekundärnerven wirkenden Meristems. — 2. Verlängerung der Wirksamkeit des Verbindungsnervmeristems. — 3. Entfaltung erhöhter Tätigkeit desjenigen intrakostalen Teilungsgewebes, das sich zwischen dem Verbindungsnerv und dem diesem gegenüberliegenden Aste des gleichen Sekundärnervs befindet. —

Es müssen demnach die sonst periodisch auftretenden Hemmungen in den Meristemen überwunden werden (bezüglich weiterer Einzelheiten verweise ich auf meine frühere betreffende Veröffentlichung).

. Das Anfangsstadium der Maschenbildung ist an Wedeln der verschiedensten Standorte verhältnismäßig oft zu beobachten. Die Verbindung wird fast immer durch den zweiten Vorderast des einen und den unteren Hinterast des benachbarten Sekundärnervs her-

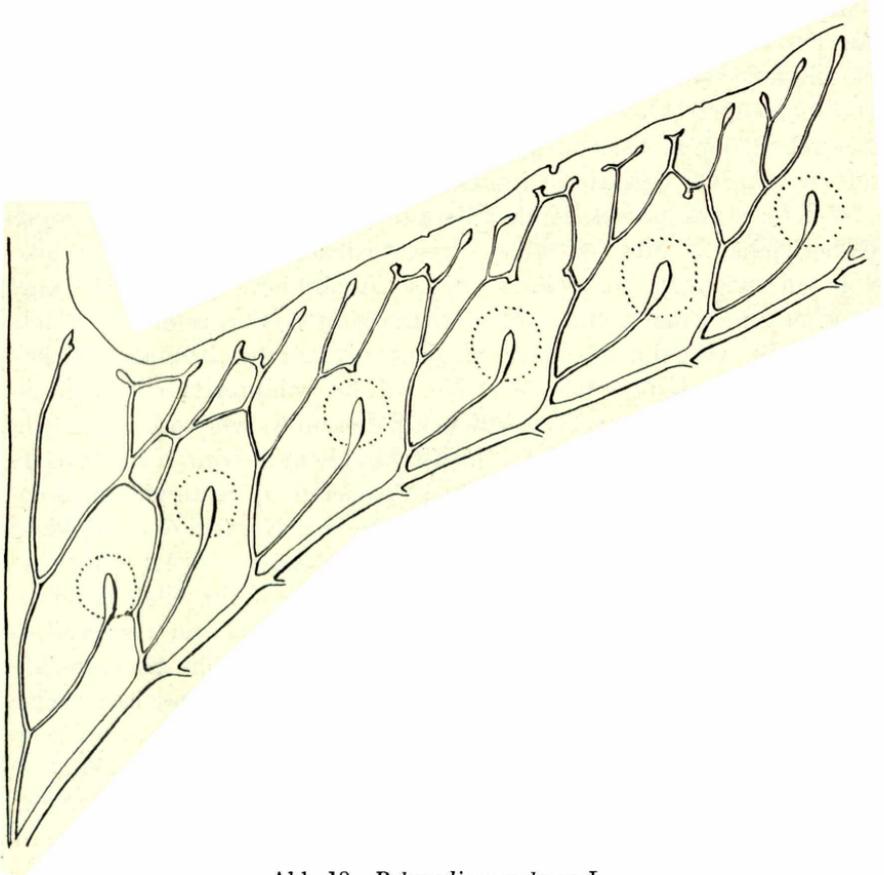


Abb. 18. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitt aus der oberen Hälfte eines Primärsegmentes. Maschenbildung.
(Neckargemünd. 5. I. 35. leg. H. Wolf.) — Vergr. $7\frac{1}{2}$.

gestellt. Der dadurch erzielte Nervenverlauf entspricht der Nervatio Goniophlebii. Diese ist nach Mettenius charakterisiert „durch den ramus anticus infimus, welcher frei innerhalb der Rippenmaschen endet, sowie durch den Abschluß der letzteren durch den ramus anticus secundus mit dem ramus posticus infimus des nächsten Sekundärnerven usw.“

Eine Darstellung solcher Anastomosen gibt Abb. 18. Sie zeigt uns 6 benachbarte Sekundärnerven, die durch ihre sterilen Äste miteinander verbunden sind. Gut erkennbar ist, daß der ramus anticus secundus in der Herstellung der Verbindung die wichtigste Rolle hat. Zwischen dem der Rhachis zunächst gelegenen und dem folgenden Sekundärnerv führt die Verbindung zur Ausbildung mehrerer Maschen, so daß ein Nervenverlauf entsteht, der an denjenigen des asiatischen *Polypodium pseudoconnatum* Cop. erinnert. An den folgenden Sekundärnerven sind zwar nur noch einfache Maschen zu sehen, doch zeigen die dem Rande nahegelegenen Nervenendigungen, deutlich erkennbar, perikline Ausrichtung, was auf das Bestreben der Anastomose hindeutet. Ähnliche Maschenbildung ist auf den Abb. 4 und 20 zu finden.

Sehr stark abweichenden Verlauf zeigen die Nerven mancher Gabelflächen. Abb. 8 gibt diese Abweichung am eindrucksvollsten wieder; in relativ guter Ausbildung bringt sie auch Abb. 9 zum Ausdruck. Auf der in Abb. 8 dargestellten Fläche laufen die Gabeläste derart hart nebeneinander her, daß fächerartige Auszweigung wie bei *Nervatio Cyclopteritis* vorzuliegen scheint. Was aber das Wesentliche an diesem Nervenverlauf ist, sind die zwischen den Ästen ausgebildeten Maschen, die durch Verbindung sämtlicher Äste, also einschließlich des fertilen, zustande kommen. Infolgedessen fehlen diesen Maschen die bei *Nervatio Goniophlebii* vorhandenen, eingeschlossenen, freien Nervenäste. Solche Maschen sind der *Nervatio Sageniae* eigen. Über diese schreibt *Metténius*: „Anastomosieren dagegen bei einem geringeren Grad der Teilung des Blattes oder bei ganzrandigen Blättern sämtliche Strahlen der *Pleocnemia*-Rippenmaschen und werden von ihnen und gleichzeitig von den Verzweigungen der oberen Tertiärnerven 2 oder mehrere Reihen von *Doodya*-Maschen längs der Sekundärnerven gebildet, so nenne ich die Aderung: *N. Sageniae*.“ (Über die Anordnung des Sorus siehe S. 48.) An manchen Stellen ist die Anastomose nicht ganz durchgeführt, doch ist das Bestreben hierzu deutlich erkennbar.

Wie diese Ausführungen zeigen dürften, weist auch der Nervenverlauf unserer Farnspezies große Mannigfaltigkeit auf. Wie schon angedeutet, liegen bei den zur *vulgaria*-Gruppe gehörenden übrigen Arten ganz ähnliche Verhältnisse vor. *P. californicum* Kaulf., *P. falcatum* Kell., *P. Faurieri* Christ und *P. hesperium* Maxon weisen etwa den gleichen Grad in der Befähigung zur Maschenbildung auf. Nur bei *P. Scouleri* Hook. und Grev. ist diese stärker. Es ist meines Erachtens daher nicht angängig, die genannten Arten auf Grund ihres Nervenverlaufes zu trennen.

IV. Lage und Gestalt des Sorus.

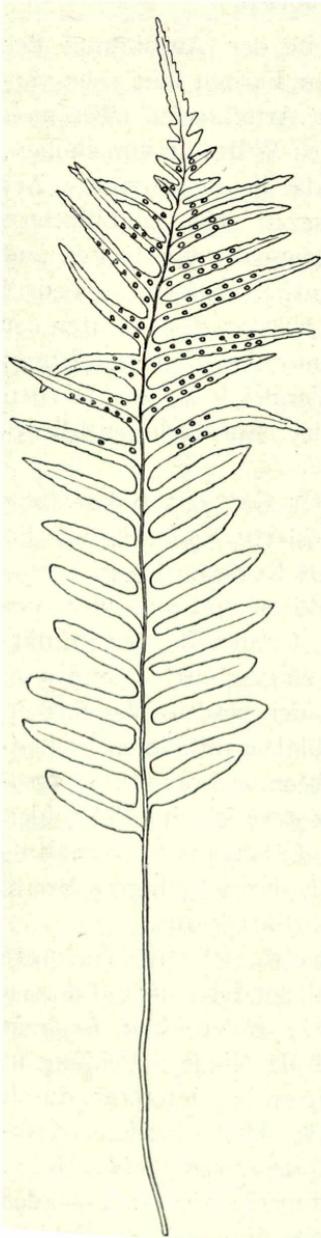
a) Der flächenständige Sorus.

Heterophyllie, d. h. Verschiedenheit in der Ausbildung der Sporophylle und Laubblätter, ist unter den Farnen eine sehr verbreitete Erscheinung. Von einheimischen Arten seien *Blechnum spicant* (L.) Sm. und *Struthiopteris germanica* Willd. hervorgehoben, die insofern zweierlei Typen darstellen, als die erstgenannte Art Sporophylle aufweist, die im Fiederungsgrad den Laubblättern gleichen, an Größe diese um ungefähr das Doppelte übertreffen und die Sporophylle des letzteren dagegen wesentlich einfacher gefiedert und von geringerer Größe als die sterilen Blätter sind. Unter der heimischen Farnflora zeigen außerdem dimorphe Blattgestaltung: *Cryptogramme crista* (L.) R. Br. mit im Vergleich zu den sterilen schwächerer, *Nephrodium cristatum* (L.) Mchx. mit stärkerer Gliederung der fertilen Wedel.

Unter den außereuropäischen Arten der Gattung *Polypodium* zeigen mehrere sehr auffällig metamorphosierte Sporophylle. So *P. rigidulum* Sw., eine Art der malaiischen Region, dessen sterile Blätter nur geringgradige Einschnitte aufweisen und außerdem ungestielt sind, wohingegen die langgestielten, fertilen Blätter Primärsegmente besitzen, die bis zum Grunde eingeschnitten und von geringerer Breite sind. Die „Ähnlichkeit“ der beiden Blattformen ist nicht „größer“ wie diejenige eines Eichenblattes mit einem Eschenblatt! Bei dem in den Tropen beider Erdhälften verbreiteten *P. lycopodioides* L. und bei dem malaiischen *P. accedens* Bl. sind die beiden Blätter nicht in der Gliederung, dafür aber im Längenbreitenverhältnis sehr verschieden. Beide Arten zeichnen sich durch geringere Breite und bedeutendere Länge ihrer fruchtbaren Blätter aus.

Bei zahlreichen anderen Arten erstreckt sich die genannte Arbeitsteilung nicht auf den gesamten Wedel, sondern nur auf dessen Abschnitte. So zeigen *Osmunda regalis* L., *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. und *Ophioglossum vulgatum* L. eine deutliche Scheidung in einen sterilen und einen fertilen Blatteil, wobei letzterer durch weitergehende Fiederung ausgezeichnet ist. Das ebenfalls halb-dimorphe Blatt des amerikanischen *Polystichum acrostichoides* Mchx. weist in seinem fertilen Teil dagegen Reduzierung des Fiederungsgrades auf. Gemeinsam ist den genannten vier Arten aber, daß die Fruktifikation auf die oberen Teile des Wedels beschränkt ist. Andere Arten, z. B. *Aneimia trichorhiza* Gardn. und *Aneimia elegans* Sturm aus dem trockenen Teile Brasiliens besitzen basitone, wenige Arten, so die amerikanisch-asiatische *Osmunda Claytoniana* L., mesotone Sporophylle.

Ein ähnlicher Halbdimorphismus findet sich auch unter den Arten der Gattung *Polypodium*, wobei der obere Blatteil fertil ist.



An dem Blatt des *P. Meyenianum* Schott. findet sich ein eichenblattähnlicher steriler unterer Teil und ein fertiles Endstück mit verlängert-ausgezogenen, schmal-linealen Segmenten. Der Übergang der beiden Formen geschieht ganz unvermittelt. Umgekehrt verhält sich *P. serrulatum* Mett.; sein fertiler Wedelteil ist weniger eingeschnitten als sein steriler.

Und nun zu *P. vulgare* L. selbst! Es wird zu den nicht in Sporophylle und Laubblätter geschiedenen Arten gezählt, was, oberflächlich betrachtet, auch seine Richtigkeit hat. In Andeutungen, seltener in stärkerer Ausprägung kommt eine äußerlich erkennbare Trennung der Vegetations- von den Fortpflanzungsorganen aber dennoch vor. So ist die durch reichste Fiederung ausgezeichnete var. *trichomanoides* fast immer steril, was auf eine Heterophyllie in der Form schließen läßt, daß die am stärksten zerteilten Formen die sterilen, die einfach-gefiederten die fertilen Wedel erzeugen würden. Tatsächlich kommen gemeinsam mit sterilen *trichomanoides*-Wedeln auch normal-gefiederte fertile Wedel auf dem gleichen Rhizom vor. Auch zeigen die reichverzweigten Laubblätter nicht selten sektorale Fruktifikation, indem einzelne Segmente „zurückschlagen“ und Sori tragen.

Halbdimorphismus kommt bei *P. vulgare* L. auch vor, wie Abb. 19 zeigt. Die in der oberen Hälfte des Wedels befindlichen fertilen Segmente sind von den basalwärts gelegenen unfruchtbaren Segmenten durch geringere Breite und bedeutendere Länge gekennzeichnet. Der Wedel zeigt damit schwache Anklänge

Abb. 19. *Polypodium vulgare* L. Der obere Teil des Wedels trägt fertile, der untere sterile Fiedern. (Jugenheim i. Ow. Aug. 33. leg. H. Wolf.) — $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

an die Blattgestaltung von *P. Meyenianum* Mett. Während aber bei jener Art die Scheidung in einen fertilen und einen sterilen Blatteil die Regel ist, kommt sie bei *vulgare* nur in Ausnahmefällen vor, wenigstens in einer äußerlich erkennbaren Form.

Wie ich schon früher ausgeführt habe, kann bei *P. vulgare* L. das Sporophyll auf seiner ganzen Fläche Sori tragen. Bei Durchsicht eines umfangreichen Untersuchungsmateriales läßt sich jedoch leicht feststellen, daß gewisse Teile eine intensivere Fertilität aufweisen als andere. Das geringste Maß an Fruchtbarkeit ist den apikalen Partien der Primärsegmente und des Terminalsegmentes eigen. Die basalen Teile der Primärsegmente bleiben ebenfalls meist steril. Die Sterilität nimmt gegen den Grund der Spreite zu. Es ergibt sich somit eine Fruktifikationszone, die beiderseits der Rhachis je eine Fläche von der ungefähren Form eines Rhomboids einnimmt.

Die Regel ist demnach, daß das Terminalsegment und die diesem zunächst liegenden Primärsegmente die stärkste Fruktifikation aufweisen. Hier pflegen auch die ersten bzw. einzigen Sori aufzutreten. Ausnahmefälle sind jedoch zahlreich. Man kann Wedel mit geringer Fruktifikation finden, deren wenige Sori ausschließlich auf den basalen Primärfiedern gelegen sind. Irgendeine beweiskräftige Begründung sowohl für die „Regel“ als auch für die „Ausnahmen“ vermochte ich nicht zu finden. Experimentelle Untersuchungen dürften hierin einiges Licht bringen und wären daher sehr zu begrüßen. Ich nehme aber an, daß für die Anlage der Sori Belichtungs- und vor allem Ernährungseinflüsse verantwortlich zu machen sind. Diese Annahme würde besagen, daß das für die Sori bestimmte Material zunächst dem Terminalsegment zugestellt wird, und daß dann, wenn dortselbst der Bedarf gedeckt ist, die gegen die Spreitenbasis gelegenen Blatteile mit Aufbaumaterial versehen werden. Für die einzelnen Segmente würde sinngemäß das Gleiche gelten wie für die gesamte Blattspreite.

Daß auch die Belichtungsverhältnisse hierbei eine Rolle spielen, wird durch die vielfach beobachtete Tatsache erhärtet, daß Stöcke an von der Sonne stärker getroffenen Standorten erhöhte Fertilität aufweisen, auch dann, wenn ihre Wedel von nur geringer Größe sind. Bei zunehmender Belichtung verschiebt sich das Verhältnis der Vegetations- zu den Fortpflanzungsorganen zugunsten der letzteren.

Abgesehen von wenigen Ausnahmefällen stehen bei *P. vulgare* L. die Sori auf der Unterseite des Wedels. Sie sitzen jeweils dem verdickten Ende der fruktifizierenden Nerven, das sind fast ausschließlich die untersten Vorderäste der Sekundärnerven, auf. Der Sorus scheint rücken- oder seitenständig zu sein, wenn bei Gabelung eines

solchen Nervs in einen sterilen und einen fertilen Ast letzterer sehr kurz bleibt. Mit dessen Streckung wird die Terminallage des Sorus wieder gut erkennbar. Fast immer liegt der Sorus etwas vertieft, was durch die mehr oder weniger stark entwickelten Ausstülpungen der Wedeloberseite gezeigt wird.

An dem Verhältnis der Sori zu den sie tragenden Nerven ändert sich auch dann nichts, wenn an die Stelle der offenen die geschlossene Nervatur tritt. Die Fruchtbarkeit des unteren Vorderastes bleibt bestehen. Der Sorus liegt, wie an Abb. 18 ersichtlich, dann jeweils in einer Nervenmasche. Er nimmt damit eine Lage ein, wie sie

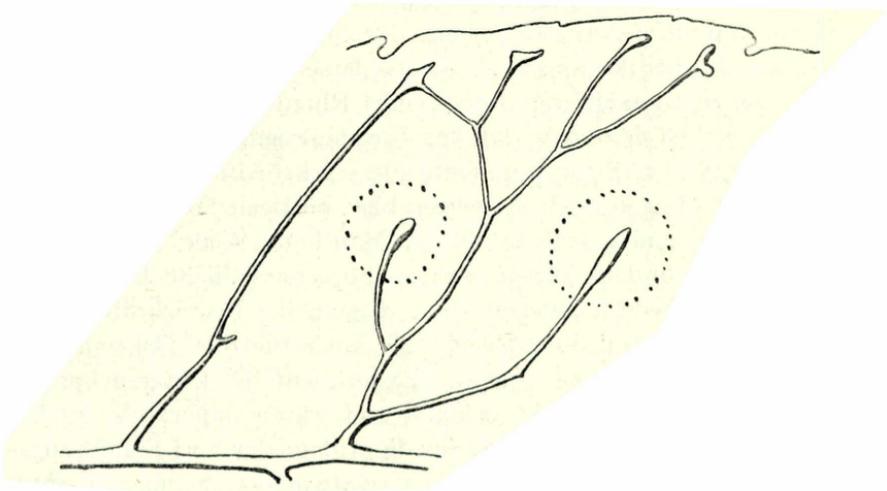


Abb. 20. *Polypodium vulgare* L.

Zwei benachbarte Sekundärnerven. Der Sorus nimmt seinen gewohnten Platz ein, liegt aber nicht auf dem Fertilnerv des linken Sekundärnervs, sondern auf dem unteren Hinterast des rechten Sekundärnervs. (Neckargemünd. 21. I. 35. leg. H. Wolf.) — Vergr. 10.

mehreren anderen *Polypodium*-Arten, so dem nordwestamerikanischen *P. Scouleri* Hook. und dem asiatischen *P. argutum* Wall. eigen ist.

Daß der Sorus nicht unbedingt vom unteren Vorderast abhängig ist, sondern auch ohne Verbindung mit diesem „seinen“ Platz einnehmen kann, beweist die in Abb. 20 wiedergegebene Nervenmasche eines ganz normalen Wedels. Hier nimmt der Sorus seinen gewohnten Platz ein, ist aber nicht mit dem üblichen unteren Vorderast verbunden, sondern mit dem gegenüberliegenden unteren Hinterast des nächsten Sekundärnerven. Der Grund zu diesem gestörten Verhältnis ist darin zu suchen, daß der normalerweise den Sorus ernährende untere Vorderast nicht zur Ausbildung ge-

kommen ist. Angedeutet ist er aber vorhanden. Eine Störung im kostalen Meristem dürfte an seinem frühzeitigen Erlöschen schuld haben.

In vielen, ja den meisten Fällen zeigt der Sorus kreisrunden Umfang an. Nicht gerade selten aber erscheint er länglich, was darauf zurückzuführen ist, daß das Receptaculum nicht nur das Ende des Nervs einnimmt, sondern, dem Nervenverlauf folgend, sich rückwärts etwas verlängert. Besonders stark verlängert sind die Sori üppig gewachsener, großer Formen des südeuropäischen wintergrünen *P. serratum* (Willd.) Christ. Eine von dem länglichen Sorus

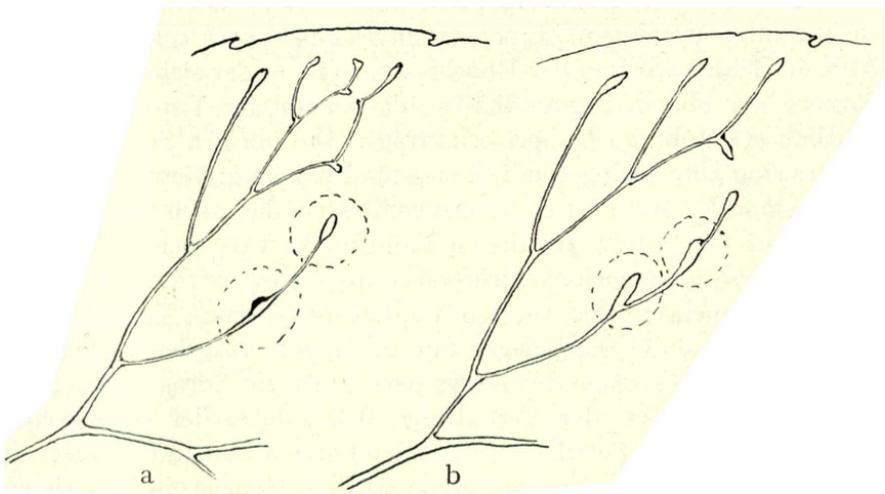


Abb. 21. *Polypodium vulgare* L.

Entwicklung zum antiklin gerichteten Doppelsorus. a) Sekundärnerv, dessen Fertilst sich einmal gegabelt hat. Beide Äste fertil. b) Sekundärnerv, dessen Fertilst sich zweimal verzweigt hat. Zwei Äste fertil. In Abb. b sind die beiden Sori dicht zusammengerückt. (Neckargemünd. 23. I. 39. leg. H. Wolf.) — Vergr. 10.

wesentlich abweichende, wenn ihm auch äußerlich ähnelnde Bildung ist der Doppelsorus, wie ich ihn an zahlreichen Exemplaren entwickelt fand. Der Doppelsorus, der meines Wissens bisher bei *P. vulgare* L. noch nicht beobachtet worden ist, kann auf zweierlei Art entstehen. Die eine wird durch die Abb. 21 a und b dargetan. Der Doppelsorus ist auf einen Sekundärnerv, und zwar auf dessen fertilen unteren Vorderast beschränkt. Dieser Ast gabelt sich nahe der Ansatzstelle des (unteren) Sorus. Während der normal fertile Ast so kurz bleibt, daß der ihm aufsitzende Sorus lateral erscheint, hat sich der andere Ast weit vorgestreckt. Dies wäre an sich nichts Besonderes. Fälle von Gabelung dieses Astes habe ich schon in großer Zahl beobachtet. Was hier vorliegt, stellt insofern eine Be-

sonderheit dar, als auch der verlängerte Ast einen Sorus trägt. Diese gesteigerte Fertilität dürfte, dem Aussehen des Wedels nach zu schließen, auf günstige Ernährungsverhältnisse zurückgehen. Während in Abb. 21 a die Verzweigung des Tertiärnerven mit der einen Gabelung ihr Ende findet, geht diese in Abb. 21 b noch einen Schritt weiter. Der neu abgegabelte Ast ist nun steril. Beide Fälle stellen nur eine Vorstufe dar in der Entwicklung zum Doppelsorus. Es ist aber nur noch ein kleiner Schritt nötig, um zu ihm zu kommen. Wir brauchen uns nur vorzustellen, daß der verlängerte Ast vorzeitig fertil wird und infolgedessen eine Hemmung in seinem Längenwachstum erfährt. Dann nähern sich die beiden Sori so weit, daß sie vereinigt erscheinen. Einen solchen Doppelsorus finden wir auf Abb. 4. Zählen wir von der Rhachis ab, so ist es der siebente Sekundärnerv der oberen Segmenthälfte, dessen unterer Vorderast einen deutlich erkennbaren Doppelsorus trägt. Die übrigen Sori des Segmentes sind zum geringeren Teil endständig, zum größeren scheinbar rückenständig. Ja, es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die letzteren Doppelsori darstellen. In diesem Falle müßten die beiden Sori als zu einem einzigen Sorus verschmolzen angesehen werden. Die Tatsache, daß mehrere der unteren Vorderäste „fertile“ Verdickungen aufweisen, ohne die zugehörigen Sori zu tragen, läßt den Schluß zu, daß nämlich die Anlage des Nervs derjenigen des Sorus vorausgeht. Sie führt weiter zu der Vermutung, daß infolge der gesteigerten Fertilität nicht alle Fertilnerven mit den nötigen Baustoffen versehen werden konnten, einzelne von ihnen größere Mengen an sich rissen und dadurch andere benachteiligt wurden. Die Frage, ob der Nerv oder der Sorus das primär Gegebene ist, könnte durch das Experiment vielleicht einer Antwort entgegengeführt werden.

Einen wesentlich anderen Entwicklungsgang nimmt der Doppelsorus, wenn an seiner Bildung zwei Sekundärnerven beteiligt sind. Zu seinem Zustandekommen ist die Verbindung der fertilen Äste, also der unteren Vorderäste unumgänglich. Der Verbindung stellt sich der Sterilteil des Sekundärs in den Weg. Wie es aber dennoch dazukommt, zeigen die Abb. 22 a bis g, deren Vorlagen sämtlich normalen Wedeln natürlicher Standorte entstammen.

Vorausbemerkt sei, daß sich die hier wiedergegebene Entwicklung von der auf S. 34 u. f. dargestellten Maschenbildung insofern unterscheidet, als hier der fertile Ast Träger der Entwicklung ist, während er bei jener eine nur untergeordnete Rolle hatte. Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den beiden Bildungen besteht nicht, weshalb von einer Hereinnahme der Maschenbildung in den Kreis dieser Betrachtung abgesehen werden kann, auch da, wo wie

in Abb. 22 a diese mit der Entwicklung des Doppelsorus kombiniert auftritt.

In Abb. 22 a zeigt der den Sorus tragende Ast des linken Sekundärnervs den Beginn einer Verzweigung, die deutlich erkennen läßt, daß sie auf Verbindung mit dem benachbarten rechten Sekundärnerv

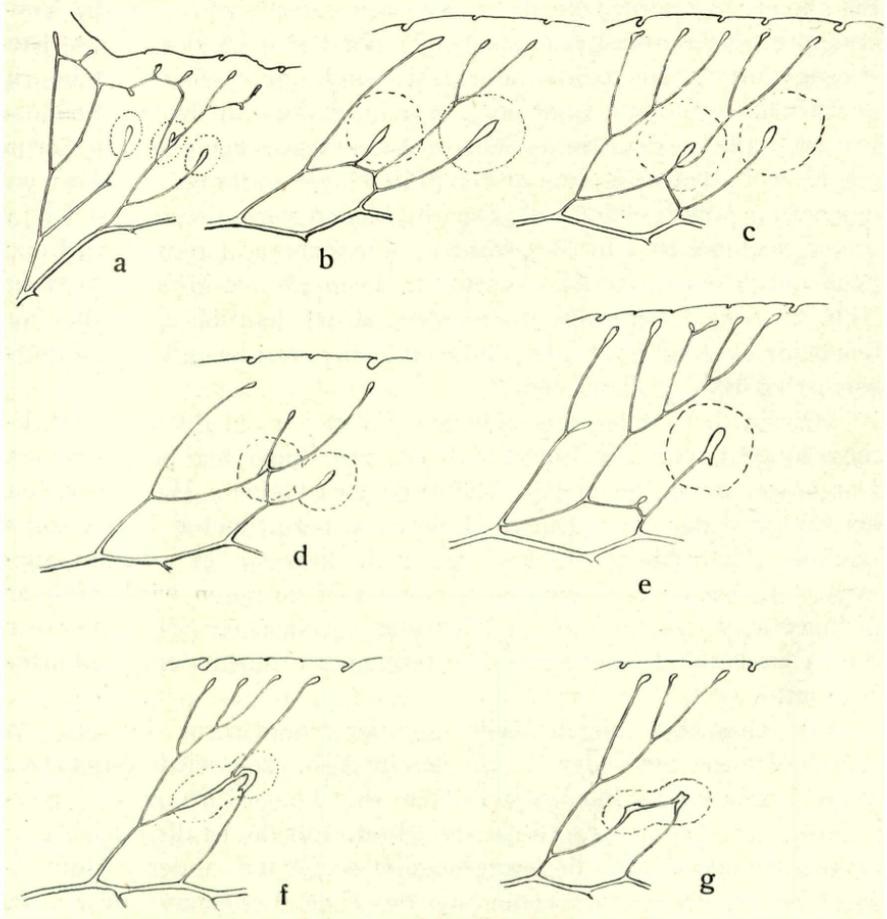


Abb. 22. *Polypodium vulgare* L.

Entwicklung zum periklin gerichteten Doppelsorus. Näheres im Text S. 42 u. f. — (a und f: Neckargemünd. 23. 1. 39. b: Heidelberg-Rohrbach. 26. 1. 39. c und g: Seeheim. 25. 9. 33. d: Heidelberg-Rohrbach. 20. 1. 36. leg. H. Wolf.) — Vergr. 5.

hinzielt. Dessen zwei Sori tragende Äste sind aber noch „weit“ von ihm entfernt. In Abb. 22 b ist die Verbindung vom einen zum andern Sekundär erfolgt. Doch zwischen den Fertilsten stehen die Sterilsten des rechten Sekundär! In Abb. 22 c ist die Annäherung der beiden Sori schon etwas inniger. Das war dadurch möglich, daß

der Sterilast des rechten Sekundärs mit dem Fertilast seines linken Nachbarn ein Stück Wegs gemeinsam ging. Abb. 22 d führt die benachbarten Sorusträger noch näher zusammen; die „Hindernisse“, die der sterile Teil der Vereinigung in den Weg stellt, sind nur noch unbedeutend. In Abb. 22 e erscheint der Sterilteil des rechten Sekundärs zu demjenigen des linken hin verschoben. Das die Vereinigung bisher unmöglich machende Hindernis ist damit aus dem Weg geräumt. Die beiden Fertiläste sind unmittelbare Nachbarn geworden. Es kommt aber noch zu keiner Verschmelzung. Sonderbar ist, daß das dem linken Fertilast gehörende Ende keinen Sorus trägt. Abb. 22 f zeigt zum ersten Male eine geradlinige Brücke vom einen zum andern Fertilast. Der die beiden verbindende Ast ist in seiner ganzen Länge fertil geworden. Die frühere „Grenze“ wird nur noch durch einen Sterilast markiert. Dieses letzte Hindernis ist in Abb. 22 g auch beseitigt. Der Doppelsorus, deutlich erkennbar an den beiden verdickten Enden und dem fertil gewordenen Verbindungsast, ist zustande gekommen.

Die in den beiden angegebenen Fällen verschiedenen Entwicklungsgänge haben zur Folge, daß die aus ihnen hervorgegangenen Doppelsori nicht die gleiche Richtung einschlagen. Wenn wir den als Endglied der einen Entwicklungsreihe bezeichneten Doppelsorus in Abb. 4 betrachten, so finden wir ihn ausgeprägt antiklin ausgerichtet. Da er von nur einem Nervenast getragen wird, muß er zwingenderweise auch dessen Richtung mitmachen. Seine quer zur Kosta verlaufende antikline Einstellung ist mithin entwicklungsbedingt.

Im Gegensatz hierzu stellt sich der Doppelsorus des anderen Entwicklungsganges, der durch den in Abb. 22 g wiedergegebenen Doppelsorus abgeschlossen wird, in die Längsrichtung des Segmentes. Er ist somit periklin ausgerichtet. Für ihn ist diese Richtung ebenso zwingend, wie die entgegengesetzte für den anderen Doppelsorus es ist. Denn die Verbindung des einen Fertilnervs zu seinem Nachbar kann naturgemäß nur durch den in der Periklinen liegenden Kommissuralnerven besorgt werden. Da nun dieser Kommissuralnerv ebenfalls fertil geworden ist, was seine deutliche Anschwellung erklärt, muß der Sorus ihm gemäß ausgerichtet sein.

Der durch eine Anastomose entstandene perikline Doppelsorus ist von der Norm viel weiter entfernt als der antikline, der nur die Form, nicht aber auch die Richtung geändert hat. Ich möchte das Auftreten des nur gering abweichenden antiklinen Doppelsorus mit einer durch günstige Ernährungs- und wahrscheinlich auch Belichtungsverhältnisse hervorgerufenen vermehrten Fertilität in Ver-

bindung bringen. Bei der Deutung des periklinen Doppelsorus scheint mir die Annahme begründet, daß dieser die „Ausgangsstellung“ zu einer auf eine andere Gestalt und Insertion des Sorus hinführende Entwicklung darstelle.

Insbesondere hat mich eine über einen mäßig langen Zeitraum fortgesetzte Beobachtung, die ich an mehreren, an Mauern bei Heidelberg wachsenden Stöcken machen konnte, zu dieser Vermutung geführt. Die Wedel dieser Stöcke zeigten durchgehends kräftigen Wuchs, gewöhnliche Fiederung und verhältnismäßig lange und breite Primärsegmente; also keinerlei Anzeichen einer irgendwie gearteten monströsen Ausbildung. Beim Absuchen der Wedel mit Hilfe der Lupe fand ich neben den in der Überzahl vorhandenen, normal ausgebildeten Einzelsori mehrere auffallend lange Sporangienhaufen, in denen ich Doppelsori erkannte. Die größte Überraschung erlebte ich aber dann, als ich die Feststellung machte, daß an all den Stellen, an denen perikline Doppelsori saßen, der Blattrand nach unten umgeschlagen war und dadurch die betreffenden Sori zum großen Teil bedeckte. Die Abb. 23 a und d lassen dies gut erkennen. Der nach unten umgebogene Blattrand stellt ein Indusium im funktionellen Sinne dar. Eine Abweichung von der Norm, wie ich sie bei *P. vulgare* L. für unmöglich gehalten hätte! Unechte Indusien treten in verschiedenen Farngattungen auf. Die vorliegende Ausbildung zeigt Anklänge an solche Indusien, wie sie einigen Arten der Gattungen *Cryptogramme* und *Cheilanthes* eigen sind. Ein schleierartig verdünntes Auslaufen des Blattrandes, wie es sich bei den genannten Gattungen bisweilen vorfindet, konnte ich hier allerdings nicht feststellen. Der Parallelismus mit *Cryptogramme* und *Cheilanthes* bezieht sich natürlich nur auf die Ausbildung des Indusiums. Von *Cryptogramme* trennen unter anderem die bei *Polypodium* verdickten Nervenenden; von *Cheilanthes* scheidet das Fehlen des Indusiums beim Einzelsorus. Ein ähnliches Indusium begegnet uns in der Gattung *Hypolepis* Bernh. Bei diesem ist aber die das Indusium formende Wucherung des Blattrandes viel weitergehend als hier, auch weitergehend als bei *Cryptogramme* und *Cheilanthes*.

In eine ganz andere Richtung weist der Verlauf der den Doppelsorus tragenden Nerven. Hier liegt eine ähnliche Gestaltung vor, wie sie sich an *Blechnum*-Wedeln findet (z. B. an *Bl. spicant* und *Bl. hastatum* Kaulf.), wenn deren fertile Nervenastomose unterbrochen ist. An Übergangswedeln und an den Enden fertiler Segmente ist das der Fall. Da aber *Blechnum* durch den Besitz eines echten Indusiums ausgezeichnet ist, erscheint eine nähere Verwandtschaft mit unserer Art ausgeschlossen. Am ehesten scheint mir die vorliegende Ge-

staltung des Sorus und seines unechten Indusium in den Verwandtschaftskreis der Gattung *Pteris* zu passen. Der dieser Gattung eigene Coenosorus folgt einer die Nervenendigungen verbindenden, in der

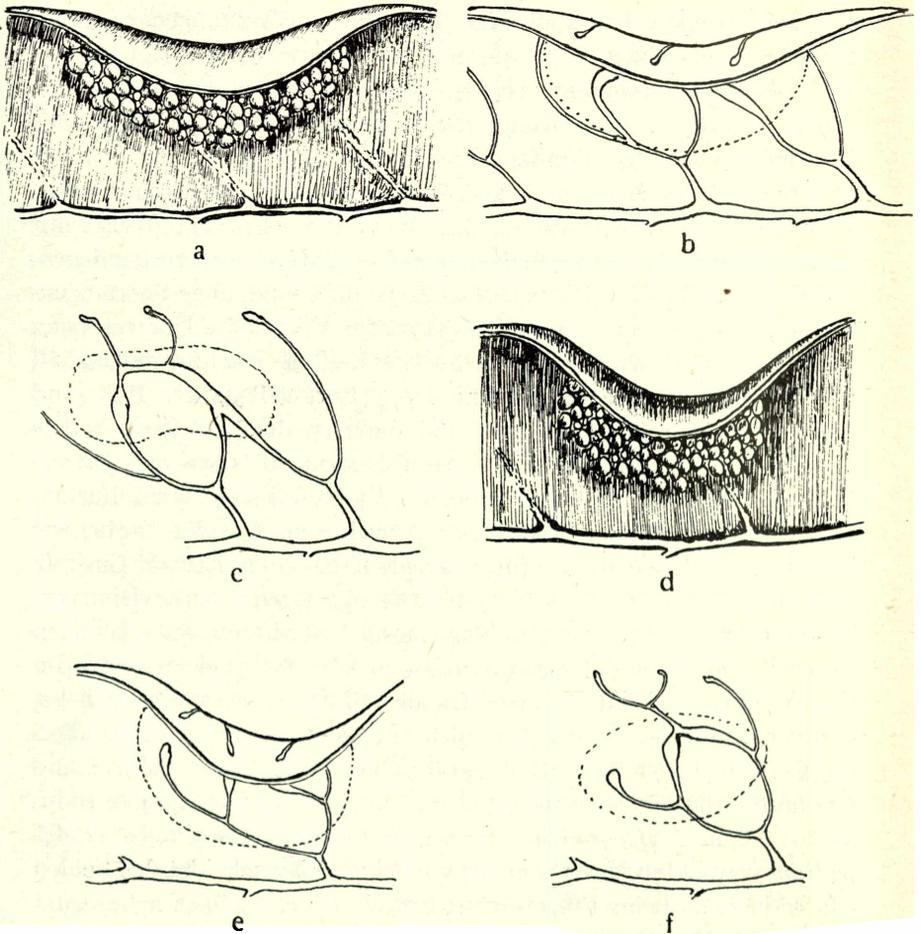


Abb. 23. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitte aus bei Heidelberg gefundenen Wedeln mit Coenosori und unechten Indusien. a bis c zeigt den durch Vereinigung zweier Sekundärnerven, d bis f den durch Verbindung der Äste des gleichen Sekundärnervs entstandenen Coenosorus. a und d Coenosorus mit unechtem Indusium, b und e Sporangien entfernt, c und f Blattrand zurückgeschlagen. — Vergr. 7.

Längsrichtung des Segmentes verlaufenden Anastomose. In schwacher Ausprägung ist diese Anastomose auch an den Heidelberger *Polypodium*-Wedeln ausgebildet. Auf den Abb. 23 c und f ist der dem Blattrand parallel, also periklin verlaufende fertile Kommissuralnerv

gut zu erkennen. Daß er, im Gegensatz zu *Pteris*, noch den einen oder anderen sterilen Nervenast in das Gewebe des unechten Indusiums sendet, darf uns angesichts der in Abb. 22 a bis g dargestellten Entwicklungsreihe nicht beirren.

Nachdem ich an *P. vulgare* L. den Coenosorus (mit *Pteris*-Charakter) für zwei und, wie Abb. 24 zeigt, auch für drei Sekundärnerven nachweisen konnte, würde es mich nicht mehr besonders wundern, wenn gelegentlich ein solcher beobachtet werden würde, der sich über einen noch größeren Abschnitt erstreckt. Daß das in Abb. 24 erkennbare Indusium etwas schmaler ist als in den anderen Fällen, hat seine Ursache wohl darin, daß der Sorus der Kosta verhältnis-

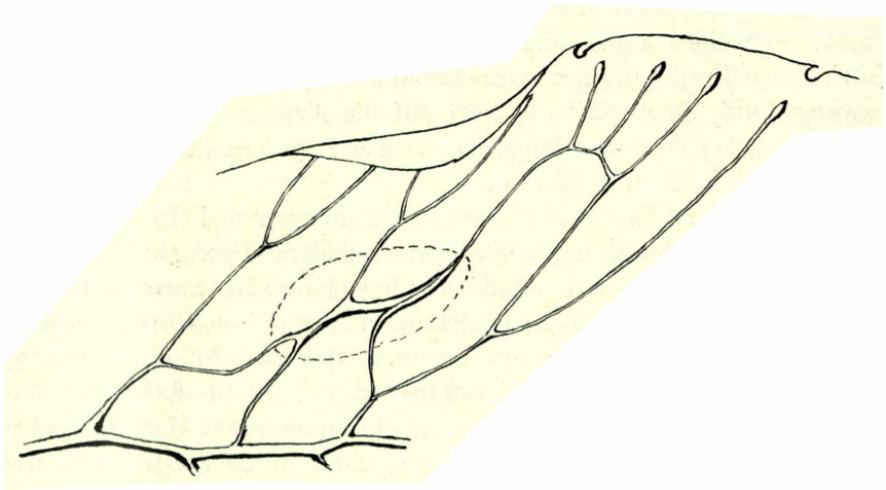


Abb. 24. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitt aus einem Heidelberger Wedel mit Coenosorus und unechtem Indusium. Coenosorus auf dem drei Sekundärnerven verbindenden Kommissuralnerv gelegen. — Vergr. 10.

mäßig nahe und dem Rande ziemlich ferne liegt. Die Entwicklung des Indusiums scheint von der Entfernung des Sorus zum Blattrand abhängig zu sein.

An den von mir gefundenen und untersuchten Wedeln waren die Coenosori den Einzelsori gegenüber stets in der Minderheit. Sie stellen die Ausnahme, die Einzelsori die Regel dar. Das zwischen ihnen bestehende Zahlenverhältnis ist für *P. vulgare* L. umgekehrt demjenigen einiger anderer Spezies, z. B. *Blechnum spicant* und *Pteris serrulata*, bei denen der Coenosorus vorherrscht und Einzelsori sich nur ausnahmsweise an den Enden der fertilen Segmente und auf Übergangsblättern vorfinden. Auf dieser Tatsache fußend, wird man den Coenosorus als die vollkommene Bildung zu betrachten

haben. Die von mir beobachtete Abweichung, der ich den Charakter einer Mutation zuerkennen muß, dürfte daher eine progressive Varietät sein.

Eine weitere, ebenfalls sehr abweichende Sorusform beobachtete ich an von einem natürlichen Standort stammenden Wedeln, deren Segmente gegen das Ende inhärent gabelige Verzweigung aufwiesen. Diejenigen Sori, die auf dem normal verzweigten Teil der Segmente gelegen waren, wichen in nichts von der Norm ab. Der gegabelte Blatteil konnte solche normale Sori nicht ausbilden, da hierfür die Voraussetzung, die Möglichkeit der terminalen Lage, nicht gegeben war.

Besehen wir die Abb. 8 und 9, die diese abweichende Sorusform bringen! Die zwischen den Gabelästen ausgespannten Nervenmaschen weisen keine oder doch nur eingestreute freie Nervenäste auf, deren Enden die Sori einnehmen könnten. Dieser Mangel führt zwangsläufig dazu, daß die Sori auf die Nervenrücken und in die Nervenwinkel zu liegen kommen. Dieser Lage entsprechend müssen sie auch ihre Gestalt ändern.

Sehen wir uns die Sori der Abb. 8 genauer an! In lückenloser Folge demonstrieren sie, wie aus dem endständigen, kreisförmigen Sorus der rücken- und winkelständige längliche Sorus wird. So zeigt Sorus 1 noch deutliche Endständigkeit und ungestört kreisrunde Form. Es ist aber schon zu erkennen, daß sowohl seine Lage als auch seine Form „in Frage gestellt“ waren. Steht doch über dem Ende des ihn tragenden Nervenastes ein anderer Ast, der „bestrebt“ ist, auf ihn zuzuwachsen. Bei Sorus 2 ist dieses Bestreben schon beinahe in Erfüllung gegangen. Er besitzt aber, seiner Endständigkeit entsprechend, noch die gewöhnliche Form. Bei Sorus 3 sind die beiden Nervenäste aufeinandergetroffen. Ihre Enden und das sie verbindende Nervenstück sind noch gut erkennbar. Der Sorus hat, verglichen mit 1 und 2, eine gestrecktere Gestalt erhalten, da nicht nur die beiden Enden, sondern auch der „Kommissuralnerv“ Fertilität aufweisen. Bei Sorus 4, der einen weiteren Schritt in dem Entwicklungsgang darstellt, sind gleich drei Nerven aufeinander zugewachsen. Auf ihren Enden und auf einem frei in die Masche ragenden Ende haben sie einen schmallänglichen Sorus angelegt. Beim Schlußglied der Entwicklungsreihe, dem Sorus 5, treffen sich vier Nerven. Der auf ihren Enden und dem Rücken der verbindenden Äste befindliche Sorus zeigt längliche, sichelförmig gebogene Gestalt.

In Abb. 9 werden die zwei auf dem Gabelteil liegenden Sori an den Enden zweier Nerven und dem Rücken des diese verbindenden Kommissuralnervs angelegt. Der Sorus paßt sich, wie Abb. 8 und 9 zeigen, in Form und Insertion der jeweils vorliegenden Nervatur an.

Ein an der Vereinigungsstelle zweier oder mehrerer Nerven angelegter Sorus wird, G o e b e l zufolge, als Pleosorus bezeichnet. An *Polypodium aureum* zeigt sich dieser in kreisrunder Gestalt, während er bei *Polypodium involutum* (Don) Mett. die Form einer Linie annimmt. Beide Formen kommen, wenn auch nur in schwacher Ausprägung, auf dem Gabelteil von *P. vulgare* L. vor.

b) Der randständige Sorus.

Schon die Betrachtung des flächenständigen Sorus hat gezeigt, daß *P. vulgare* L. auch in seiner Fruchtbildung eine Mannigfaltigkeit entwickelt, die derjenigen der äußeren Blattform kaum nachsteht. Mit den Formen des flächenständigen Sorus sind aber nicht alle Möglichkeiten der Sorusbildung erschöpft. Eine besonders stark von der Norm abweichende Varietät ist durch die Insertion des Sorus am Blattrand gekennzeichnet. Diese Bildung ist bis jetzt nur verhältnismäßig selten beobachtet worden; womit aber nicht gesagt ist, daß sie auch wirklich nur so selten auftritt. Die vorliegende, nur geringe Zahl an Beobachtungen dürfte ihre Erklärung darin finden, daß meist nur Fälle ausgeprägtester Randständigkeit registriert werden. Wie mir aber meine eigenen Beobachtungen gezeigt haben, sind solche Fälle viel häufiger, die als Übergänge von der Flächen- zur Randständigkeit zu werten sind.

Gerade diese Übergangsformen sind es, die uns die Aufstellung einer Entwicklungsreihe ermöglichen. Ich fand solche Formen an den verschiedensten Standorten, keineswegs, wie man vielleicht vermuten könnte, nur an kleinen, schmalfiederigen Wedeln, sondern auch an außerordentlich üppig gewachsenen Exemplaren. Darunter befanden sich Wedel von über einem halben Meter Länge und bis zwölf Zentimeter Breite. An diesen Übergangsformen kann man nur die Vorstufen in der Entwicklung zum randständigen Sorus kennenlernen. Bisweilen zeigen sie allerdings auch schon den einen oder anderen Sorus, dessen Sporangien über den Blattrand hinausragen und Randständigkeit vortauschen. Fast immer sind aber diese noch deutlich flächenständig. Daß an ihnen irgend etwas nicht ganz in Ordnung ist, zeigt uns das Heller- und Dünnerwerden des zwischen dem Sorus und dem Blattrand gelegenen Assimilationsgewebes. Durch das fragliche Gewebe geführte Querschnitte lassen erkennen, wie das zuerst noch mehrschichtige Gewebe allmählich weniger Schichten aufweist und zuletzt in die Epidermis ausläuft. Der Vorgang ist damit zu erklären, daß in dem normalen Verhältnis, das zwischen der Tätigkeit des kostalen und interkostalen Meristems zu bestehen pflegt, eine Störung eingetreten ist. Die Schwächung

des interkostalen Teilungsgewebes führt zu einer Reduktion des Blattparenchyms. Die über den sterilen Nerven gelegenen Teile werden von dieser Reduktion nicht erfaßt. Das in Abb. 25 wiedergegebene Segment zeigt auf seiner oberen Hälfte diesen über einem Sorus gelegenen Parenchymschwund. Bezeichnenderweise findet sich der diesen Vorgang zeigende Sorus zwischen einem flächen- und einem randständigen Sorus. Sein Übergangscharakter wird durch diese Stellung unterstrichen.

An den meisten der von mir untersuchten Sporophylle bleibt es bei der Erreichung dieser Vorstufe. Bedeutend weniger zeigen

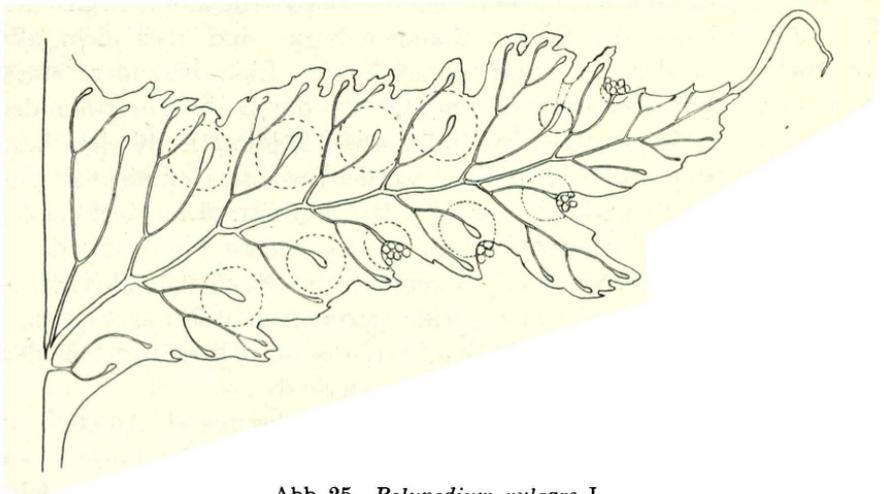


Abb. 25. *Polypodium vulgare* L.

Primärsegment eines bei Pinneberg (Holst.) gefundenen Wedels. Oberseitenansicht. Sori zum größeren Teile unter-, zum kleineren Teile randständig. Das über dem zweitletzten Sorus der oberen Hälfte gelegene Assimilationsgewebe hell durchscheinend. Kosta über die Segmentspitze hinausgewachsen. Unterständige Sori gestrichelt. (Tangstedt bei Pinneberg. Okt. 01. leg. Just. Schmidt) —

Vergr. 5.

auch die weiteren Stufen in dem zum randständigen Sorus führenden Werdegang. In diesem Falle erscheint das zwischen dem Fertilnerv und dem Rande befindliche Gewebe noch weiter reduziert. Es ist mehr oder weniger vollkommen geschwunden. Eine flacher- oder tiefergehende Einbuchtung des Blattrandes ist an seine Stelle getreten.

Der Fertilnerv selbst zeigt dabei keine Veränderung. Er verläuft in gewohnter Weise. Diese Feststellung ist insofern von Wichtigkeit, als aus ihr hervorgeht, daß die Randständigkeit nicht etwa dadurch erreicht wird, daß der Fertilnerv sich zum Rand vorstreckt. Nein, umgekehrt: Der Rand nähert sich dem Sorus. Verlust des Assimilationsgewebes also führt zur Randständigkeit des Sorus.

Eindeutige Randständigkeit wird durch den Gewebeschwund allein noch nicht erreicht. Denn noch immer kann sich das Receptaculum auf der Unterseite des Wedels befinden. Völlig erreicht wird die Stellung erst dann, wenn eine Modifikation des Blattrandes, die nach meinen Beobachtungen dem Gewebeschwund parallel läuft,

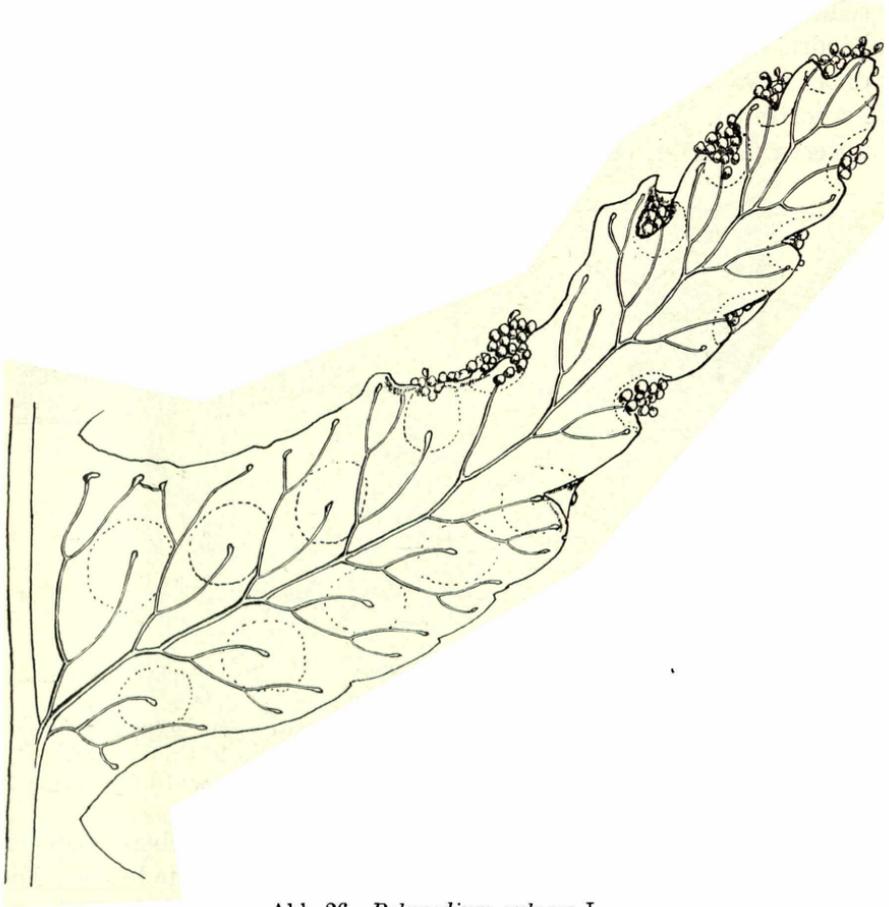


Abb. 26. *Polypodium vulgare* L.

Primärsegment mit unter- und randständigen Sori. Ansicht der Oberseite. Basale Hälfte mit unter-, apikale Hälfte mit randständigen Sori. Infolge Vorspringens des unteren Randes randständige Sori teilweise scheinbar oberständig. Unterständige Sori gestrichelt. (Nordhausen. 20. 10. 05. leg. Osswald.) — Vergr. 6.

dazukommt. Die Modifikation besteht darin, daß sich der Blattrand an den betreffenden Stellen der Länge nach aufspaltet, so daß man an ihm, einer Unter- und einer Oberlippe vergleichbar, einen oberen und einen unteren Rand unterscheiden kann. Durch den infolgedessen entstandenen Spalt tritt der Sorus heraus. Seine Randständigkeit ist nun vollkommen. Das Receptaculum breitet

sich etwas in der Richtung des Randes aus. Ober- und Unterlippe des Randes hüllen den Sorus ein, wenn auch sehr unvollständig. Gewöhnlich ragen die Sporangien noch weit aus der „Hülle“ heraus. Fast immer sind die beiden Teile des Blattrandes ungleich stark ausgebildet. Die durch das ungleiche Wachstum bedingte Verschiedenheit in der Breite der beiden Lippen kann zu dem irrigen Eindruck führen, als sei der Sorus flächenständig angelegt. Er kann dabei sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite des Wedels hervortreten. Ist z. B. der obere Blattrand breiter, so daß er den unteren überragt, erscheint der Sorus auf der Wedelunterseite. Ist

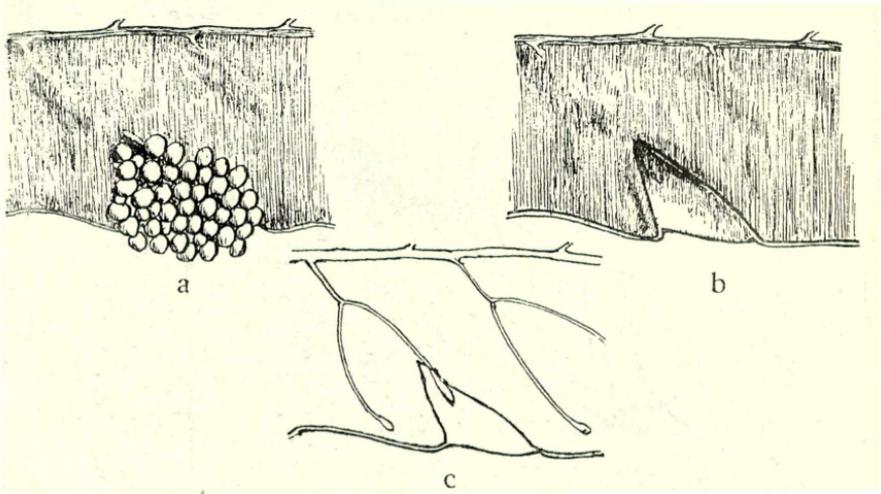


Abb. 27. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitt aus einem Primärsegment mit randständigen Sori. Oberseitenansicht. a) mit den scheinbar oberständigen Sporangien. b) Sporangien entfernt. c) Verlauf der Nerven des Ausschnittes. (Nordhausen. 20. 10. 05. leg. Osswald.) — Vergr. 7.

umgekehrt die untere Lippe weit vorgezogen, die obere dagegen schwächer entwickelt, so tritt der Sorus auf der Oberseite heraus. Die bisweilen für die *f. suprasoriferum* als charakteristisch bezeichnete Oberständigkeit des Sorus entpuppt sich nach meinen Beobachtungen stets als eine scheinbare; in Wirklichkeit ist der Sorus randständig. Tatsächlich oberständige Sori habe ich bei *P. vulgare* L. nicht gesehen.

Die Abbildungen mögen die Ausführungen ergänzen! Abb. 26 zeigt ein Segment, dessen basaler Teil normal unterständige Sori besitzt. Nahe der Mitte beginnen die Sori randständig zu werden. Bei einigen von diesen springt der untere Lippenrand deutlich hervor, so daß der Anschein der Oberständigkeit erweckt wird. Gegen das Ende des Segmentes wird das Breitenverhältnis der beiden Ränder anders; die Sori sind oberseits nur noch wenig sichtbar. Abb. 27

zeigt einen Ausschnitt aus einem Segment, dessen Sorus oberständig zu sein scheint. Nach Entfernung der Sporangien erweist es sich eindeutig, daß er randständig ist. Einen ähnlichen Fall zeigt Abb. 28. Der doppelte Rand, das Vorspringen des durch die Spaltöffnungen gekennzeichneten, unteren Randes und das Zurücktreten des oberen sind gut zu erkennen. Auch hier ist der Sorus randständig, scheint jedoch oberständig zu sein.

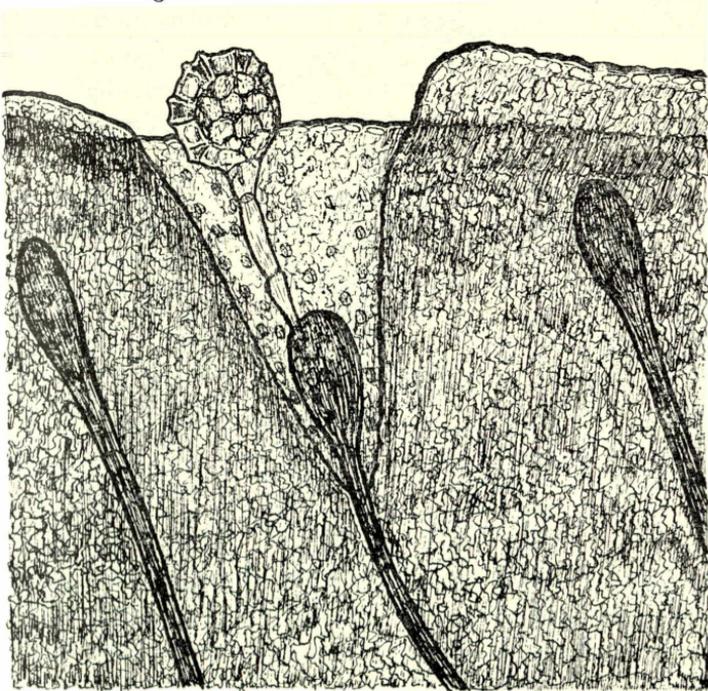


Abb. 28. *Polypodium vulgare* L.

Ausschnitt eines randständige Sori tragenden Primärsegmentes. Ansicht der Oberseite: Blattrand gespalten, unterer Teil vorspringend, oberer zurücktretend. Sporangien bis auf eines entfernt. (Nordhausen.

20. 10. 05. leg. Osswald.) — Vergr. 40.

Abb. 29 bringt das vordere Ende eines Primärsegmentes, und zwar dessen Unterseite. Die Sori stehen alle nahe dem Rande. Besonders bei denjenigen der linken Hälfte wird der Anschein der Unterständigkeit erweckt, woran die stärkere Ausbildung des oberen Randes „schuld“ ist. Die wohl ausgeprägteste Randständigkeit zeigt das Primärsegment der Abb. 30. Es entstammt einem Stocke, den ich nahe dem Hirschsprung im Höllental (Schwarzwald) fand. Die Wedel des Stockes weisen größtenteils normal unterständige Sori auf. Nur ein Teil der Segmente trägt auch randständige. Diese

unterscheiden sich von den anderen durch auffällige Schmalheit. Die Reduktion ihres Assimilationsgewebes erreicht ein Maß, wie ich es nicht wieder beobachtet habe. Die Verzweigung der Nerven verharret auf unterster Stufe, indem fast sämtliche Sekundärnerven unverzweigt bleiben.

Der zum randständigen Sorus führende Vorgang wird in den Abb. 31 und 32 schematisch dargestellt. In Abb. 31 a bzw. 32 a ist der

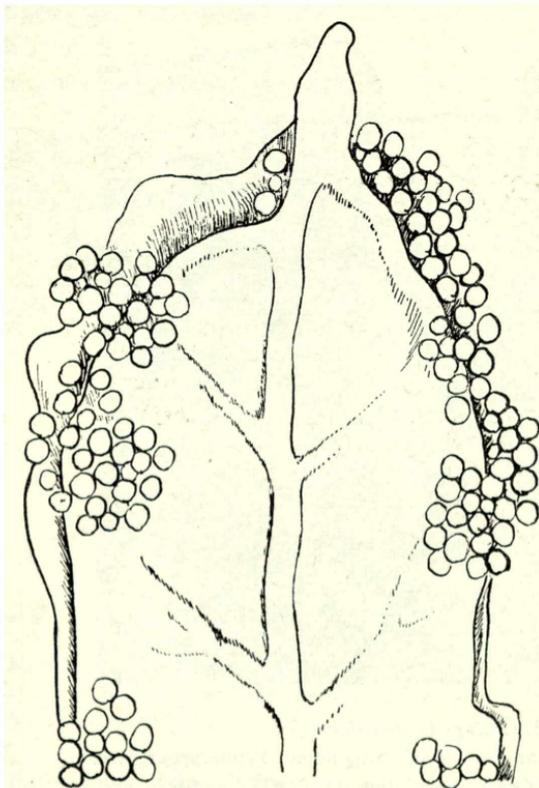


Abb. 29. *Polypodium vulgare* L.

Vorderer Teil eines Primärsegmentes. Ansicht der Unterseite. Sori randständig, infolge Vorspringens des oberen Blattrandes scheinbar unterständig. Kostalnerv weit vorgestreckt. (Nordhausen. 20. 10. 05. leg. O s s w a l d.) — Vergr. 10.

Sorus normal unterständig. Abb. 31 und 32 b deuten das Schwinden des Blattgewebes über dem fertilen Nerv an. Die nächste Stufe, 31 und 32 c, bringt die Einbuchtung des Randes und die durch das Überwiegen des Oberrandes ermöglichte scheinbare Unterständigkeit des Sorus. Die reinste Randstellung zeigen Abb. 31 und 32 d, bei denen die beiden Ränder gleichstark entwickelt sind und infolgedessen den Sorus gleich einem doppelten Indusium einhüllen. Abb. 31 und 32 e und f führen in zunehmendem Maße zur scheinbaren Oberständigkeit, hervorgerufen durch das Zurücktreten des oberen Lippenrandes. Abb. 31 und 32 g zeigen den Sonderfall,

bei welchem gleichzeitig ein unter- und ein scheinbar oberständiger Sorus ausgebildet werden. Das sonderbare Zusammentreffen kann nur mit einer Verzweigung des Fertilnervs erklärt werden.

Wie aus den Abbildungen hervorgeht, erlaubt der randständige Sorus eine weitergehende Reduzierung der Assimilationsfläche als der flächenständige. Darum scheint mir mit seiner Ausbildung eine

zur Heterophyllie hinführende Entwicklung angebahnt zu sein. Die Endglieder dürften zwei Blattformen darstellen, die entsprechend

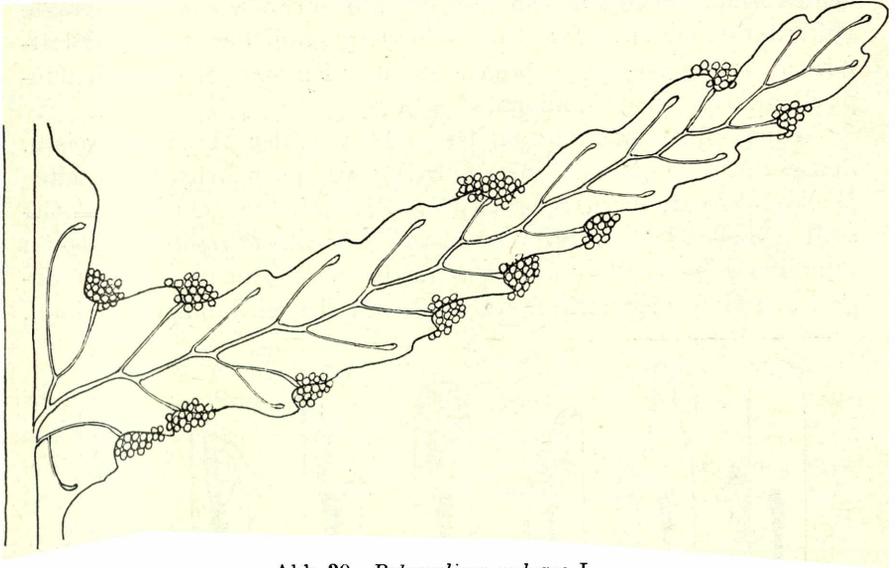


Abb. 30. *Polypodium vulgare* L.

Primärsegment eines beim Hirschsprung (Höllental) gefundenen Wedels. Sori randständig. Assimilationsgewebe stark reduziert. Sekundärnerven fast sämtlich unverzweigt. (Hirschsprung im Höllental, 9. 8. 36. leg. H. Wolf.) — Vergr. 7.

der in ihnen vollzogenen Arbeitsteilung verschieden organisiert sein müßten. Wollte man unter den bereits bestehenden die beiden Formen auswählen, in denen die Trennung der Aufgabengebiete

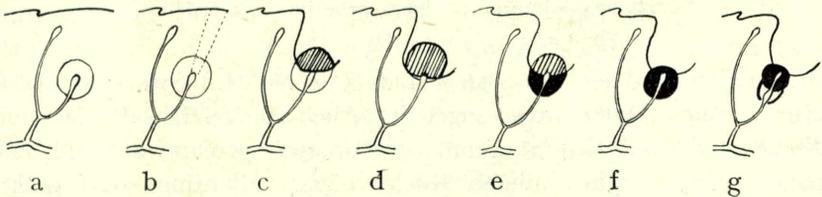


Abb. 31.

Schematische Darstellung der Entwicklung des flächenständigen zum randständigen Sorus. Einmal gegabelter Sekundärnerv mit Blattrand. Unterständige Sorusteile weiß, randständige schraffiert, scheinbar oberständige schwarz. Das in Abb. b über dem Sorus befindliche, unvollständig reduzierte Assimilationsgewebe gestrichelt. (Näheres im Text S. 54.)

schon am weitesten fortgeschritten ist, so müßte man als fertile Form den einfach-gefiederten, ganz auf die Produktion von Sporen ausgerichteten Wedel (mit randständigen Sori) nehmen. Für die sterile

Blattform käme das vielfach zerteilte, nur der Assimilation dienende Blatt der f. *trichomanoides* in Betracht. Mit der Vereinigung dieser beiden Blattformen auf dem gleichen Rhizom wäre eine ausgeprägte Difformität erzielt. Im Unterscheidungsgrad der beiden Blattformen würde sie den übrigen in Mitteleuropa lebenden heterophyllen Arten gleichkommen.

Eine solche Zielrichtung ist nicht von der Hand zu weisen. Zeigen doch die „bereits“ heterophyll gewordenen Arten nicht selten Rückschläge an ihren Sporophyllen, die auf ihre „ehemalige“ Gestalt schließen lassen. So weist bisweilen *Osmunda regalis* L., dessen Sporangien normalerweise an reduzierten Segmenten radiär angeordnet sind, vergrünte Sporophylle mit flächenständigen Sori auf.

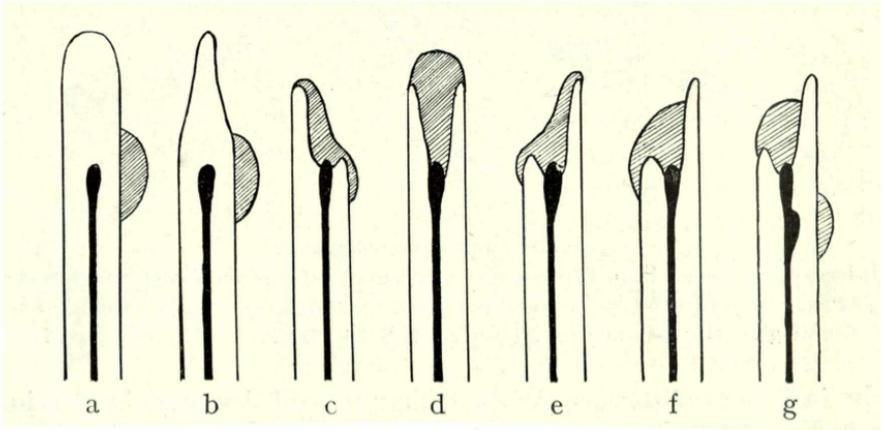


Abb. 32.

Schematische Darstellung des Entwicklungsganges vom unterständigen zum randständigen Sorus. Querschnitt durch das den Sorus tragende Gewebe. Sorus schraffiert, Fertilnerv schwarz. (Näheres siehe im Text S. 54.)

Am fertilen Blatteil von *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. wird nicht selten grünes Blattgewebe angelegt. Auch die fertilen Wedel von *Blechnum spicant* (L.) Sm. und *Struthiopteris germanica* Willd. erzeugen gelegentlich ähnliche Rückschläge. Allerdings darf nicht verschwiegen werden, daß eine Entwicklung in entgegengesetzter Richtung auch denkbar wäre. Für diese Annahme ließe sich anführen, daß z. B. bei *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. der sterile Blatteil ebenso häufig vereinzelte Sori trägt wie der fertile chlorophyllhaltige Gewebe. Die Entwicklung kann also ebensowohl von der Heterophyllie weg- als zu ihr hinführen, was für unsern Fall bedeuten würde, daß der randständige Sorus mit dem gleichen Recht für den primitiveren gehalten werden könnte wie der flächenständige. Da aber im wenig Organisierten die ursprüngliche, im Differenzierten

die abgeleitete Form zu sehen ist, dürfte es berechtigt sein, in der Heterophyllie das Ziel der Entwicklung zu sehen. Für den randständigen Sorus würde dies besagen, daß er zu den progressiven Abweichungen zu zählen wäre.

V. Das Rhizom.

Der dorsiventral gebaute, an seiner Bauchseite mit zahlreichen rot- bis rostbraunen Wurzeln besetzte Stamm trägt auf seinem Rücken die Sporophylle und an seinen Flanken die Seitensprosse. Beide Organe sind deutlich zweizeilig angeordnet. Die Seitensprosse alternieren mit den Sporophyllen, ohne in einem Abhängigkeitsverhältnis zu ihnen zu stehen.

Um die Möglichkeit einer genaueren Beobachtung zu bekommen, ist es nötig, die Spreuschuppen, die in großer Zahl die jüngeren Teile des Rhizoms bedecken, zu entfernen. Hat man dies getan, so wird man die auf Abb. 33 wiedergegebenen Verhältnisse erkennen und feststellen können, daß die Seitensprosse immer vorhanden sind, auch wenn sie, oberflächlich betrachtet, nicht hervortreten. Manche von ihnen entwickeln sich nicht weiter, so daß nur ihre Anlage zu finden ist.

Die Verzweigung des Rhizoms ist sympodial, wodurch sich seine unschwer zu erkennende Pendelsymmetrie erklärt. Sie unterscheidet sich also nicht von derjenigen des Sporophylls.

Den Gefäßbündelverlauf stellte ich mit Hilfe der Mazeration und der Färbung mit schwefelsaurem Anilin fest. An zahlreichen von den verschiedensten Örtlichkeiten stammenden, von mir daraufhin untersuchten Rhizomen zeigten die Gefäßbündel stets die gleiche Anordnung. Auf der Rückenseite des Rhizoms fällt der durch seine Stärke ausgezeichnete zickzackförmig gebogene Oberstrang auf. An dessen Seiten befinden sich, links und rechts abwechselnd, größere Maschen, aus welchen sich die Sporophylle erheben. Vom Hauptstrang empfangen diese mehrere Nervenäste, welche untereinander durch Anastomosen verbunden sind. Die mit den Sporophyllen alternierenden Seitensprosse erhalten von der Außenseite der die Blattlücken einfassenden Stränge mehrere ebenfalls anastomosierende Äste, stehen demnach mit denjenigen Gefäßbündeln, die in die Sporophylle entsendet werden, in keiner unmittelbaren Verbindung. Außerdem empfangen sie noch von einem stärkeren seitlichen Strang, der auf unserer Abbildung links unten sichtbar ist, mehrere Äste. Dieser seitliche Strang steht mit dem weitmaschigen Netz der die Wurzeln empfangenden Leitbündel in Verbindung.

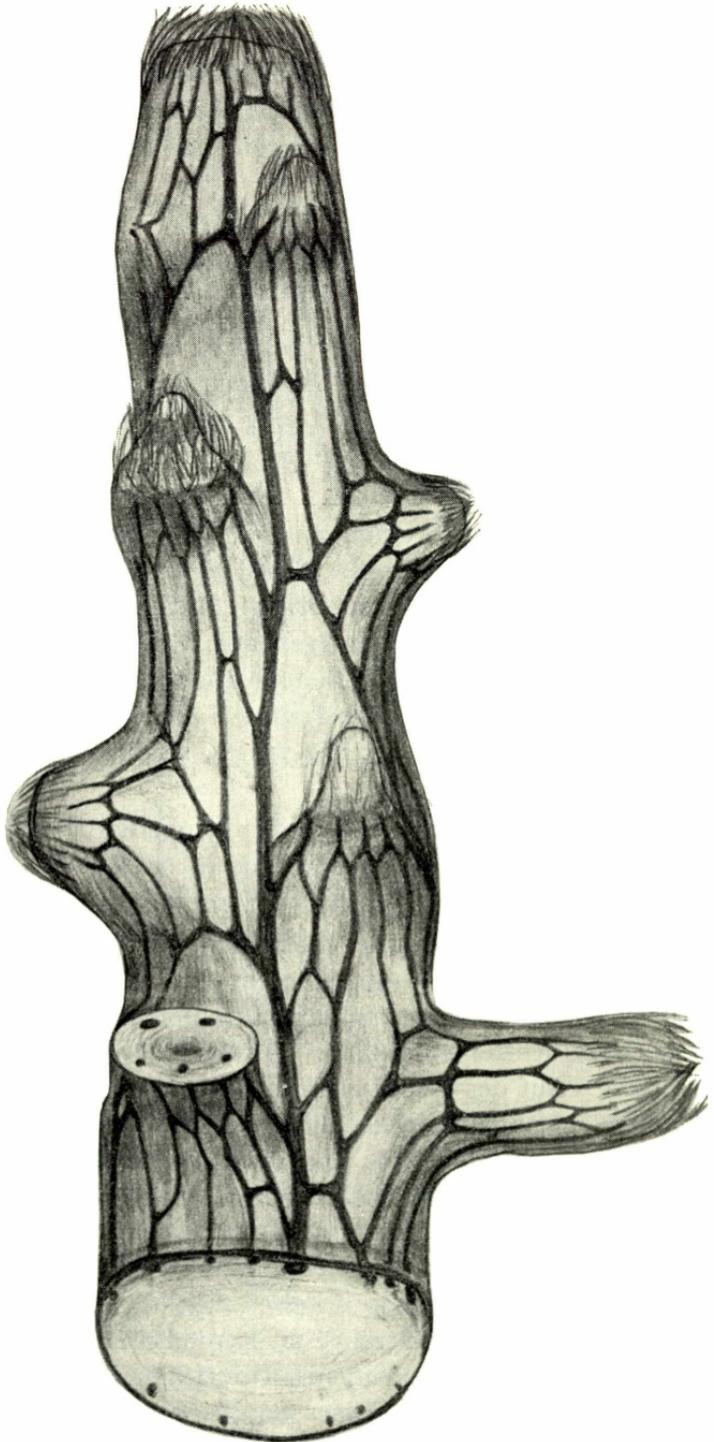


Abb. 33. *Polypodium vulgare* L.
 Rhizom einer Heidelberger Pflanze. Rückenansicht. Zu beiden
 Seiten je 2 Blätter (darunter ein vorjähriges *Phyllopodium*) und
 2 Seitensprosse. — Vergr. $6\frac{1}{2}$.

Anhangsweise sei noch auf den Parallelismus in der Asymmetrie des Blattes und dessen Stellung am Rhizom hingewiesen. Luerssen schreibt auf S. 18 seiner „Farnpflanzen oder Gefäßkryptogamen“: „Während sowohl der erste sekundäre Nerv ungeteilter Blätter als auch der erste primäre Abschnitt fiederschnittiger oder in höherem Grade geteilter Blätter bei derselben Art bald nach rechts, bald nach links fällt, . . .“ Damit wollte Luerssen doch wohl ausdrücken, daß die Förderung der einen Blatthälfte und die dadurch verursachte Asymmetrie des Blattes keine durch eine Regel bestimmte zwangsläufige, sondern eine rein zufällige wäre. Dem ist nicht so. Es gibt allerdings keine Farnart, bei der der erste Abschnitt bzw. der erste Sekundärnerv stets nach rechts oder stets nach links fällt. Es besteht aber, soweit *P. vulgare* L. in Frage steht, eine ganz bestimmte Beziehung zwischen der Stellung des Blattes am Rhizom und seiner Asymmetrie, d. h. seiner geförderten Seite. Ich habe, nach Durchsicht eines sehr umfangreichen Materiales, gefunden, daß die Blätter eines Rhizoms etwa hälftig links- bzw. rechtsseitig gefördert sind. Es trägt also jeweils die linke oder rechte Hälfte das die Asymmetrie im wesentlichen verursachende unterste Primärsegment. Der Zusammenhang ist unschwer zu erkennen, wenn sämtliche Blätter des Rhizoms mit ihrer Oberseite dem Stammscheitel zugewandt sind. Sind aber die Blattstiele irgendwelcher äußerer Einwirkungen wegen gedreht, so daß die Wedeloberflächen nach den Seiten oder dem absterbenden Ende des Rhizoms sehen, so muß man die Wedel zuerst ausrichten, d. h. ihre Oberseiten dem Stammscheitel zuwenden. Dann wird man erkennen, daß die auf der linken Zeile des Rhizoms stehenden Wedel rechthälftig, die auf der rechten Zeile stehenden linkshälftig gefördert sind, die geförderten Seiten demnach einander zu-, die nicht geförderten voneinander abgewendet sind. Die Wedel unserer Farnspezies zeigen also Förderung der adaxialen Hälfte.

Nicht selten scheint die Sachlage auf den ersten Blick eine andere zu sein, und ohne genaue Untersuchung ist es dann nicht möglich, den wirklich doch vorhandenen Zusammenhang zu finden. Bisweilen zeigen nämlich die Rhizome starke Drehungen; in anderen Fällen scheint ein Wedel noch auf dem Hauptrhizom zu stehen, während er zu einem Seitenrhizom gehört. Der dargelegte Zusammenhang zwischen der Stellung des Blattes am Rhizom und seiner Asymmetrie, ist natürlich nur dann gegeben, wenn die Zweizeiligkeit der Wedelanordnung streng gewahrt ist. Im Falle der Dreizeiligkeit, von deren Vorkommen Hofmeister auf S. 652 seiner „Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, II.“ schreibt, ist der von mir aufgezeigte Parallelismus nicht mehr möglich. Ich habe aber bis jetzt

keinen derartigen Fall gesehen. Auch scheinen mir die von Hofmeister gegebenen, die Dreizeiligkeit zeigensollenden Abbildungen (Tafel IX, Figuren 11, 12, 13) nicht beweiskräftig genug zu sein, um diesen Fall annehmen zu müssen.

Schriftenverzeichnis.

1. Behr, Arnold, 1895. Gabelung der Blätter bei einheimischen Farnen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIII, S. 34, Berlin.)
2. Binz, Aug., 1911. Flora von Basel und Umgebung. (3. Aufl., S. 5, Basel.)
3. Böckel, Godwin, 1854. Über Monstrositäten an *Blechnum boreale* und *Polypodium vulgare*. (Österr. Bot. Wochenbl., IV. Jahrg., S. 269, Wien.)
4. Buchenau, Franz, 1906. Flora von Bremen und Oldenburg. (S. 33, Leipzig.)
5. Christ, H., 1897. Die Farnkräuter der Erde. (S. 83, Jena.)
6. — 1900. Die Farnkräuter der Schweiz. (S. 47, Bern.)
7. — 1910. Geographie der Farne. (Jena.)
8. Christensen, C., 1928. On the systematic Position of *Polypodium vulgare*. (Dansk Botanisk Arkiv, Bd. 5, Nr. 22, S. 1, Kopenhagen.)
9. Davenport, G. E., 1880. Fern Notes. (Bull. Torrey Botanical Club, S. 85, New York.)
10. Diels, L., 1902. Polypodiaceae. (In Engler-Prantl: „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, I. Teil, 4. Abt., S. 139, Leipzig.)
11. Döll, Chr., 1855. Flora des Großherzogtums Baden. (I. Bd., I. Heft, S. 6, Karlsruhe.)
12. Dosch, L., und Scriba, J., 1888. Exkursionsflora des Großherzogtums Hessen. (S. 10, Gießen.)
13. Druery, Ch. T., 1888. British Ferns and their Varieties. (S. 172, London.)
14. Edlich, Freimund, 1866. Über die Bildung der Farrenwedel nebst einleitender Darstellung der Entstehung des Individuums aus der Sporenzelle. (Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akadem. Naturf., Bd. XXXIV, S. 1, Dresden.)
15. Fernald, 1922. *Polypodium virginianum*. (Rhodora 24, S. 125.)
16. Figdor, W., 1906. Über Regeneration der Blattspreite bei *Scolopendrium scolopendrium*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXIV, S. 13, Berlin.)
17. Filarszky, Ferd., 1924. Die Blätter der in die Familie der Gleicheniaceen gehörigen tropischen Farnkräuter. (Ann. Musei Nationales Hungarici, Bd. XXI, S. 163.)

18. Fischer, H., 1904. Die Farne im Hohen Venn. (Verh. d. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande, Westfalens u. d. Reg.-Bez. Osnabrück, 61. Jahrg., S. 1.)
19. Gadeau de Kerville, H., 1917. Recherches experimentales sur le developpement des frondes des Fougères à l'obscurité complète. Notes sur les Fougères, troisième note. (S. 186, Rouen.)
20. Geheeb, Adalb., 1901. Über dichotome Wedelbildung bei *Polypodium vulgare* L. aus dem badischen Schwarzwalde. (Allg. Bot. Zeitschr., Jahrg. 1901, S. 61, Karlsruhe.)
21. Geisenheyner, L., 1896. Eine eigenartige Monstrosität von *Polypodium vulgare* L. [Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XIV, S. (73), Berlin.]
22. Giesenhagen, K., 1928. *Asplenium viride* Huds. f. *daedalum*. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels. (Flora, N. F., 23. Bd., S. 105, Jena.)
23. Glück, Hugo, 1895. Die Sporophyllmetamorphose. (Flora 1895, Heft 2, München.)
24. Goebel, K., 1905. Allgemeine Regenerationsprobleme. (Ebenda, 95. Bd., S. 384, Marburg.)
25. — 1907. Morphologische und biologische Bemerkungen. 17. *Nephrolepis Dufftii*. (Ebenda, 97. Bd., S. 38, Jena.)
26. — 1922. Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. (Bot. Abhandlungen, Heft 1, Jena.)
27. — 1926. Beiträge zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger javanischer Farne. (Ann. de Jardin Botanique de Buitenzorg, Vol. XXVI, S. 107, Leiden.)
28. — 1930. Archegoniatenstudien. XIX. Ähnlichkeiten und Parallelbildungen. (Flora, N. F., Bd. 24, S. 367, Jena.)
29. — 1930. Organographie der Pflanzen. II. Teil. (3. Aufl., Jena.)
30. Hayata, Bunzo, 1929. Über die systematische Bedeutung des stelären Systems in den Polypodiaceen. (Flora, N. F., 24. Bd., S. 38, Jena.)
31. Heidenhain, M., 1932. Die Spaltungsgesetze der Blätter. (Jena.)
32. Hergt, B., 1906. Die Farnpflanzen Thüringens. (Beil. z. Jahresber. d. Groß-Realgymnasiums in Weimar, S. 21, Weimar.)
33. Hofmeister, W., 1852. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. (II. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, V., S. 601, Leipzig.)
34. Johnson, Ch., 1855. The Ferns of Great Britain. (S. 9, London.)
35. Junge, P., 1910. Die Pteridophyten Schleswig-Holsteins. (Jahrb. d. Hamburgischen wissenschaftlichen Anstalten, XVII, S. 117, Hamburg.)
36. Kaulfuß, J. S., 1899. Die Pteridophyten des nördlichen fränkischen Juras. (Abhandl. d. naturhist. Ges. z. Nürnberg, XII. Bd., S. 33, Nürnberg.)
37. Kiß, A., and Kümmerle, J. B., 1926. Pteridophytes from East Sibiria. (Ann. Musei Nat. Hungarici, Bd. XXIV, S. 87.)

38. Klebs, Gg., 1911. Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. (Sitzungsber. d. Heidelberger Akademie d. Wissenschaften, Jahrg. 1911, 23. Abhandl., Heidelberg.)
39. Klein, Ludw., 1881. Bau und Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen. (Nova Acta d. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf., Bd. XLII, S. 333, Halle.)
40. — 1884. Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. (Bot. Zeitung, 1884, Nr. 37 bis 41, Leipzig.)
41. Kny, H., 1872. Über echte und falsche Dichotomie im Pflanzenreich. (Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde z. Berlin; Bot. Zeitung, XXXIII. Jahrg., Sp. 341, Leipzig.)
42. Krieger, W., 1907. Neue oder interessante Pteridophytenformen aus Deutschland, namentlich aus Sachsen. (Hedwigia, Bd. XLVI, S. 246.)
43. Kümmerle, J. B., 1926. Pteridophyta in Additamenta ad floram Albaniae. (A Magyar Tudományos Akademia, Balkan-kutatasainak tudományos eredményei, III. kötet, S. 197, Budapest.)
44. Kunze, G., 1848. Über abnorme Fruchtbildung auf der Oberfläche von Farn aus den Polypodiaceen. (Bot. Zeitung, 6. Jahrg., Sp. 687, Berlin.)
45. Lancaster, Mrs., 1903. British Ferns. (London.)
46. Lowe, E. J., 1867. Our native Ferns. (S. 23, London.)
47. Ludwig, A., 1914. Die Gefäßpflanzen von Forbach und Umgebung. (Beil. z. Jahresber. d. Oberrealschule z. Forbach, S. 1, Forbach.)
48. Luerssen, Chr., 1889. Die Farnpflanzen oder Gefäßkryptogamen. (Rabenhorsts Kryptogamenflora, Leipzig.)
49. Martens, Gg. v., und Kempter, Alb., 1872. Flora von Württemberg und Hohenzollern, S. 754, Heilbronn.)
50. Mettenius, Gg., 1856. Filices Horti Botanici, Lipsiensis. (Leipzig.)
51. — 1863. Über den Bau von Angiopteris. (Abhandl. d. Mathem.-Physik. Kl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, Bd. VI, S. 500, Leipzig.)
52. Milde, J., 1858. Die Gefäßkryptogamen in Schlesien. (Verh. d. Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. XXVI, S. 371, Dresden.)
53. — 1865. Die höheren Sporenpflanzen Deutschlands und der Schweiz. (Leipzig.)
54. — 1867. Filices Europae et Atlantidis, Asiae minoris et Sibiriae. (Leipzig.)
55. Möhring, Wilh., 1887. Über die Verzweigung der Farnwedel. [Diss.] (Berlin.)
56. Müller-Knatz, J., 1910. Die Farnpflanzen in der Umgebung von Frankfurt a. Main. (Abhandl. d. Senkenberg. Naturf.-Ges., Bd. 31, S. 23, Frankfurt a. Main.)
57. Newman, Edw., 1854. A History of British Ferns. (S. 42, London.)
58. Paulin, A., 1906. Die Farne Krains. (Jahresber. d. K. K. Staatsgymn. Laibach.)

59. Penzig, O., 1894. Pflanzenteratologie. (2. Bd., S. 535, Genua.)
60. Potonié, H., 1892. Über einige Carbonfarne. (Jahrb. d. Kgl. Preuß. Landesanst. u. Bergakademie, Bd. XI, S. 11, Berlin.)
61. — 1895. Die Beziehung zwischen dem echt-gabeligen und dem fiederigen Wedelaufbau der Farne. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, S. 244, Berlin.)
62. — 1903. Zur Physiologie und Morphologie der fossilen Farnaphlebien. (Ebenda, Bd. XXI, S. 152, Berlin.)
63. — 1913. Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste. (Kgl. Preuß. Geol. Landesanst., Berlin.)
64. Potter, R., 1884. *Polypodium vulgare* var. *trichomanoides*. (Gardener's Chronicle, Vol. XXII, N. Ser., S. 433, London.)
65. Rey-Pailhade, C. de, 1895. Les Fougères de France. (Paris.)
66. Rothmaler, Werner, 1929. Die Pteridophyten Thüringens. (Mitt. d. Thür. Bot. Vereins, N. F., 38. Heft.)
67. Sadebeck, R., 1874. Über die Entwicklung des Farnblattes. (Berlin.)
68. — 1895. Ein bemerkenswerter Fall der Gabelung der Blätter des *Asplenium viride* Huds. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, S. 345, Berlin.)
69. Schmidt, Justus, 1903. Die Pteridophyten Holsteins in ihren Formen und Mißbildungen. (Ber. d. Unterrichtsinst. d. Klosters St. Johannis, 1902/03, S. 28, Hamburg.)
70. Scholz, Ed., 1896. Schlüssel zur Bestimmung der mitteleuropäischen Farnpflanzen. (46. Jahresber. d. K. K. Staatsgymn. in Görz, S. 1, Görz.)
71. Schultz, F., 1845. Flora der Pfalz. (S. 565, Speyer.)
72. Seeland, Herm., 1938. Die Farnpflanzen der Flora von Hildesheim. (Mitt. aus dem Roemer-Museum Hildesheim, S. 95, Hildesheim.)
73. Starcs, K., 1929. Einiges über die Verbreitung und Formenkreise der Pteridophyten Lettlands. (Acta Horti Botanici Universitatis, Latviensis, IV., S. 77.)
74. Stenzel, K. Gust., 1861. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen. (Verhandl. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXVII, S. 1, Jena.)
75. Tavel, Frz. v., 1936. Die Variabilität von *Polypodium vulgare*. (Verhandl. d. Schweiz. naturf. Ges. Solothurn, S. 308.)
76. — 1936. Gesetzmäßigkeit in der Variabilität der Farne. (Mitt. d. naturf. Ges. Bern, S. XXIX.)
77. Velenovsky, J., 1892. Über die Morphologie der Achsen der Gefäßkryptogamen. (Ceske Akademie Cisare Franziska-Josefa, Tr. II, S. 813, Prag.)
78. — 1905. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I. Teil. (Prag.)
79. Walter, E., 1907. Die Farnpflanzen der Umgebung von Zabern. (Mitt. d. Philomathischen Ges. in Elsaß-Lothringen, Bd. II, S. 547.)

80. Willdenow, C. L., 1810. Species Plantarum C. v. Linné. (E. Ed., T. V, S. 171, Berlin.)
81. Wolf, Herm., 1933. Zur systematischen Stellung von Polypodium vulgare L. (Hedwigia, Bd. 73, S. 205, Dresden.)
82. Wu, Y. C., Wong and Pong, 1932. Polypodiaceae Yaoshanensis, Kwangsi. (Bull. of the Departement of Biology College of Science, Sun Yatsen University. Nr. 3, S. 260. Canton.)
83. Wünsche, O., 1878. Filices Saxonicae. 2. Aufl., S. 20. Leipzig.
84. Zimmermann, Friedr., 1915. Die Farnflora der Pfalz. (Pfälz. Heimatkunde, XI. Jahrgang, S. 116. Kaiserslautern.)
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1940

Band/Volume: [79_1940](#)

Autor(en)/Author(s): Wolf Hermann

Artikel/Article: [Studien an Polypodium vulgare L. 1-64](#)