

Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne.

Von

W. Schütze.

I. Einleitung.

Die Anatomie der Baumfarne, die bekanntlich in mehr als 200 Arten grösstenteils in den Tropen, den Subtropen und in der südlich temperierten Zone verbreitet sind, ist lange Zeit ziemlich vernachlässigt worden. Dies ist besonders aus zwei Gründen einigermassen verständlich. Erstens war das Material in frischem Zustande lange Zeit schwer zu erhalten, und zweitens lag auch die ganze Gruppe dieser eigenartigen Gewächse dem früheren Forschungsinteresse zu fern, als dass man sie näher beachtet hätte.

Daher sind es auch nur wenige Forscher, die sich eingehender mit ihrer Anatomie beschäftigt haben, trotzdem diese so manches Interessante und nur bei dieser Pflanzengruppe Vorkommende bietet. Als ihr erster gewissenhafter Bearbeiter ist H. v. Mohl zu nennen, der schon in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts namentlich die brasilianischen Baumfarne näher untersuchte. Sein Werk führt den Titel: „De structura caudicis filicum arborearum“¹² und ¹³*). Dann folgte Mettenius mit seiner Arbeit: „Über den Bau von Angiopteris,“ in der viele neue Ergebnisse enthalten sind⁹. Über den Verlauf der Gefässbündel hat namentlich Trécul genaue Untersuchungen angestellt¹⁹. Ferner finden sich in der „Vergleichenden Anatomie der Phanerogamen und Farne“ von de Bary¹ viele Angaben über den inneren Bau der Baumfarne, wobei auch die Untersuchungen von Mohl und Mettenius in weitem Umfange benutzt worden sind. Endlich bringt auch Dippel³

*) Siehe Literaturverzeichnis.

manche wertvolle Einzelheiten über diese Pflanzengruppe in seinem Werke: „Das Mikroskop und seine Anwendung 1898“.

Dies sind die grösseren Arbeiten über die Anatomie der Baumfarne. Ausserdem wurden noch von manchen anderen Forschern gelegentlich Einzelheiten über ihre Anatomie veröffentlicht. Diese Untersuchungen will ich am Schluss dieser Arbeit in dem Literaturverzeichnis möglichst vollzählig anführen.

Alle diese Werke befassen sich fast ausschliesslich mit der reinen Anatomie der Baumfarne, ohne die physiologische Zweckmässigkeit des anatomischen Baues besonders zu betonen. Das rührt daher, dass der grösste Teil dieser Arbeiten zur Zeit der Herrschaft der descriptiven Anatomie entstanden ist, vor oder bald nach dem Erscheinen von Schwendeners grundlegendem Werke, durch welches eine ganz neue Betrachtungsweise des inneren Baues der Pflanzen eingeleitet wurde. Ich meine das „Mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen“²⁶, worin er den Satz ausgesprochen hatte, dass der anatomische Bau und die physiologische Leistung eines Organs in innigem Zusammenhange stehen. Lange Zeit hat man diesen Gedanken missverstanden oder auch missachtet. In der damaligen Literatur findet man nämlich sehr häufig den Grundsatz vertreten, dass Anatomie und Physiologie zwei ganz getrennte Gebiete wären und daher auch getrennt behandelt werden müssten. Man machte daher Schwendener den Vorwurf, dass er beides zusammenmenge, was völlig unzulässig sei. Heute hat diese neue Betrachtungsweise, gestützt auf eine Fülle neuer Tatsachen, fast überall den Sieg errungen. Namentlich haben die Arbeiten Haberlandts und besonders die Herausgabe seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“, die ein fast unentbehrliches Lehrbuch für die Studierenden der Botanik geworden ist, ein grosses Verdienst an dieser Wendung der Dinge.

In betreff der Baumfarne ist mir nur ein Fall bekannt, dass ein anatomisches Merkmal physiologisch gedeutet wurde. Dies ist von Potonié¹⁴ geschehen, der in seiner Arbeit: „Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen“ auch das der Baumfarne streift. Er macht die Bemerkung, dass die wellblechartig gebogenen Stereomcheiden der Hauptbündel des Farnstammes viel biegungsfester gebaut sind, als es eine ungebogene Scheide von gleichem Querschnitte sein würde, was zweifellos richtig ist.

Eine zusammenfassende Darstellung der physiologischen Anatomie der Baumfarne fehlt jedoch bisher vollständig. Die vorliegende Arbeit soll nun diese Lücke ausfüllen helfen, so weit dies in meinen Kräften steht.

Zugleich will ich auch noch zwei andere interessante tropische Farne behandeln, die im Materialverzeichnis am Schlusse angeführt sind.

Da die Baumfarne sehr übereinstimmend gebaut sind, wird es das Beste sein, sie zusammen zu betrachten und nur die Abweichungen von der Norm besonders hervorzuheben, um überflüssige Wiederholungen zu vermeiden. Die beiden anderen Farne, die sowohl im Vergleich mit den Baumfarnen wie auch unter sich gänzlich verschieden gebaut sind, werde ich in jedem Abschnitt hinter den Baumfarnen besonders behandeln.

Die Terminologie und die Einteilung der Gewebe, die in dieser Arbeit zur Anwendung kommen, sind aus G. Haberlandt, „Physiologische Pflanzenanatomie“ entnommen.

II. Material.

Die von mir untersuchten Baumfarne gehören sämtlich der Familie der Cyatheaceen an. Ausserdem wurde ein Kletterfarn aus der Familie der Schizaeaceen und ein epiphytischer Farn aus der Familie der Polypodiaceen untersucht. An Material stand mir folgendes zur Verfügung:

1. Von *Alsophila crinita* Hook. ein ungefähr 15 cm langes Stammstück aus der Sammlung des Herrn Prof. Holtermann, der diesen Farn von einer Tropenreise aus Ceylon mitgebracht hat. Der Stamm wurde frisch in Glycerin und Alkohol gelegt und ist gut erhalten. Dieser prächtige bis 12 m hohe Baumfarn wächst in den Gebirgen Südindiens, Ceylons und Javas. In Ceylon, wo er gesammelt wurde, bildet er in den feuchteren Gebirgstälern häufig kleine Wälder.

2. Von *Cyathea usambarensis* Hieron. fünf ungefähr 30 cm lange Stämme mit Blattstielen. Dieses ausgezeichnete Material, das frisch in Alkohol gelegt wurde, ist von Herrn Prof. Zimmermann aus Deutsch-Ostafrika an das botanische Institut der Universität Berlin geschickt worden.

Da dieser Farn an den Blattstielen und am Stamme bedornt ist, war es leicht, mit Hilfe von „Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien“, die Species festzustellen; denn in diesem Werke ist für Ostafrika nur dieser eine Baumfarn mit bedornten Blattstielen angegeben. Seine Heimat ist das Bergland Deutsch-Ostafrikas.

Ich hoffe daher, dass die Species richtig bestimmt ist.

3. Von *Cyathea Jmrayana* Hook. ein etwa 30 cm langes trockenes Stammstück aus der Sammlung des botanischen Institutes der Universität. Dieser Baumfarn wächst auf Dominica.

4. Von *Alsophila spec.* ein 2 cm langes vertrocknetes Stammstück aus der Sammlung des botanischen Institutes. Es stammt aus dem botanischen Garten zu Berlin.

5. Von *Hemitelia capensis* K. Br. ein 2 cm langes trockenes Stammstück aus dem botanischen Museum zu Berlin. Diese Pflanze ist in Südafrika und Südamerika einheimisch.

6. Von *Dicksonia Sellowiana* var. *Karsteniana* Klotzsch ein 2 cm langes Stammstück aus dem botanischen Museum zu Berlin. Dieser Farn wächst in Columbien, Südamerika. In Christ, „Farnkräuter der Erde“ führt er den Namen *Dicksonia Karsteniana*. Der Kürze halber will ich ihn in dieser Arbeit ebenso nennen.

7. Von *Lygodium dichotomum* Sw. mehrere aus Ceylon stammende ungefähr 30 cm lange Stämme mit Rhizom, Wurzeln und Blättern, die sich, frisch in Alkohol gelegt, gut erhalten haben. Dieser Farn ist eine echte Liane der malayischen Region bis nach Südchina, Ceylon und den Philippinen. Nach Holtermann, der dieses Material auf Ceylon gesammelt hat, ist er eine der gewöhnlichsten Lianen der feuchteren Wälder.

8. Von *Drymoglossum heterophyllum* (L.) mehrere etwa 10 cm lange Rhizome mit Blättern und Wurzeln. Dieser Farn stammt aus Ceylon und ist nach Holtermann, der ihn gesammelt hat, einer der allergewöhnlichsten Epiphyten in demjenigen Teile des Niederlandes von Ceylon, der eine mittlere Feuchtigkeit hat. Besonders zahlreich ist er im botanischen Garten von Peradeniya vertreten. Das Material stammt von einem Standort, wo die Pflanze vollständig der Sonne ausgesetzt war, und von solchen Bäumen, die ohne jede Moosbedeckung waren, so dass das Rhizom vollständig frei lag. Die jüngeren Teile der Pflanze sind häufig nicht

festgewachsen, sondern hängen ähnlich wie manche Schlingpflanzen an den Baumstämmen herunter. Zu erwähnen ist noch, dass der Farn längere Trockenperioden durchmachen muss. In den allertrockensten Gegenden Ceylons kommt er jedoch nicht vor.

III. Das Hautsystem.

a. Die Epidermis.

Die Epidermis des Stammes der Baumfarne und des Kletterfarnes bietet nichts besonderes. Jedoch die Epidermis des Rhizoms von *Drymoglossum heterophyllum* ist mit einer ziemlich starken Aussenwand versehen, wie man sie an Rhizomen selten findet. Wahrscheinlich haben die Rhizome diesen verstärkten Schutz deshalb nötig, weil sie frei auf der Rinde der Urwaldbäume dahinkriechen und dadurch den Unbilden der Witterung stark ausgesetzt sind. Die genauen Grössenverhältnisse einer Epidermiszelle sind folgende:

Breite radial	30 μ
Breite tangential	33 μ
Länge	78 μ
Stärke der Cuticula mit Cuticularschicht	4,5 μ
Stärke der äusseren Celluloseschicht	6,5 μ
Stärke der Celluloseschicht der Innenwand	4,5 μ

Die Epidermiszellen der Blattspreiten von *Drymoglossum heterophyllum* sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Aussenwände getüpfelt sind. Diese Tüpfel befinden sich in der Nähe des wellenförmig verbogenen Randes der Aussenwände. Meines Wissens ist dies der einzige bisher bekannte Farn, der diese ziemlich seltene Merkwürdigkeit zeigt. Nach *Ambrohn*²³ sind solche Tüpfel funktionslos und mit wenigen Ausnahmen bloss die mechanische Folge von anderen zweckdienlichen Einrichtungen, vor allem der Wellung der Seitenwände, wodurch grössere seitliche Berührungsflächen geschaffen werden, die natürlich die Festigkeit der Epidermis erhöhen müssen.

Dass ausserdem bei *Drymoglossum heterophyllum* eine Schicht unter der Epidermis der Blätter als Wassergewebe ausgebildet ist, kann weiter nicht auffallen, da wir ja wissen, dass die Pflanze von

der glühenden Tropensonne direkt getroffen wird. Die Transpiration muss aus diesem Grunde namentlich um die Mittagszeit sehr stark sein, weshalb das Vorhandensein eines Wassergewebes eine sehr zweckmässige Einrichtung ist, um die Blätter vor der Austrocknung zu bewahren.

b. Korkähnliche subepidermale Rindenschichten.

Da die Baumfarne ein hohes Alter erreichen, genügt ihnen bald die einfache Epidermis des Stammes nicht mehr, um allen Anforderungen an ein Hautgewebe gerecht zu werden. Die Epidermiszellen schrumpfen an älteren Stämmen zusammen und bräunen sich

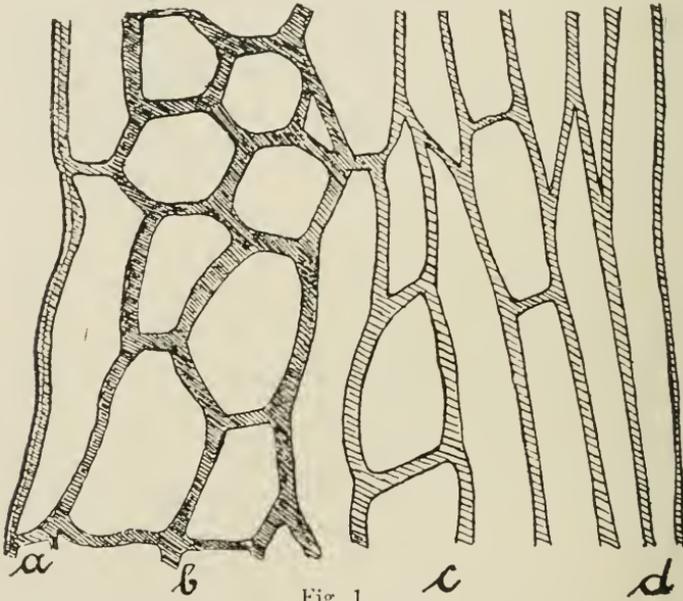


Fig. 1.

Längsschnitt durch die verkorkte äussere Rinde des Stammes von *Alsophila crinita*. *a* Epidermis, *b* verkorkte äussere Rinde, *c* Übergangszellen, *d* mechanische Zellen des Aussenringes.

stark. Hier und da bilden sich Risse in der Epidermis, bis diese schliesslich ganz zerfetzt ist und den Charakter als Hautgewebe eingebüsst hat. Die Pflanze ist also gezwungen, dieses Gewebe zu ersetzen, was dadurch geschieht, dass der äussere Teil der ausserhalb des mechanischen Ringes gelegenen Rindenzone seine Zellen stark verdickt und ausserdem verkorkt und bräunt (Fig. 1, b.) Diese

Korksicht kommt nicht durch ein Phellogen zustande; denn die Baumfarne haben nicht die Fähigkeit, Folgeremistere zu bilden; sondern diese Zellen sind aus dem Grundmeristem entstanden und hängen mit dem mechanischen Ringe durch eine mehrschichtige Zone von Übergangszellen zusammen, die ein Mittelding zwischen Parenchym und Prosenchym darstellen. Die verkorkten Zellen bilden sogar in demselben Stamme keine überall gleich starke Lage; denn diese ist an manchen Stellen nur zweischichtig und an anderen Stellen bis sechsschichtig.

Dass wir es hier mit suberinähnlichen Substanzen in den Membranen zu tun haben, lehrt die ausserordentliche Widerstandsfähigkeit und Quellungslosigkeit derselben in konzentrierter Schwefelsäure. Irgendwelche zur Erkennung verkorkter Membranen dienende Färbungsmittel versagten vollständig wegen der dunkelbraunen Färbung der Zellwände. Es blieb mir also nur das besagte alt bewährte Reagens für verkorkte Membranen übrig, das auch Schwendener bei seinen Untersuchungen angewandt hat. Die Widerstandsfähigkeit der verkorkten Membranen gegen solche die Cellulose zerstörende Reagentien soll nach Czapek²⁰ darauf beruhen, dass besonders drei neue Fettsäuren, nämlich Suberinsäure, Phellonsäure und Phloionsäure, zum Teil als sehr schwer verseifbare Celluloseester in den Zellwänden vorhanden sind.

Die Grössenverhältnisse dieser Zellen sind folgende: Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 78μ und ihre Länge 95μ , während sich die Wanddicke von einem Lumen bis zum andern auf 15μ stellt.

Bei *Dicksonia Karsteniana* sind die betreffenden Zellen zwar vorhanden aber nicht verkorkt, trotzdem sie braun gefärbt sind; denn ihre Membranen quellen leicht in konzentrierter Schwefelsäure. Dasselbe gilt auch von der ebenfalls gebräunten äusseren Rindenzone im Blattstiel von *Cyathea usambarensis*.

In den Luftwurzeln, die bei *Alsophila crinita*, *Cyathea Imrayana*, *Alsophila spec.* und *Dicksonia Karsteniana* vorkommen, fehlt überhaupt die äussere Rinde, weshalb es natürlich zu einer Korksicht nicht kommen konnte. Dies ist weiter nicht auffallend, wenn man weiss, dass die Luftwurzeln der meisten Baumfarne nur eine kurze Lebensdauer haben und mit den Blättern, aus deren Gefässbündeln sie in der inneren Rinde des Stammes entspringen, absterben.

In den älteren Wurzeln von *Lygodium dichotomum* sind die subepidermalen Rindenschichten bis zum mechanischen Ringe, der das axile Bündel umgibt, dunkel schwarzbraun gefärbt. Auch diese Zellen dienen sicher als Hautgewebe; denn die Epidermis ist häufig gänzlich zerrissen. Auch fällt die grosse Widerstandsfähigkeit dieser Schichten gegen konzentrierte Schwefelsäure auf.

Im Rhizom und in den Wurzeln von *Drymoglossum heterophyllum* sind zwar äussere Rindenschichten vorhanden aber weder gebräunt noch verkorkt.

c. Anhangsgebilde der Epidermis.

Bei vielen Baumfarne ist der Stamm namentlich an den oberen Partien mit Spreuschuppen oder mit Haaren, manchmal auch mit diesen beiden Arten von Trichomen dicht bekleidet. Dasselbe gilt auch für die Blätter vieler Spezies. Ein sehr auffallendes Beispiel dafür ist *Alsophila crinita*. Dieser Baumfarn ist über und über mit einem ziemlich dichten Haar- und Schuppenüberzug versehen, von dem er auch seinen Namen erhalten hat. Die Spreuschuppen sind besonders schön an den jungen noch nicht entfalteteten Wedeln um den Stammscheitel von *Cyathea usambarensis* herum ausgebildet. Sie dienen dort ohne Zweifel zum Schutze der noch wachsenden weichen Wedel sowie auch der ausserdem noch muldenförmig in die Scheitelregion eingesenkten Scheitelzelle. An den älteren Blattstielen gehen die Schuppen verloren und halten sich nur an den basalen Teilen derselben längere Zeit. Sie bestehen aus einer Zellfläche und haben ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit kleiner Basis und grosser Höhe, die etwa 20 mm beträgt, während die Breite der Basis nur 3 mm erreicht. Ihre Ränder sind gefranst, wie es so häufig bei Spreuschuppen vorkommt, auch bei denen unserer einheimischen Farne. Diese Trichome gehen an den unteren Teilen des Stammes der Baumfarne allmählich zu Grunde. Es scheint daher, dass sie in den meisten Fällen nur zum Schutze der jungen noch unentwickelten Organe da sind, um diese vor der austrocknenden Wirkung der direkten Insolation zu bewahren.

Ausserdem scheinen sie auch noch bei denjenigen Baumfarne, die Luftwurzeln besitzen, einen andern Zweck zu haben. Nämlich an den oberen Teilen des Stammes, wo die Luftwurzeln

bekanntlich allein tätig sind, bilden diese mit den Trichomen eine sehr dichte und poröse Schicht, indem sich die Luftwurzeln an ihren vorderen Enden in ausserordentlich zahlreiche feine Verzweigungen auflösen, die sich mit den Trichomen fest verflechten und verfilzen. Ich glaube, dass wir es hier mit einer Wasser aufsaugenden Schicht zu tun haben, die die fehlende Wurzelhülle der Luftwurzeln ersetzt. Es ist leicht einzusehen, dass eine solche schwammige Schicht das Regenwasser in grosser Menge kapillar

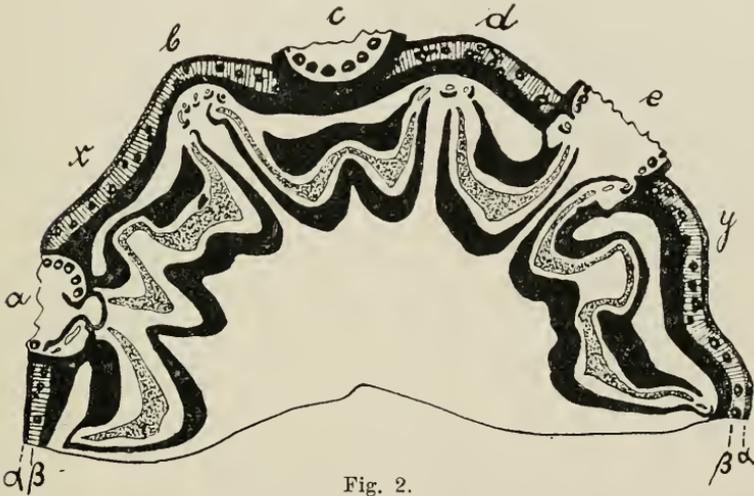


Fig. 2.

Querschnitt durch den Stamm von *Dicksonia Karsteniana* (nat. Gr.).

Alle innerhalb von β gelegenen schwarzen Teile sind Stereom. Die Hauptgefässbündel sind punktiert, die Blattspurbündel nicht. Alle weissgehaltenen Teile sind Parenchym. *a, b, c, d, e* Blattnarben und Blattlücken. Gegenüber von *x* und *y* Erweiterungen der Parenchymzone innerhalb der Stereomscheiden der Hauptbündel. α Aussenschicht. β Faserzellschicht mit Luftwurzeln. Die Gefässbündel vor den Blattlücken sind Blattspurbündel.

festhalten und an die ziemlich zahlreichen Wurzelhaare der letzten Luftwurzelvezweigungen abgeben kann.

Wenn die Luftwurzeln absterben, so gehen die Trichome allmählich durch Verfaulen zu Grunde, während die ersteren viel widerstandsfähiger sind und noch sehr alte Stämme fest umklammern. Sie können hier das Hautgewebe auf das wirksamste unterstützen und dem Stamme einen guten Schutz gegen äussere Beschädigungen gewähren.

Bei *Lygodium* habe ich Trichome irgend welcher Art nicht wahrgenommen. Am Rhizom und an den Blattstielen von *Drymoglossum* kommen kleine Schuppenhaare ganz ähnlich denen von *Hippophaë rhamnoides* vor.

Zum Schlusse möchte ich noch eine merkwürdige Bildung am Stamme von *Dicksonia Karsteniana* wenigstens erwähnen, da es mir an frischem Material fehlt, um diese Frage endgültig zu entscheiden. Der ganze Stamm dieses Baumfarne wird mit Ausnahme der Blattnarben von einer filzigen 2—5 mm dicken Schicht bedeckt, deren Elemente aus haarähnlichen gebräunten Zellreihen bestehen, die seitlich nicht miteinander verwachsen sind. Äusserlich betrachtet sehen sie wie Gliederhaare aus, deren einzelne Glieder 0,2—0,4 mm lang sind. In dieser Schicht befinden sich die Luftwurzeln vollständig eingeschlossen. Auf der Aussenseite wird diese Haarfaserschicht von einer ungefähr 0,5 mm dicken ziemlich festen, ebenfalls gebräunten Schicht umgeben, deren Zellen fest aneinander schliessen und keine Zwischenräume zwischen sich frei lassen. Auf Längsschnitten sieht man, dass sie aus langgestreckten und vorn zugespitzten Zellen besteht, deren Wände grosse und meistens runde Tüpfel aufweisen. Diese Aussenschicht ist mit der Faserzellschicht fest verwachsen. Die Spitzen der Haarzellreihen sind an der Verwachsungsstelle häufig keulenförmig erweitert.

Die physiologische Leistung dieser Gewebe ist natürlich nur durch die Untersuchung von frischem Material einwandfrei festzustellen (Fig. 2, α , β).

IV. Das Leitungssystem.

a. Form und Verlauf der Hauptgefässbündel.

Wie man schon seit den Arbeiten von Mohl weiss, ist das Hauptleitungssystem des Stammes der Baumfarne als sogenanntes Bündelrohr ausgebildet. Nach van Tieghem²⁸ ist ein solches Bündelrohr im Laufe der phylogenetischen Entwicklung folgendermassen zustande gekommen: Zu Beginn der Differenzierung der Gewebe hat sich zuerst ein einziges axiles Leitbündel gebildet, das zunächst nur aus Hadrom bestand. Später stellte sich auch das Bedürfnis nach besonderen Eiweiss leitenden Zellen heraus. So entstand das Leptom, das, da es sehr zart gebaut ist, das Be-

streben zeigte, in die Mitte des Stammes zu rücken. Dort befand sich aber schon das Hadrom, so dass das Leptom gezwungen war, sich rings um dasselbe zu gruppieren, um möglichst geschützt zu sein. Auf diese Weise ist ein einziges zentralständiges Leitbündel, eine sogenannte Stele, entstanden. Mit der Erstarkung des Stammes

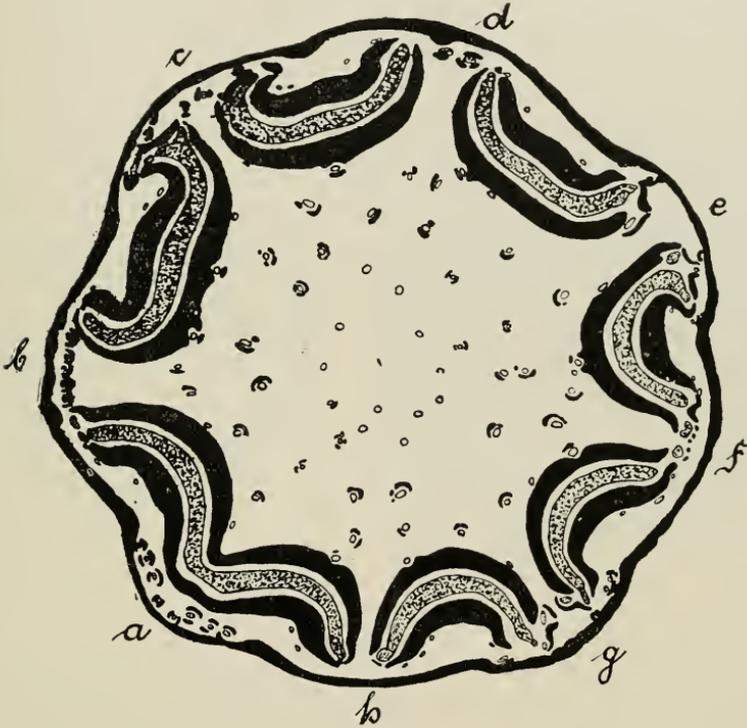


Fig. 3.

Querschnitt durch den Stamm von *Cyathea usambarensis* (nat. Gr.).

Alle schwarzgehaltenen Teile sind Stereom. Die Haupt- und Blattspurbündel sind punktiert, die mark- und rindenständigen Bündel nicht. Alles Übrige ist Parenchym. *a* Beginn einer Blattlücke, *b, c, d, e, f, g, h* Blattlücken. Die Gefäßbündel vor den Blattlücken sind Blattspurbündel.

hat sich, ganz allgemein ausgedrückt, diese Stele bei den Pteridophyten in eine Anzahl Schizostelen verzweigt, die mehr nach der Peripherie des Stammes rückten. Um nun die Einheit des ganzen Organismus aufrecht zu erhalten, bildeten sich entweder zwischen den einzelnen Gefäßbündeln Anastomosen aus, oder es verschmolzen

bei den Farnen, die ein Bündelrohr besitzen, die einzelnen Schizostelen seitlich an bestimmten Stellen so, dass bei den verschiedenen Arten mehr oder minder breite Lücken, die Blattlücken, frei gelassen wurden, durch die die Rinde mit dem Marke in Verbindung treten konnte. Bei den Baumfarnen sind diese Blattlücken ziemlich schmal und lang, während sie in den Rhizomen vieler unserer einheimischen Farne, z. B. *Aspidium filix mas*, im Verhältnis viel breiter und kürzer sind, so dass das Bündelrohr einen netzartigen Anblick gewährt.

Der Querschnitt eines Hauptbündels im Stamme der Baumfarne ist im einfachsten Falle V-förmig, wie es in Figur 2 zwischen d und e und in Figur 3 zwischen e und f, f und g, g und h zu

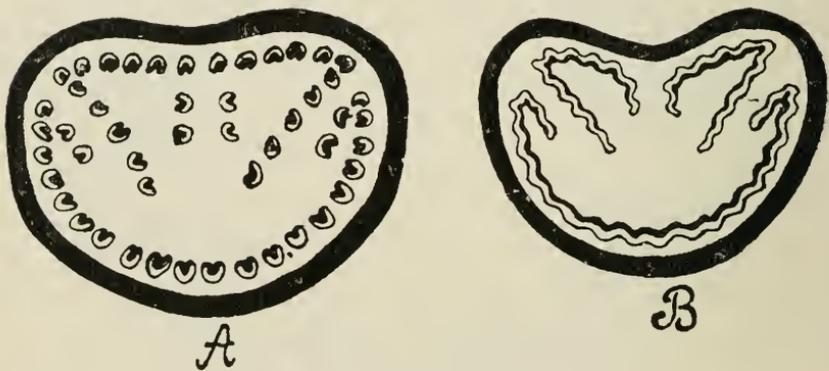


Fig 4.

Querschnitte durch den Blattstiel von *Cyathea usambarensis* (etwas vergrößert), A an der Basis, B dicht unter der Spreite. Alle schwarz gehaltenen Teile sind Stereom. Die Gefässbündel sind frei gelassen. Alles Übrige ist Parenchym.

sehen ist. Die konkave Seite weist immer nach aussen. Treten zwei solcher Schizostelen mit ihren benachbarten nach aussen gekrümmten Kanten zusammen, so entsteht ein W-förmiges Gefässbündel, das entweder diese Form beibehalten und sich bei Beginn der neuen Blattlücke wieder in 2 V-förmige trennen oder durch Verschwinden der mittleren Windung sich in ein V-förmiges zurückverwandeln kann. Umgekehrt ist es auch möglich, dass ein V-förmiges Gefässbündel im Längsverlauf allmählich in ein W-förmiges übergehen kann, indem sich in der Mitte des Bündels eine Wölbung nach aussen bildet. Solche mehr oder weniger W-förmigen Gefäss-

bündel stellen alle übrigen Hauptbündel der Fig. 3 dar. Bei *Dicksonia Karsteniana* kommt es auch vor, dass sich ein V-förmiges und ein W-förmiges Bündel vereinigen, so dass ein ziemlich breites wellenförmig gebogenes Gefässbündel entsteht (Fig. 2, gegenüber x).

Ganz anders ist die Anordnung der Bündel im Wedelstiel der Baumfarne. Hier bilden sie auf einem Querschnitt durch die Basis des Stieles (Fig. 4, A) 2 etwa halbmondförmige Bögen, einen auf der Oberseite und einen auf der Unterseite. Die Ränder dieser Halbmonde sind nach der Öffnung des unteren zu umgebogen. Etwa in der Mitte der Öffnung der oberen Kurve befinden sich noch einzelne Gefässbündel, gewöhnlich paarweise, die wir bei den markständigen Bündeln noch genauer zu betrachten haben. Der Querschnitt des einzelnen Blattstielbündels ist ebenfalls V-förmig, aber mit der konvexen Seite nach aussen, gerade umgekehrt wie es bei den Hauptbündeln des Stammes war (Fig. 5).

Verfolgt man die Gefässbündel nach dem oberen Teile des Blattstieles, dann sieht

man, dass sie sich allmählich vereinigen. Zuerst verschmelzen sie im unteren Halbmonde mit ihren nach innen gebogenen Rändern; dann folgt der obere Halbmond derartig, dass er sich zuerst in der Mitte teilt und die Teilungsränder dann mit den unter ihnen liegenden einzeln stehenden Gefässbündeln zusammentreten, so dass daher dicht unter der Spreite des Wedels nur 3 grosse wellenförmig gebogene Sammelbündel vorhanden sind (Fig. 4, B).

Begleiten wir jetzt die Blattstielbündel in den Stamm! Da der etwa zylindrische Blattstiel dem Stamme schräg ansitzt, ist die Blattspur natürlich elliptisch. Die Blattspurbündel treten gegenüber der oberen Spitze einer Blattlücke in den Stamm ein, ver-

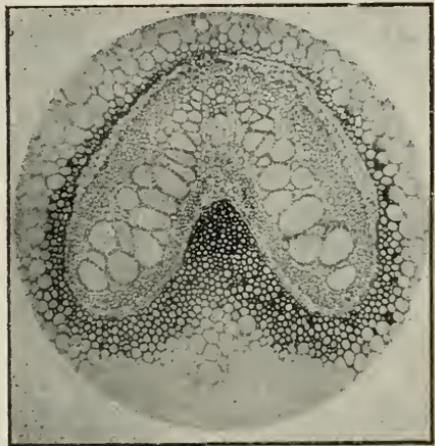


Fig. 5.

Querschnitt durch ein Blattstielbündel von *Cyathea usambarensis* (nach einer Photographie).

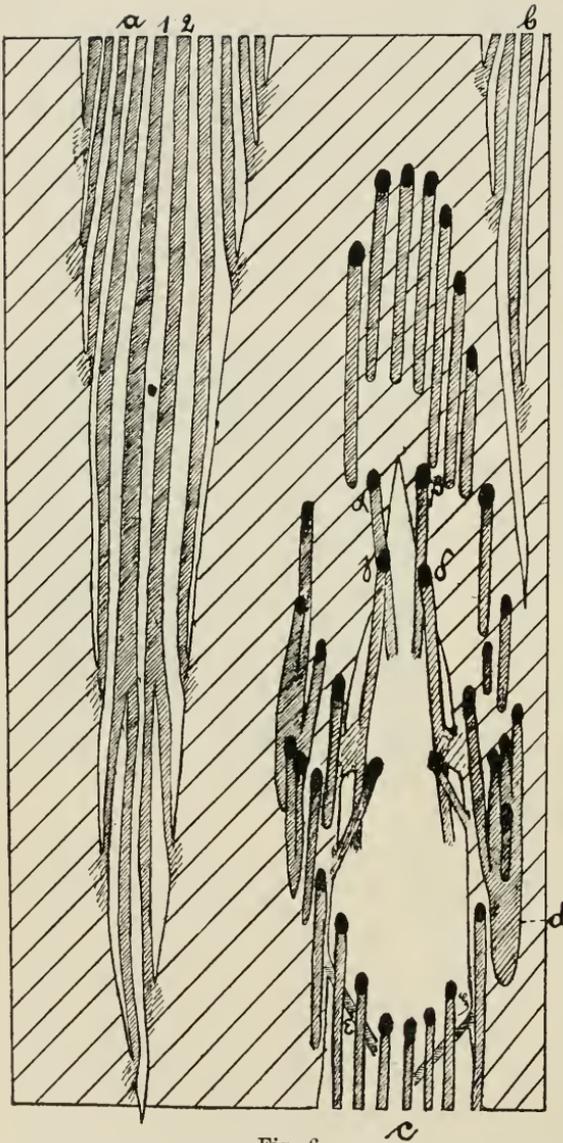


Fig. 6.

Verlauf der Blattspurbündel im Stamme von *Alsophila crinita*, von aussen gesehen, auf die abgerollte Stammzylinderfläche projiziert. Die Hauptbündel sind weit und die Blattspurbündel eng schraffiert. *a, b, c* Blattlücken, *d* sich in der Rinde vereinigende Blattspurbündel, *1, 2* sich in der Blattlücke teilende Bündel, *α, β, γ, δ, ε, ζ* in das Mark eintretende Gefässbündel.

laufen schräg abwärts die innere Rinde hinter und vereinigen sich in der Blattlücke mit den nach aussen gebogenen Rändern der beiden Hauptgefässbündel, die diese Lücke begrenzen.

Häufig kommt es vor, dass sich mehrere Bündel in der Rinde vereinigen, bevor sie in die Hauptbündel eintreten (Fig. 6, *d*). Andererseits ist es nicht selten, dass sich namentlich die untersten Blattspurbündel in der Blattlücke teilen, ehe sie sich mit den

Hauptbündeln vereinigen (Fig. 6, *1, 2*). Eine Ausnahme machen die einzeln stehenden Bündel in der Öffnung des oberen Halbmondes, welche durch die Blattlücke hindurch in das Mark eintreten (Fig. 6, *α, β, γ, δ*). Der V-förmige Querschnitt der Blattspurbündel ist in der Rinde des Stammes mehr oder weniger verwischt, da sich die beiden umgebogenen

Ränder eines solchen Bündels häufig nähern, so dass eine U-Form entsteht, oder auch indem die Hadromelemente der beiden Ränder mit einander verschmelzen, so dass ein O-förmiges Bündel entsteht. Bei den mark- und rindenständigen Bündeln ist diese Veränderung noch stärker ausgeprägt.

Im Stamme und in den Blattstielen von *Lygodium dichotomum* ist nur ein einziges axiles Gefässbündel, eine einfache Stele, vorhanden, die einen ungefähr kreisförmigen Querschnitt hat.

Im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum* kommen drei vollständig getrennte Schizostelen vor, die durch das ganze Rhizom verlaufen und einen elliptischen Querschnitt haben. Das eine dieser Bündel ist stärker als die beiden anderen. Aus diesem stärkeren zweigen sich die Blattstielbündel ab, während aus den beiden anderen die Wurzelbündel entstehen (Fig. 7). Untereinander stehen diese drei durch allerdings nicht häufige Bündelanastomosen in Verbindung. Im Blattstiele sind 2 Bündel vorhanden, die, wenn sie in das Rhizom eintreten, sich jedes wieder in 2 Bündel teilen. Die beiden Teilbündel eines Blattstielbündels verlaufen im Rhizom nach entgegengesetzten Richtungen, bis sich von diesen 4 Teilbündeln je 2 in gleicher Richtung verlaufende zu einem vereinigen, worauf die Verschmelzung mit dem stärksten der 3 Rhizombündel eintritt (Fig. 7).

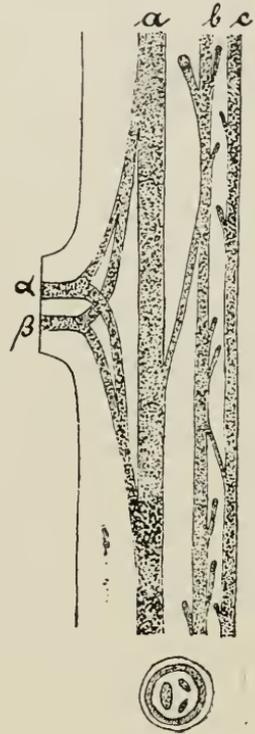


Fig. 7.

Gefässbündelverlauf im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum*, auf die abgerollte Rhizomzylinderfläche projiziert, von innen gesehen; a, b, c die 3 Rhizombündel, α , β die beiden Blattstielbündel, b und c mit Wurzelbündeln.

b. Form und Verlauf der mark- und rindenständigen Bündel.

Im Stamme der meisten Baumfarne kommen ausser dem Bündelrohr auch noch mark- und rindenständige Gefässbündel vor. Besonders das Mark der *Cyathea*- und *Alsophila*-arten ist vollkommen durchsetzt von ihnen, während die Rinde spärlicher damit versehen

ist. Der Ursprung der markständigen Bündel ist ein doppelter. Die meisten kommen aus den Blättern durch die Blattlücken hindurch schräg ins Mark herunter, und dann sind es immer diejenigen Bündel, welche in dem oberen Halbmondraum der Blattstielbündel einzeln stehen (Fig. 4, A und Fig. 6, α , β , γ , δ). Manchmal kommt es auch vor, z. B. bei *Cyathea Imrayana*, dass andere Blattstielbündel ins Mark hinabsteigen. Der andere Ursprung ist derjenige, dass sich von den nach aussen gekrümmten Rändern der Hauptbündel markständige Bündel abzweigen und ins Mark eintreten (Fig. 6, ϵ , ζ).

Im Marke selbst vereinigen sich sehr häufig diejenigen Bündel, die aus einer Blattlücke stammen, untereinander oder sie verschmelzen mit solchen, die aus einer nebenan befindlichen oder weiter unten liegenden Blattlücke ihren Ursprung haben. De Bary erwähnt auch¹, dass einige im Marke blind endigen sollen. Ich selbst habe dies nicht beobachten können, trotzdem ich bei *Alsophila crinita* auf successiven Stammquerschnitten, die mit einer sehr feinen Säge angefertigt wurden und etwa eine Dicke von $\frac{3}{4}$ mm hatten, etwa 10 markständige Bündel verfolgt habe. Alle vereinigten sich entweder untereinander oder mit solchen aus einer seitlichen oder weiter unten befindlichen Blattlücke. Manche wurden allerdings so klein, dass man sie mit blossem Auge nicht mehr wahrnehmen konnte; aber mit Hilfe einer schwachen Vergrößerung bei auffallendem Lichte war es leicht, ihren Verlauf zu verfolgen. Wenn daher blinde Endigungen wirklich vorkommen, was ohne weiteres nicht von der Hand zu weisen ist, so müssen sie mindestens bei *Alsophila crinita* sehr selten sein; das schliesst nicht aus, dass sie bei anderen Arten häufiger sind.

Um eine genaue Vorstellung von dem Verlauf aller dieser Bündel zu erhalten, wollen wir successive Stammquerschnitte von *Alsophila crinita* verfolgen. Wir fangen oberhalb einer Blattspur an. Das angeschnittene Hauptbündel ist W-förmig (vergl. auch Fig. 6). Weiter unten treten dann die obersten Blattspurbündel in den Stamm ein (Fig. 3, α) und vereinigen sich teilweise mit diesem W-förmigen Bündel. Hierauf teilt sich dieses Hauptbündel in 2 V-förmige, worauf das oberste Paar der 4 allein stehenden Blattspurbündel (Fig. 6, α , β) in den Stamm eintritt, die innere Rinde durchsetzt und durch die Blattlücke in das Mark eintritt. Alsdann tritt das

zweite Paar dieser 4 Bündel (Fig. 6, γ , δ) in den Stamm ein. In der Blattlücke schicken sie eine ziemlich breite Anastomose in den nahen Rand der benachbarten Hauptbündel und treten ebenfalls in das Mark ein. Von den nach aussen gebogenen Rändern der Hauptbündel zweigen sich unterdessen fortgesetzt rindenständige Bündel ab. Die jetzt folgenden Querschnitte zeigen eine grössere Strecke weit nichts besonderes; man sieht nur die Blattspurbündel sich mit den Hauptbündeln vereinigen, sowie rindenständige Bündel von den letzteren sich abzweigen. Jetzt erscheinen die Blattspurbündel des unteren Halbmondes im Stammquerschnitt, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass sich in der inneren Rinde des Stammes von ihnen die Luftwurzelsbündel abtrennen, die fast radial von der Abtrennungsstelle die innere Rinde durchsetzen und nach Durchbrechung des mechanischen Aussenringes mit den Luftwurzeln ins Freie treten (in Fig. 6 nicht gezeichnet). Auf einem Querschnitt fast am unteren Rande der Blattspur sieht man ein drittes Paar markständiger Bündel entstehen, (Fig. 6, ϵ , ζ), die keinen direkten Anschluss an die Blattspurbündel haben; denn sie entstehen auf beiden Seiten der Blattlücke aus den Hauptbündeln, die diese Lücke begrenzen. Unterhalb der Blattspur setzt sich die Blattlücke noch eine grosse Strecke weit fort, die oft noch länger ist als die Blattspur selbst. Gerade an dieser Stelle trennen sich besonders viele Luftwurzelsbündel von den Blattspurbündeln, die diese untere Partie der Blattlücke bis zu Ende begleiten. Bevor sich die Blattlücke schliesst, hat sich auch das letzte Blattspurbündel mit den Hauptbündeln vereinigt, die, jetzt verschmolzen, wieder ein W-förmiges Bündel wie vorher bilden.

Bei *Cyathea usambarensis* sind die Verhältnisse ebenso; nur die Luftwurzeln fehlen.

Andere Verhältnisse haben wir jedoch im Stamme von *Cyathea Imrayana*. Hier treten die beiden obersten Bündel des oberen Halbmondes der Blattspurbündel direkt durch die Blattlücke in das Mark ein, ausserdem dann auch die beiden hier vorhandenen allein stehenden Blattspurbündel, die im Stamme durch je eine Anastomose mit dem benachbarten Hauptbündel verbunden sind. Ein drittes Paar markständiger Bündel ist nicht vorhanden.

Die mark- und rindenständigen Bündel fehlen bei *Dicksonia Karsteniana*; nach Mettenius trifft dies für die ganze Gruppe

der Dicksonieen zu, also auch für *Cibotium* u. s. w. Die rindenständigen Bündel allein fehlen bei *Hemitelia capensis*, ausserdem auch noch bei *Cyathea arborea* und *Alsophila microphylla* (Mettenius). Alle übrigen Baumfarne, die ich zur Verfügung hatte, besitzen beide Arten von Nebenbündeln.

Die rindenständigen Bündel trennen sich, wie schon oben erwähnt, in den Blattlücken von den Rändern der Hauptbündel ab und halten sich gewöhnlich ganz in der Nähe der äusseren Stereomscheide dieser Bündel. Es kommt aber auch seltener vor, dass sich diese rindenständigen Bündel von den Blattspurbündeln abzweigen, wenn sich diese schon innerhalb der Stereomscheiden der Hauptbündel befinden und im Begriffe stehen sich mit ihnen zu vereinigen. Niemals kommt es jedoch vor, dass ein Blattspurbündel direkt in die Rinde hinuntersteigt und zu einem rindenständigen Bündel wird, wie es ja im Marke der Fall ist. Die Zahl dieser aus einer Blattlücke entstehenden Rindenbündel ist nicht wie für die Markbündel konstant aber gewöhnlich viel grösser als bei diesen. Ich habe bis 14 in einer Blattlücke gezählt.

Der Querschnitt der Rindenbündel ist gewöhnlich viel kleiner als der der markständigen. Die V-Form ist hier gänzlich verloren gegangen. Die aus einer Blattlücke entstehenden Rindenbündel vereinigen sich häufig untereinander in der Rinde oder legen sich an solche an, die aus einer anderen Blattlücke stammen. Nach de Bary¹ sollen auch hier einige blind endigen.

Die übrigen Farnstämme, die mir zur Verfügung standen, waren zu kurz, als dass ich genaue Untersuchungen über den Verlauf dieser Bündel hätte anstellen können.

Fragen wir jetzt nach der physiologischen Leistung der mark- und rindenständigen Bündel, so dürfte diese Frage nicht schwer zu beantworten sein, wenn man weiss, dass Mark und Rinde der Baumfarne als Stärkespeicher fungieren. Bei *Cyathea usambarensis* und *Alsophila crinita* sind die betreffenden Zellen buchstäblich vollgepfropft mit Stärkekörnern, ähnlich wie es im Marke der Sago-palmen der Fall ist.

Es liegt auf der Hand zu vermuten, dass diejenigen Blattstielbündel, welche aus dem Blatte direkt ins Mark eintreten (Fig. 6, α , β), dazu dienen, überflüssige Kohlehydrate im Marke abzulagern. Dass etwa die Blätter aus dem Marke Wasser aufnehmen sollten, ist

wohl im Ernst nicht anzunehmen, da ja die übrigen etwa 30 Blattstielbündel mit dem Bündelrohr in Verbindung stehen. Eine weitere Stütze findet diese Vermutung noch darin, dass die mechanische Scheide, die diese für das Mark bestimmte Bündel im Blattstiele rings umgibt, sich schon in der Rinde in mehrere Stränge auflöst, die sich von der Endodermis eines solchen Bündels ein Stück entfernen. In den Zwischenraum treten dann gewöhnliche Parenchymzellen ein. Dadurch kommt das Bündel allseitig mit den Speicherzellen in Berührung, und die Abgabe der Kohlehydrate wird sehr erleichtert. Dazu kommt noch, dass die Endodermis aller markständigen Bündel gänzlich unverkorkt ist, weshalb der Durchtritt von Wasser und Nährstoffen keinen Widerstand findet.

Diejenigen Markbündel, die nicht die Fortsetzungen von Blattstielbündeln sind, die aber mit den Hauptbündeln zusammenhängen (Fig. 6, ϵ , ζ), haben natürlich eine andere Funktion, wahrscheinlich wohl diese, die im Marke gespeicherten Kohlehydrate nach Bedarf schneller in die Hauptbündel zu schaffen, als es durch die Markzellen selbst möglich wäre. Dies ist um so einleuchtender, als ein solches Hauptbündel vom Marke und von der Rinde durch je eine ungefähr 2,5 mm dicke Stereomscheide abgesperrt ist, die natürlich dem Durchtritt von Wasser und Nährstoffen grossen Widerstand bietet, wenn nicht denselben unmöglich macht. Nur an den Grenzen der Blattlücke, wo die beiden Scheiden zusammenstossen, sind mehrere Längsspalten vorhanden, durch die die Blattspurbündel eintreten und mark- und rindenständige Bündel austreten. Durch diese Spalten hindurch ist daher allein eine Kommunikation der Rinde und des Markes mit dem Bündelrohr möglich (Fig. 2 und 3).

Diejenigen markständigen Bündel, die sowohl die Fortsetzung eines Blattspurbündels sind als auch durch eine Anastomose mit dem Bündelrohr in Verbindung stehen (Fig. 6 γ , δ), haben natürlich die beiden eben beschriebenen Funktionen oder genauer drei. Die Hauptfunktion eines solchen markständigen Bündels ist sicherlich die Ablagerung von Stärke im Marke. Durch die Anastomose können aber zweitens die Assimilate des Blattes direkt in das Hauptbündel übergeführt werden, und drittens ist es auch möglich, dass die im Marke gespeicherten Stoffe durch die Anastomose in die Hauptbündel geleitet werden können. Dieser dritte Fall wird

wahrscheinlich dann eintreten, wenn das Blatt abgestorben ist. Bei *Cyathea Imrayana* ist dies sogar die einzige Möglichkeit, die Kohlehydrate aus dem Marke schnell in die Hauptbündel hineinzubekommen, da, wie oben erwähnt, besondere Bündel für die Leitung der gespeicherten Stoffe aus dem Marke in das Bündelrohr nicht vorhanden sind.

Bei den rindenständigen Bündeln liegen die Verhältnisse ebenso wie bei den markständigen; denn die Rinde unterscheidet sich hinsichtlich ihres Stärkegehaltes in keiner Weise vom Marke. Diejenigen wenig zahlreichen Bündel also, die sich von den Blattspurbündeln abtrennen, werden als Nebenfunktion die Leitung von Assimilaten in die Rinde besorgen, um sie dort abzulagern, während die übrigen wohl mehr zum Rücktransport der gespeicherten Kohlehydrate in die Hauptbündel dienen. Die Ausbildung aller dieser mit den Hauptbündeln zusammenhängenden Nebenbündel hat auch noch den Vorteil, dass Marke und Rinde leicht mit Wasser versorgt werden können. Durch die allseitige Verbindung einerseits der markständigen und andererseits der rindenständigen Bündel untereinander kann der ganze Stamm nicht nur in der Blattregion sondern in seiner ganzen Länge als Stärkespeicher benutzt werden. Dies ist auch in der Tat der Fall; denn ich habe bei *Cyathea usambarensis* keinen Unterschied in der Menge der Stärke weder im oberen noch im unteren Teile des Stammes gefunden.

Sehr wahrscheinlich ist es auch ferner, dass die Blattspurbündel, die sich mit den Hauptbündeln vereinigen, Kohlehydrate an die Rinde abgeben können; denn ihre mechanische Scheide wird in der Rinde ebenfalls in mehrere Streifen aufgelöst, die von dem Bündel abrücken. In den Zwischenraum treten dann parenchymatische Rindenzellen ein, genau wie bei den markständigen Bündeln. Die Endodermis ist hier ebenfalls unverkorkt und würde einem Austausch von Nährstoffen keinen Widerstand bieten. Die Blattspurbündel können auf diese Weise sogar, wenn sie sehr dicht stehen wie bei *Hemitelia capensis*, die rindenständigen Bündel überhaupt überflüssig machen. Sicherlich ist dies auch bei den beiden anderen von Mettenius angeführten und oben erwähnten *Alsophileen* der Fall.

Das Fehlen der mark- und rindenständigen Bündel bei *Dicksonia Karsteniana* ist vielleicht dadurch zu erklären, dass dieser

Baumfarn auf einer niedrigeren Stufe der Entwicklung stehen geblieben ist. Der Transport der Kohlehydrate nach dem Leitparenchym der Hauptbündel ist also hier nur durch die Speicherzellen selbst möglich. Diese sind ihrer Funktion als leitende Organe dadurch angepasst, dass sie in Reihen angeordnet sind, was ich bei den Alsophleoen nicht habe wahrnehmen können. Dadurch wird der Transport der Reservestoffe wenigstens einigermaßen erleichtert.

c. Hadrom.

In den Wedelstielen und im Stamme der meisten Farne sind die Gefässbündel hadrocentrisch gebaut, d. h. das Leptom umgibt das Hadrom allseitig. Dies trifft auch für die Stämme und die Wedelstiele der Baumfarne zu. In sehr vielen Rhizomen und in allen Wurzeln der Farne geht der concentrische Bau in den radialen über, d. h. das Hadrom durchbricht an einzelnen Stellen, nämlich gegenüber den Primordialgefässgruppen, den Leptomring und grenzt unmittelbar an die Parenchymseide. Das Rhizombündel von *Polypodium glaucophyllum*, das *Haberlandt* abbildet, kann daher als ein diarches radiales Gefässbündel angesehen werden, wie es auch in den Wurzeln aller unserer Farne vorhanden ist (vergl. Fig. 8).

Das Hadrom der von mir untersuchten Farne besteht aus Tracheiden und Hadromparenchym. Echte Gefässe kommen nur bei sehr wenigen Farnen vor, z. B. bei *Pteridium aquilinum*. Bei den Baumfarnen sind die Tracheiden von auffallender Grösse, namentlich im Bündelrohr. Ihre Weite beträgt hier bis 120μ und ihre Länge bis 3 cm. Es sind gewöhnliche Treppentracheiden, deren quergestellte Tüpfel an den Wänden, an denen 2 Tracheiden zusammenstossen, fast über die ganze Wand verlaufen, während an den Wänden, die an Hadromparenchym grenzen, gewöhnlich mehrere Längsreihen von kurzen Tüpfeln vorhanden sind.

Die Tracheiden sind verholzt, d. h. sie geben mit Phloroglucin und Salzsäure die bekannte rote Färbung, die nach *Czapek*²⁰ von einem in verholzten Membranen immer vorhandenen Stoffe, den er Hadromal nennt, herrührt.

Die Zellen des Hadromparenchyms der Baumfarne haben ungefähr eine Weite von 35μ und eine Länge von 80μ . Die Zellen

führen ausser einem lebenden Protoplasten häufig kleinkörnige transitorische Stärke, was andeutet, dass sie als eine ihrer Funktionen die Leitung von Kohlehydraten zu besorgen haben.

Die Tracheiden von *Lygodium dichotomum* sind ebenfalls sehr

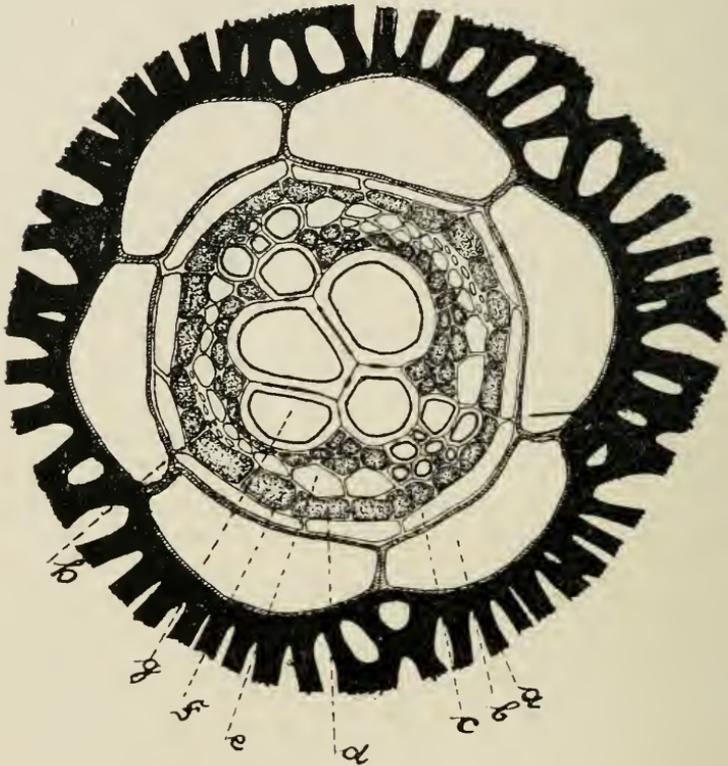


Fig. 8.

[Querschnitt durch das Gefässbündel einer Wurzel von *Lygodium dichotomum*.

a Stereom, *b* Speicherzellen, *c* Endodermis, *d* Pericambium, *e* Siebröhren,
f Hadromparenchym, *g* Tracheiden, *h* Protoplectom.

weit und lang, was ja bei einer Kletterpflanze weiter nicht Wunder nehmen darf. Sie erreichen ungefähr dieselbe Grösse wie bei den Baumfarren und sind ebenfalls verholzt wie auch die viel kleineren Tracheiden von *Drymoglossum heterophyllum*.

d. Protohadrom.

Das Protohadrom der Baumfarne ist in mancher Beziehung interessant. Die grossen concentrischen V-förmigen Bündel des Bündelrohres sind diarch; denn die Primordialgefässgruppen kommen an 2 getrennten Stellen des Hadroms und zwar an den nach aussen gebogenen Kanten dieser Bündel vor. Bei *Dicksonia Karsteniana* liegen sie gänzlich ausserhalb der sekundären Tracheiden, während dies bei meinen übrigen Baumfarnen, die sämtlich zur Gruppe der *Alsophileen* gehören, merkwürdigerweise nicht der Fall ist; denn die primären Tracheiden sind hier von den sekundären rings umgeben. Dieses abweichende Verhalten dürfte wohl schwer zu enträtseln sein. Alle übrigen Gefässbündel des Stammes und der Blattstiele der Baumfarne sind concentrisch und monarch. Die Protohadromelemente befinden sich in der Mitte der V-förmig gebogenen Bündel auf der konkaven Seite, und zwar dicht neben den sekundären Tracheiden, wie es besonders deutlich in den noch unentwickelten Blattstielen von *Cyathea usambarensis* zu sehen ist. Bei den mark- und rindenständigen Bündeln, die gewöhnlich einen O-förmigen Querschnitt zeigen, liegen diese Elemente in der Mitte des Bündels, von den sekundären Tracheiden rings umgeben. Manchmal bekommt man Schnitte durch mark- und rindenständige Bündel die 2 Primordialgefässgruppen enthalten. Man darf sich dadurch nicht irre führen lassen; denn diese gehören 2 verschiedenen Bündeln an, die sich vereinigt haben und deren Protohadromgruppen eine ganze Strecke nebeneinander verlaufen, ehe sie zu einem Strange verschmelzen.

In den schon erwähnten 3 grossen Sammelbündeln des Wedelstieles dicht unterhalb der Spreite (Fig. 4, B) sind die Protohadromgruppen der Einzelbündel gänzlich getrennt erhalten geblieben, so dass man häufig mehr als 10 dieser Gruppen in einem solchen Sammelbündel findet.

Die Luftwurzeln der Baumfarne besitzen ein axiles radiales Bündel, das je nach der Grösse 2 bis 4 Protohadromgruppen enthalten kann. Echte Wurzeln der Baumfarne standen mir nicht zur Verfügung. Dass aber in diesen die Gefässbündel ähnlich wie in den Luftwurzeln gebaut sind, zeigt der Querschnitt durch eine Wurzel von *Alsophila australis* bei Dippel (3, S. 476), die ein radiales tetrarches Gefässbündel enthält.

Die Gefässbündel im Stamm und in den Blattstielen von *Lygodium dichotomum* sind hadrocentrisch und scheinen 2 Protohadromgruppen zu enthalten, während die Wurzelbündel radial und diarch sind (Fig. 8).

Radial und diarch sind auch sämtliche Rhizom- und Wurzelbündel von *Drymoglossum heterophyllum*.

Die zuerst aus einem Procambiumstrang entstehenden Protohadromelemente der Baumfarne sind Ring- und Spiralgefässe, vorwiegend die ersteren. Aber schon kurze Zeit nach deren Bildung gesellen sich netzartig verdickte Gefässe zu ihnen, und zwar bereits dann, wann die Differenzierung der sekundären Gefässe eben erst angedeutet ist. In ausgewachsenen Stammteilen findet man selten gut erhaltene Primordialgefässe; sie sind gewöhnlich in lauter kurze Stücke zerrissen, ebenso auch die Netzgefässe. Da sie aus einer einzigen Zelle bestehen, müssen sie ebenso als Tracheiden bezeichnet werden, wie die sekundären Gefässe.

e. Thyllen.

Das Vorkommen von Thyllen bei Farnen ist sehr selten. Bisher führt nur Conwentz² für die Blattstielbündel von *Cyathea insignis*, einem in Mexico und Westindien einheimischen Farne, einen solchen Fall an. Ich bin nun in der glücklichen Lage, auch für *Cyathea usambarensis* das Vorkommen von Thyllen konstatieren zu können. Hier befinden sich diese in die Gefässe hineinragenden Auswüchse des Hadromparenchyms in älteren Blattstielen und in vielen markständigen Bündeln. Dieses Verstopfungsgewebe tritt zuerst in den Protohadromgruppen auf, und auf Querschnitten fällt diese Stelle sofort durch die ziemliche Grösse der Thyllen auf, die häufig einen doppelt so grossen Durchmesser haben als die umgebenden Parenchymzellen, deren Aussackungen sie bilden. Auf Längsschnitten findet man zwischen den ziemlich unregelmässigen Wänden der Thyllen die Fetzen der ehemaligen Primordialgefässe. Aber auch in den sekundären Tracheiden des Blattstieles treten die Thyllen auf. Die einzelnen Aussackungen berühren sich immer gegenseitig und lassen keine Lücken zwischen sich bestehen. Es ist daher kein Zweifel, dass sie hier als Verstopfungseinrichtungen fungieren. Im Bündelrohr und in den rindenständigen Bündeln habe ich keine Thyllen gefunden.

Bei den anderen Baumfarne habe ich ebenfalls keine bemerken können. Dafür habe ich aber in manchen sekundären Tracheiden des Bündelrohres von *Alsophila crinita* einen braunen ölartig aussehenden Stoff gefunden, der das Lumen vollständig ausfüllt und sehr widerstandsfähig gegen Kalilauge und Säuren ist. Wir haben es hier mit einer Verstopfungseinrichtung anderer Art zu tun, die man namentlich bei dikotylen Bäumen längst kennt.

f. Leptom.

Für das Studium des Leptoms der Farne, das immer noch viele unaufgeklärte Punkte bietet, gibt es wohl kaum besseres Material als die Baumfarne. Hier sind nämlich die eiweisleitenden Elemente von ziemlicher Grösse, besonders im Bündelrohr des Stammes. Die Weite der Siebröhren in den Hauptbündeln beträgt bis 45μ und ihre Länge 5 mm und darüber. Sie umgeben hier das Hadrom in 2 Reihen, die durch parenchymatische Zellen getrennt sind (Fig. 9). Die äussere Siebröhrenreihe wird sehr häufig auf grosse Strecken hin durch Leptomparenchym ersetzt, während die innere Reihe viel geschlossener ist und nur an einzelnen Stellen parenchymatische Unterbrechungen zeigt. Ausserdem befinden sich im Leptom zahlreiche parenchymatische Durchlasstellen, die auch das Protoleptom durchsetzen und die Verbindung zwischen Hadromparenchym und Parenchymascheide herstellen (Fig. 9, oben.)

Die Siebröhren der Baumfarne sind an den Enden zugespitzt, wie es bei allen Farne und auch den Gymnospermen der Fall ist. Im Bündelrohr sind ihre Wände teils mit Siebtüpfeln teils mit gewöhnlichen Tüpfeln versehen. An den Wänden, die an Siebröhren grenzen, sind Siebtüpfel vorhanden und an der Grenze gegen

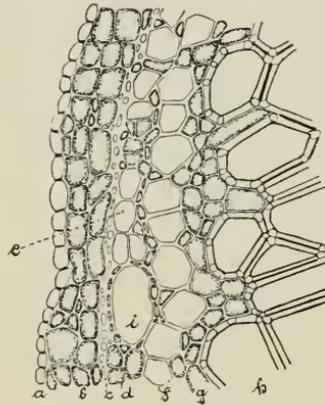


Fig. 9.

Querschnitt durch das Leptom eines Hauptbündels des Stammes von *Cyathea usambarensis*.

a Endodermis, *b* Parenchymascheide, *c* Protoleptom, *d* Leptomparenchym, *e* äussere Siebröhrenreihe, *f* innere Siebröhrenreihe, *g* Hadroparenchym, *h* Tracheiden, *i* Exkretbehälter.

Parenchym, wie es scheint, nur einfache Tüpfel. Auffallend ist bei *Cyathea usambarensis* die bedeutende Grösse der Siebtüpfel namentlich an den Siebröhren der äusseren Reihe, wo sie auch durch Verdickungsleisten in mehrere Felder geteilt sind. Ihre Form ist gewöhnlich elliptisch mit quergestellter grosser Axe. Die Siebtüpfel der inneren Siebröhrenreihe sind kleiner und rundlicher und selten gefeldert.

Alle Siebtüpfel enthalten eine grosse Menge von merkwürdig kleinen Siebporen, von denen ich annehme, dass sie wirkliche Löcher sind wie bei den Angiospermen. Für die Farne wird dies nämlich von manchen Autoren bestritten. Indessen hat Poirault²³ für die Siebröhren mancher einheimischer Farne mit Bestimmtheit Löcher in den Siebtüpfeln nachgewiesen und es sehr wahrscheinlich gemacht, dass dies auch für die übrigen Farne zutrifft. Sehr deutlich treten die Siebtüpfel nach der Färbung mit Genthianaviolett in alkoholischer Lösung hervor; die Schliesshäute der Tüpfel sind dann viel schwächer als die Wand der Siebröhre gefärbt.

Der Inhalt der Siebröhren ist ein dünner Saft, in welchem sich kleine ungefärbte oder gelblich gefärbte Körnchen befinden, die an den Wänden ziemlich fest haften und häufig die Siebporen verstopfen. Diese Körnchen zeichnet eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge und Salzsäure aus. Mit Jod färben sie sich gelb. Diese Reaktion führt auch de Bary¹ für den Siebröhreninhalt anderer Baumfarne und Potonié¹⁵ für den unserer einheimischen Farne an.

Das Parenchym des Leptoms in den Hauptbündeln der Baumfarne besteht aus 2 verschiedenen Elementen. Manche Zellen, die namentlich die Unterbrechungsstellen der Siebröhrenreihen ausfüllen, unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Grösse kaum vom Hadromparenchym. Diese bilden wohl das eigentliche Leptomparenchym. Hingegen die Parenchymzellen der anderen Art, die sich namentlich zwischen den beiden Siebröhrenreihen befinden, sind viel schmaler und kürzer. Sie besitzen einen ziemlich grossen Zellkern und sind sehr plasmareich. Mit dem Leptomparenchym haben sie die einfache Tüpfelung gemeinsam. Da sie immer an Siebröhren grenzen, sind sie vielleicht als Geleitzellen-ähnliche Elemente aufzufassen, die dieselbe unbekannte Funktion haben wie die Geleitzellen der Angiospermen (Fig. 9).

Das Leptom der Blattstielbündel von *Cyathea usambarensis*

zeigt ein ganz anderes Bild wie im Stamm (Fig. 10). Auf Querschnitten sieht man nichts mehr von 2 Siebröhrenreihen, sondern eine grosse Anzahl viel engerer regellos gestellter Zellen, manche mit grossem Plasmareichtum, die meisten ohne deutlichen Primordialschlauch; die ersteren sind Parenchymzellen, die anderen eiweissleitende Zellen. Auf Längsschnitten sieht man gewöhnlich gar keine Siebtüpfel mehr, sondern neben Leptoparenchym langgestreckte und an den Enden zugespitzte Zellen mit einfachen Tüpfeln, die aber denselben Inhalt haben wie die Siebröhren der Hauptbündel des Stammes. Auch hier sind die Wände mit den kleinen ziemlich fest haftenden Körnchen bedeckt, die sich mit Jod gelb färben. Diese Zellen haben bei *Cyathea usambarensis* noch eine bemerkenswerte Besonderheit. Nämlich sie sind besonders an der Basis älterer Blattstiele mit netzförmigen ziemlich weit stehenden Verdickungsleisten versehen, die nach den oberen Teilen der Blattstiele hin immer undeutlicher werden und in jüngeren Blattstielen gar nicht vorhanden sind. Nach ihrem Inhalt zu urteilen, haben wir es also sicher mit Eiweiss leitenden Zellen zu tun, die die Siebröhren vertreten. Ich will sie daher „unechte Siebröhren“ nennen. Ob sie mit den Cambiformzellen *Haberlands*²³ identisch sind, kann ich ohne weiteres nicht behaupten, aber möglich ist dies. Das Vorkommen dieser einfach getüpfelten eiweissleitenden Zellen ist auch wohl der Grund, dass man in den Wedelstielen unserer einheimischen Farne so selten echte Siebröhren gefunden hat, während es ein leichtes ist, sie in den Rhizomen nachzuweisen.

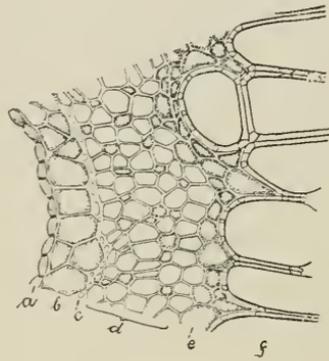


Fig. 10.

Querschnitt durch das Leptom eines Blattstielbündels von *Cyathea usambarensis*.

(Dieselbe Vergrösserung wie Fig. 9.)

a Endodermis, *b* Parenchymseide, *c* Protopleptom, *d* Leptom, *e* Hadromparenchym, *f* Tracheiden.

Ausserdem sind in den Wedelstielbündeln der Baumfarne auch echte Siebröhren vorhanden, bei *Cyathea usambarensis* allerdings nur in geringer Anzahl und fast immer in Gruppen zu mehreren beisammen. Ihre ungefähr kreisrunden Siebtüpfel sind ziemlich

klein und stehen gewöhnlich weit auseinander. Eine Anordnung der Siebtüpfel in Gruppen, wie sie Dippel (3, S. 286) für *Cyathea medullaris* abbildet, habe ich hier nicht beobachten können. Das scheint also für die verschiedenen Arten verschieden zu sein. Geleitzellen-ähnliche Elemente habe ich im Leptom der Blattstiele nicht wahrgenommen.

In den mark- und rindenständigen Bündeln kommen gleichfalls echte und unechte Siebröhren vor, die ersteren jedoch in der Mehrzahl, also gerade umgekehrt wie im Blattstiele.

Sehr merkwürdig ist das Leptom des Stammes von *Lygodium dichotomum* gebaut. Auf Querschnitten umgibt es rings das Hadrom; aber an 2 ungefähr gegenüberliegenden Stellen ist es besonders stark entwickelt und ragt dort ein ganzes Stück in das Hadrom hinein. Die Längsschnitte zeigen, dass nur an diesen beiden auffallenden Stellen echte Siebröhren vorhanden sind. Im ganzen übrigen Teile des Leptoms befinden sich neben Parenchym langgestreckte, an den Enden zugespitzte und einfach getüpfelte Elemente, die hier nicht netzförmig verdickt sind, dafür aber in älteren Stämmen eine stärkere Wand besitzen als die Siebröhren. Da ihr Inhalt mit dem der Siebröhren übereinstimmt, haben wir es hier ebenfalls mit „unechten Siebröhren“ zu tun.

In den Blattstielen der grundständigen Blätter sind die Verhältnisse dieselben; aber in den Blattstielen der Stammblätter fehlen im Leptom die beiden auffallend gross entwickelten Stellen. Es fragt sich also, ob auch die echten Siebröhren fehlen. Dies scheint in der Tat der Fall zu sein; denn ich habe trotz sehr vieler Längsschnitte, die ich daraufhin untersucht habe, keine finden können, wohl aber die bekannten „unechten Siebröhren.“ Das Fehlen der echten Siebröhren in kleinen Farnbündeln ist auch de Bary aufgefallen; denn er schreibt (1, S. 190): „Bei den kleineren Lycopodien, den Selaginellen, bei sehr vielen Filices mit kleinen und aus engen Elementen zusammengesetzten Gefässbündeln werden die Orte, wo sich die Siebröhren bei den bisher besprochenen Formen befinden, eingenommen von Elementen der gleichen Gestalt, Inhalts- und allgemeiner Wandbeschaffenheit, aber ohne deutliche Siebfelder oder Siebporen.“

Bei *Drymoglossum heterophyllum* habe ich sichere Ergebnisse wegen der ziemlichen Kleinheit der Leptomelemente nicht erhalten.

g. Protoleptom.

Primäre Leptomelemente, die bereits in den noch im Wachstum begriffenen Gefässbündeln in Funktion treten, kann man besonders bei Baumfarne, wo sie sehr schön entwickelt sind, gut beobachten (Fig. 9, c und 10, c). Sie umgeben rings das sekundäre Leptom, bilden aber keinen geschlossenen Ring, sondern lassen zahlreiche parenchymatische Durchgangsstellen offen. In den un- ausgewachsenen Hauptbündeln des Stammes kann man das Protoleptom sehr gut studieren. Bei *Cyathea usambarensis*, von der ich allein mehrere Stammscheitel besass, sieht man auf Querschnitten, dass die betreffenden Zellen schon im Jugendstadium collenchymatisch verdickt sind, ein Zeichen, dass sie auch zur Festigung des weichen Gewebes dienen. Diesen Standpunkt vertritt auch Bussow¹⁶. Auf Längsschnitten kann man deutlich 2 verschiedene Elemente unterscheiden, erstens echte Siebröhren, zweitens parenchymatische Collenchymzellen, beide mit unregelmässig verdickten Wänden. Die Siebröhren haben sehr schön ausgebildete, quer gestellte schmale Siebtüpfel. Im ausgewachsenen Stamme sind diese primären Siebröhren viel schmaler und länger als im Jugendzustand; die Siebtüpfel sind jetzt fast rund, was ein Zeichen ist, dass sich diese Zellen beim Längenwachstum mit ausgedehnt haben. Die Collenchymzellen, die im Jugendstadium gewöhnlich eine ellipsoidische Gestalt haben, sind mit einem sehr grossen Zellkern versehen, der oft mehr als die Hälfte ihres Lumens einnimmt. Bei der Streckung des Stammes wächst das obere und untere Ende dieser Zellen mit, so dass sie im ausgewachsenen Zustande eine langgestreckte und häufig zugespitzte Gestalt haben. Dieses Aussehen der Zellen ist auch wohl der Grund, dass man im Protoleptom der Farne so häufig echte mechanische Elemente gefunden haben will. Sicherem Aufschluss kann hier nur die Untersuchung des Procambiums geben, in welchem eine Anlage von echten Bastfasern wenigstens bei den Baumfarne nicht zu finden ist.

Im Protoleptom der Blattstielbündel von *Cyathea usambarensis* finden sich ebenfalls 2 Elemente und zwar dieselben wie im Stamme, also echte Siebröhren und Collenchymzellen. Auch hier sind schon in der Jugend beide Zellarten collenchymatisch verdickt. Merkwürdig ist es jedenfalls, dass hier das Protoleptom nur echte

Siebröhren hat, während sie im sekundären Leptom vollständig in den Hintergrund treten und dafür die beschriebenen „unechten Siebröhren“ vorhanden sind.

h. Parenchymscheide und Endodermis.

Das Mestom wohl aller Farne ist von einer Parenchymscheide umgeben, die nach aussen von einer Endodermis begrenzt wird. Die Parenchymscheide des Bündelrohres der Baumfarne ist gewöhnlich zweischichtig (Fig. 9), an manchen Stellen auch dreischichtig, selten vierschichtig. Man findet in den Zellen neben einem lebenden Protoplasten häufig feinkörnige transitorische Stärke, ein Zeichen, dass sie zur Kohlehydratleitung dienen. Diese Funktion wird auch dadurch angedeutet, dass sie in der Längsrichtung des Stammes gestreckt sind. Ihre Breite beträgt im Durchschnitt 35μ und ihre Länge 70μ . In den markständigen, rindenständigen sowie Blattstielbündeln ist die Parenchymscheide einschichtig und nur an wenigen Stellen auch zweischichtig (Fig. 10). Dasselbe gilt von den Gefässbündeln von *Lygodium* und *Drymoglossum*.

Die Endodermis der Baumfarne bietet in mancher Hinsicht Bemerkenswertes. Die Grösse der Zellen ist normal.

Radialer Durchmesser	15 μ
Tangentialer Durchmesser	22 μ
Länge	120 μ

Im Stamme sind ihre Wände stets unverkorkt, bis auf den Casparyschen Streifen, der hier schön ausgebildet ist. Dieses Fehlen der Verkorkung deutet wohl an, dass durch die ganze Endodermis hindurch der Durchtritt von Wasser und Nährstoffen möglich ist. Für die mark- und rindenständigen Bündel leuchtet dies auch ohne weiteres ein, da es ihre Funktion fordert. Aber auch die Endodermis der Hauptbündel grenzt an Stärke speichernde Parenchymzellen, die sich zwischen dem Gefässbündel und den beiden Stereomcheiden befinden (Fig. 2 und 3). Daher ist es sehr wahrscheinlich, dass auch die Hauptbündel die Fähigkeit haben, ausser durch mark- und rindenständige Bündel ebenfalls unmittelbar durch die Endodermis hindurch Kohlehydrate aufzunehmen. Bei *Dicksonia Karsteniana*, der bekanntlich die mark- und rindenständigen Bündel fehlen, ist dies sogar die einzige Möglichkeit, dass die gespeicherten Stoffe in die Gefässbündel hinein gelangen können.

Die Verkorkung des Casparyschen Streifens wird von Kroemer²⁴ und neuerdings von Rumpf²⁵ bestritten. Sie stützen diese Ansicht auf alle möglichen Farbenreaktionen. Möglich ist es ja, dass in dem Casparyschen Streifen der eine oder andere Stoff, der sonst in verkorkten Membranen vorhanden ist, fehlt und dafür ein anderer eingetreten ist, der die abweichende Färbung bedingt. Ob aber dadurch der Charakter der Verkorkung wirklich aufgehoben wird, ist doch sehr fraglich. Denn nach Czapek²⁹ ist das Suberin ein Sammelbegriff für verschiedene Stoffe, die dieselbe Funktion haben, nämlich die Membranen für Wasser und Luft undurchlässig zu machen. In Übereinstimmung mit verkorkten Membranen ist es jedenfalls, dass der Casparysche Streifen von konzentrierter Schwefelsäure nicht angegriffen wird.

Die Hauptfunktion der Casparyschen Streifen ist nach Schwendener²⁷ eine mechanische. Sie unterstützen die Endodermis in ihrer Funktion, die Turgordifferenzen innerhalb und ausserhalb des Gefässbündels unschädlich zu machen, auf das wirksamste. Das hohlzylindrische Netzwerk, das sie bilden, wirkt ähnlich wie die schützende Hülle eines Luftballons.

Arthur Meyer meint jedoch (25, S. 2), dass dem Casparyschen Bande eine besondere mechanische Bedeutung nicht zukomme. Dass in den Farnwurzeln die Bildung desselben zuerst über den Leptomgruppen auftritt, erklärt er damit, dass den Nährstoffen der Durchtritt durch die Radialwände der Endodermis verwehrt werden solle, während das Wasser leicht hindurch diosmieren könnte. Diese Annahme ist deswegen unwahrscheinlich, weil nicht einzusehen ist, was für einen besonderen Zweck der Durchtritt von Nährstoffen durch die Radialwände der Endodermis haben könnte.

Viel einleuchtender ist jedoch die Annahme, dass durch dieses ungleichmässige Auftreten des Casparyschen Streifens das bekanntlich sehr zarte junge Leptom vor einseitigem Turgordruck besonders geschützt werden soll, während die viel derberen Gefässe diesen Schutz nicht so nötig haben.

Die Endodermiszellen der Gefässbündel älterer Blattstiele von *Cyathea usambarensis* sind von einem hellbraunen Stoffe vollständig ausgefüllt, den auch Rumpf (25, S. 29) bei vielen Pterisarten gefunden hat. In diesem Falle sollen die Endodermiszellen verkorkt sein. Wenigstens hat Rumpf durch Färbung mit Sudan-

glycerin oder Scharlach R eine deutlich hervortretende Innenschicht an den Endodermiszellen wahrgenommen, die er für eine Suberinlamelle hält. Diese Schicht soll auch bei vielen anderen Farnen, z. B. *Struthiopteris germanica*, hier allerdings nur an den tangentialen Innenwänden, vorkommen (25, S. 25 ff.).

In den Endodermiszellen des Stammbüdels von *Lygodium dichotomum* habe ich ebenfalls den besagten braunen Stoff gefunden, der das Lumen vollständig ausfüllt.

Was die Verstärkungen der Endodermis durch dickwandige Nachbarzellen anlangt, die bei unseren einheimischen Farnen so häufig sind, so sind Stereomscheiden, die nur diesem Zwecke dienen, bei den Baumfarnen überhaupt nicht vorhanden. Im Stamme dieser Farne grenzt die Stereomscheide nirgends an die Endodermis, sondern sie ist immer in mehrere Streifen geteilt und von der Schutzscheide durch Stärke speichernde Parenchymzellen getrennt. In den Blattstielen grenzt jedoch die Stereomscheide direkt an die Endodermis, so dass kein Zweifel sein kann, dass sie hier als Verstärkung derselben fungiert. Diese Stereomscheide ist aber, namentlich an der Innenseite der Gefässbündel, so stark ausgebildet, dass sie sicher auch zur Festigung des Blattstieles dient. Alle diese Fälle sollen daher im mechanischen System ausführlicher behandelt werden (Fig. 5).

Im Stamme von *Lygodium dichotomum* sowie im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum* besitzen die Gefässbündel keine Stereomscheide.

Die Parenchymischeide und die Endodermis haben bei den Baumfarnen ebenso wie bei den meisten anderen Farnen ein gemeinsames Bildungsgewebe, das Haberlandt Coleogen nennt. Im Stamm der Baumfarne, wo die Gefässbündel an Parenchym grenzen, entsteht das Coleogen aus dem Grundmeristem. In den Blattstielen von *Cyathea usambarensis* jedoch, wo die Gefässbündel direkt an die Stereomscheide grenzen, entsteht das Gefässbündel und die dazugehörige Stereomscheide aus einem gemeinsamen Procambiumstrang, und demgemäss ist hier das Coleogen procambialen Ursprungs.

i. Parenchymatische Elemente ausserhalb der Gefässbündel.

Diese Gewebe möchte ich deshalb im Anschluss an das Leitungssystem behandeln, weil sie ebenfalls als eine ihrer Funktionen die Leitung von Kohlehydraten zu besorgen haben, während ihre andere Funktion die Speicherung dieser Stoffe ist. Im Parenchym der Blattstiele herrscht die erstere, in dem der Stämme und der Rhizome die letztere Funktion vor. Dies bemerkt man auch deutlich an der Form der Zellen. Im Blattstiel von *Cyathea usambarensis* sind die betreffenden Elemente bedeutend in die Länge gestreckt, während sie im Stamm nur wenig länger als breit sind. Ihre Breite beträgt hier etwa 70μ und ihre Länge 90μ . Die Zellen der Parenchymzone, die die Hauptbündel des Stammes umgibt, unterscheiden sich in keiner Hinsicht von den Mark- und Rindenzellen. Gewöhnlich ist diese Zone um das ganze Bündel herum gleichmässig stark entwickelt; nur bei *Dicksonia Karsteniana* habe ich häufig starke Erweiterungen derselben gefunden (Fig. 2, gegenüber x und y).

In den Luftwurzeln der Baumfarne kommt zwischen dem mechanischen Ringe und dem Gefässbündel gewöhnlich eine einschichtige Zone von Parenchymzellen vor. In den echten Wurzeln scheinen diese Zellen zu fehlen; denn auf dem Querschnitte durch eine Wurzel von *Alsophila australis*, den Dippel abbildet (3, S. 476), grenzt das Gefässbündel direkt an das Stereom.

Im Stamme von *Lygodium dichotomum* sind die Rindenzellen merkwürdigerweise verdickt und verholzt, was vielleicht dadurch zu erklären ist, dass sie bei diesem Kletterfarn mechanisch beansprucht werden. Im Rhizom sind diese Zellen unverdickt und dienen zur Stärkespeicherung. In den Wurzeln dieses Farns ist die innere Rindenzone bis auf eine einfache Schicht weniger aber sehr grosser Stärke speichernder Zellen zurückgegangen, deren Wände stark getüpfelt sind (Fig. 8, b). Ihr radialer Durchmesser beträgt 65μ , der tangentiale 150μ und ihre Länge etwa 100μ . Diese Zellen sind also beträchtlich viel breiter als lang.

Im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum* wird das parenchymatische Grundgewebe durch den mechanischen Ring in eine äussere und eine innere Rinde geteilt, deren Zellen nichts Besonderes bieten. In den Wurzeln fehlt die stärkespeichernde innere Rindenschicht wie auch bei sehr vielen anderen Farnen.

V. Das mechanische System.

a. Bau und Anordnung des mechanischen Systems.

Das mechanische System der Baumfarne ist ganz abweichend von dem jeder anderen Pflanzengruppe gebaut und angeordnet. Um uns über die Lage desselben zu informieren, betrachten wir Fig. 3, die einen Stammquerschnitt von *Cyathea usambarensis* darstellt. Alle schwarz gehaltenen Teile sind Stereom, das auch als natürliche Färbung ein dunkles Schwarzbraun zeigt. Wir sehen also, dass zu äusserst ein peripher gelegener mechanischer Ring vorhanden ist, dessen Wanddicke ungefähr 1,5 mm beträgt, während der Stammdurchmesser 60 mm ist. Das Verhältnis dieser beiden Zahlen ist also $\frac{1}{40}$. Es fragt sich daher, ob ein so dünner mechanischer Ring zur Herstellung der Biegefestigkeit des Stammes hinreicht. Die Biegefestigkeit eines Hohlzylinders hängt natürlich von der Güte des Materials ab, aus dem er besteht. In pflanzlichen Organen, wo er aus Bastfasern zusammengesetzt ist, muss er im Minimum $\frac{1}{7}$ bis $\frac{1}{8}$ des Organdurchmessers stark sein, um den Ansprüchen der Biegefestigkeit zu genügen, wie Schwenden er zuerst nachgewiesen hat. Für Schmiedeeisen könnte er eine etwas geringere Dicke haben, während er für Gusseisen etwas stärker sein müsste, um biegefest zu sein. Wir sehen also, dass das Verhältnis $\frac{1}{40}$ für Stereom bei weitem nicht ausreichen würde zur Herstellung der Biegefestigkeit des Stammes dieses Baumfarnes. Bei *Dicksonia Karsteniana* ist der äussere Stereomring etwas dicker aber ebenfalls nicht ausreichend.

Die Biegefestigkeit des Stammes ist dadurch hergestellt worden, dass bei allen Baumfarnen die beiderseitigen Stereomscheiden der Hauptbündel ausserordentlich stark entwickelt sind (Fig. 2 und 3). Die Dicke einer solchen Scheide ist bei *Cyathea usambarensis* etwa 2,5 mm, und die Stärke dieses dreifachen mechanischen Ringes von aussen bis zum inneren Rande der inneren Stereomscheide beträgt mit dem Füllgewebe 11 mm. Das Verhältnis dieser Dicke zum Stammdurchmesser ist ungefähr $\frac{1}{5,5}$ und liegt daher innerhalb der Grenzen der zur Herstellung der Biegefestigkeit nötigen Wanddicke eines Skelettringes.

Da die Stereomscheiden die Hauptbündel in einem sich un-

gefähr gleichbleibenden Abstände begleiten, so nehmen sie ebenfalls die Form derselben an. An einem V-förmigen Bündel sind also beide Scheiden gleichfalls V-förmig gebogen. Sie sind gewöhnlich in ihrem mittleren Teile, also an der am weitesten nach innen liegenden Stelle, am dicksten und werden an den nach aussen zeigenden Rändern allmählich etwas schwächer. Treten 2 V-förmige Hauptbündel zu einem W-förmigen zusammen, oder verwandelt sich ein V-förmiges in seinem Verlaufe allmählich in ein W-förmiges, so tun es auch die Stereomscheiden. Es entstehen auf diese Weise die wellenförmig gebogenen Scheiden, deren physiologische Leistung schon Potonié¹⁴ erkannt hat. Treten mehr als 2 solcher V-förmigen Scheiden zusammen, so ist die Wellblechform besonders schön ausgebildet (Fig. 2, a).

Es ist nicht schwer einzusehen, dass eine solche V-Scheide der Gefahr einer Einknickung viel weniger ausgesetzt ist als eine ungebogene Platte von gleichem Querschnitt. Denken wir uns eine solche ebene rechteckige Platte von b mm Breite und h mm Höhe, so wäre das Mass ihres Biegemomentes $W = \frac{b h^3}{12}$. Eine bei *Cy-*

thea usambarensis gemessene innere V-förmige Stereomscheide hatte die Dicke $h = 2,5$ mm und die Breite $b = 22,5$ mm. Das Mass ihres Biegemomentes wäre also im ungebogenen Zustande $\frac{22,5 \cdot (2,5)^3}{12}$.

Das ergibt ungefähr $W = 29$. Denken wir uns jetzt diese Platte in der Mitte längs gebogen, und zwar so stark, dass der Winkel zwischen den beiden Schenkeln des V gleich Null wird, so haben wir in diesem Falle augenscheinlich das Maximum der Biegefestigkeit erreicht, das bei einer solchen V-Scheide überhaupt erzielt werden kann. Die Breite dieses so entstandenen Trägers von rechteckigem Querschnitt wäre also jetzt $2 h$ und die Höhe $\frac{b}{2}$.

Das Mass des Biegemomentes ist also in diesem Grenzfall $W = \frac{2 h (\frac{b}{2})^3}{12} = \frac{h \cdot b^3}{48} = \frac{2,5 \cdot (22,5)^3}{48}$. Das ergibt ungefähr $W = 593$.

Wir sehen also, dass dieser Wert ganz erheblich grösser ist als der erstere. Da bei den verschiedenen Arten der Baumfarne der Winkel zwischen den V-Schenkeln verschieden gross ist, so variiert natürlich auch das Mass des Biegemomentes je nach der

Grösse dieses Winkels, und zwar je kleiner der Winkel, desto grösser der Biegungswiderstand. Hierdurch ist wohl genügend klar erwiesen, dass eine V-förmige Scheide einen viel grösseren Widerstand gegen Einknickungen bietet als eine ebene Platte von gleichem Querschnitt.

Aus der grossen Biegefestigkeit einer einzelnen V-Scheide kann man jedoch durchaus nicht die Biegefestigkeit des Stammes herleiten. Diese ist nämlich erstens abhängig von dem Querschnitt des mechanischen Systems und steht zweitens in Beziehung zu dem Quadrat der Abstände der Mittelpunkte der einzelnen V-Scheiden von der neutralen Faser. Da der Querschnitt der einzelnen Scheiden sich nicht verändert hat, fragt es sich also, ob durch die Faltung der Abstand ihrer Mittelpunkte von der neutralen Faser beträchtlich zugenommen hat oder nicht. Wie der Augenschein lehrt, ist dies in so geringem Masse geschehen, dass ein grosser Vorteil nicht erzielt worden ist. Die V-förmige Ausbildung der Stereomscheiden des Stammes der Baumfarne steht daher nur insofern in Beziehung zur Biegefestigkeit dieses Organs, als dadurch das Einknicken auf der Druckseite vermieden wird.

Betrachten wir jetzt die Anordnung des mechanischen Systems. Wenn der mechanische Aussenring am Stamme der Baumfarne fehlen würde, was ja bei einigen Arten der Fall sein soll (?), so wären die beiden Stereomscheiden der Hauptbündel vollkommen ausreichend, um den Stamm biegefest zu machen. Man könnte sie dann als die beiden Gurtungen eines doppelten T-Trägers auffassen. Da aber bei den von mir untersuchten Baumfarnen ein Aussenring vorhanden ist, werden diese Verhältnisse doch etwas komplizierter und schwieriger verständlich. Man ist daher wohl anzunehmen genötigt, dass der mechanische Aussenring als äussere Gurtung und die innere Stereomscheide als Gegengurtung eines T-Trägers fungieren, während der äusseren Stereomscheide, die etwa die Mitte zwischen den beiden Gurtungen einnimmt, nur eine lokalmechanische Bedeutung zukäme. Schwer verständlich bliebe jedoch immer die bedeutende Stärke der äusseren Stereomscheide, die in dieser Hinsicht von der inneren nicht verschieden ist, oder man müsste annehmen, dass dem mechanischen Aussenringe eine Bedeutung für die Biegefestigkeit des Stammes nicht zukäme, was aber sehr wenig wahrscheinlich ist. Ebenso erscheint es ausgeschlossen, dass

alle 3 Festigungseinrichtungen als Architekturteile wirksam sind; denn ein solcher Träger mit 3 Gurtungen wäre, wie leicht einzusehen, höchst unrationell gebaut und würde kaum mehr leisten als ein Träger mit 2 Gurtungen.

Möglicherweise liegt die physiologische Leistung der äusseren Stereomscheiden der Hauptbündel auf einem ganz anderen Gebiete. Es ist jedenfalls beachtenswert, dass bei *Dicksonia Karsteniana* der mechanische Aussenring der Wedelstiele mit den beiden äusseren Stereomscheiden der einer Blattlücke benachbarten Hauptbündel verwachsen ist, (Fig. 2, a, e), was klar zeigt, dass die Wedel hier ihre Hauptstütze haben. Daher ist es wohl verständlich, dass diese Scheiden so stark ausgebildet sind, um nämlich die Last der oft sehr grossen Wedel tragen zu können. Bei den *Alsophileen* dagegen ist der mechanische Skelettring der Wedelstiele mit dem Aussenringe des Stammes verwachsen, weshalb die Wedel auch wohl an dieser Stelle ihre Hauptstütze haben. Da jedoch hier die Stereomstränge der Blattspurbündel, die mit den Aussenscheiden der Hauptbündel verwachsen sind, so merkwürdig kräftig, viel stärker als bei *Dicksonia*, entwickelt sind, so glaube ich daraus schliessen zu können, dass auch hier die besagten Scheiden zur Befestigung der Wedelstiele wenigstens herangezogen werden, was dann auch die bedeutende Dicke dieser Aussenscheiden erklären würde. Alle diese bisher besprochenen Stereomscheiden und -stränge dienen natürlich auch zum Schutze der von ihnen umschlossenen Gefässbündel.

Die markständigen Bündel werden wenigstens eine Strecke weit von gewöhnlich mehreren Stereomsträngen begleitet, die von den Bündeln durch Parenchym getrennt sind, wie schon oben erwähnt wurde. Die Geleitstränge der aus dem Blatte stammenden Markbündel können in der Blattlücke durch Anastomosen mit den Hauptbündelscheiden zusammenhängen oder nicht. Bei *Alsophila crinita* ist gewöhnlich für alle 4 Bündel dieser Art das erstere der Fall, bei *Cyathea usambarensis* gewöhnlich nur für das zweite Paar, während die Stereomstränge des obersten Paares glatt durch die Blattlücke hindurchgehen. Diese Verhältnisse sind übrigens, wie ich mich wiederholt überzeugt habe, selbst in den Blattlücken desselben Stammes nicht constant. Die Geleitstränge derjenigen markständigen Bündel, die ihren Ursprung an den nach aussen ge-

krümmten Rändern der Hauptbündel haben, (Fig. 6, ϵ , ζ), sind auch zugleich an der Abzweigungsstelle mit den Hauptstereomscheiden verbunden.

Die Stereomstränge begleiten die markständigen Bündel bis tief in das Mark hinein. Im Marke selbst findet man um ein solches Bündel herum gewöhnlich 2—3 Stränge, manchmal aber auch bis 5. Die einzelnen Stränge vereinigen sich häufig teilweise miteinander und trennen sich wieder, so dass ein solches Bündel wie von einem langmaschigen hohlzylindrischen Netze aus mechanischen Elementen eingehüllt erscheint. Man kann diese Verhältnisse am besten auf succesiven Querschnitten verfolgen. Je mehr sich die markständigen Bündel der Mittellinie des Stammes nähern, um so spärlicher werden die Stereomstränge, bis sie schliesslich alle blind endigen, während das Gefässbündel seinen Lauf fortsetzt. Nähert sich ein markständiges Bündel der inneren Stereomscheide eines Hauptbündels, so vereinigen sich seine Stereomstränge nach und nach mit dieser Stereomscheide, und dafür bildet sich in derselben häufig eine Rinne, in welcher das markständige Bündel verläuft (Fig. 3). Bei *Hemitelia capensis* fehlen den wenigen und sehr kleinen markständigen Bündeln die Stereomstränge ganz und gar. Sie befinden sich dafür alle in der Nähe der inneren Stereomscheide der Hauptbündel und niemals mitten im Marke.

Diese eben besprochenen Merkmale lassen wohl keinen Zweifel darüber, dass die mechanischen Begleitstränge der markständigen Bündel nur zu deren Schutz vorhanden sind, trotzdem sie nicht an die Endodermis derselben grenzen. Das zeigt deutlich das Fehlen des Stereoms um die Mitte des Stammes herum, wo die Zug- und Druckspannungen auf ein Minimum beschränkt sind, und ebenfalls die Anlehnung der Bündel an die innere Stereomscheide der Hauptbündel, um dort Schutz zu suchen.

Die rindenständigen Bündel haben gewöhnlich keine Stereomstränge. Sie befinden sich dafür meist ganz in der Nähe der äusseren Stereomscheiden der Hauptbündel und sind diesen Scheiden häufig dicht angeschmiegt. Nach de Bary¹ soll es sehr selten vorkommen, dass mechanische Geleitstränge bei diesen Bündeln hin und wieder vorhanden sind, wahrscheinlich wohl bei solchen Baumfarnen, die eine sehr dicke Rinde besitzen.

Im Blattstiele liegen die mechanischen Verhältnisse anders wie im Stamme. Bei *Cyathea usambarensis*, von der ich Wedelstiele besitze, ist ein subcorticaler mechanischer Ring ausgebildet, dessen Wanddicke etwa 1 mm beträgt, während der Stiel selbst 18 mm dick ist. Die ausserhalb des Ringes gelegene hier unverkorkte Rindenzone ist ungefähr 0,25 mm stark. Da das Verhältnis der beiden ersteren Grössen $\frac{1}{72}$ ist, so reicht der mechanische Ring allein zur Herstellung der Biegefestigkeit insbesondere zur Vermeidung des Einknickens auf der Druckseite nicht aus. Auch hier unterstützen ihn die Stereomscheiden der Gefässbündel (Fig. 4). Besonders der nach innen liegende Teil der Scheiden ist ziemlich stark entwickelt (Fig. 5) und besteht aus echten mechanischen Zellen, während der äussere Teil viel schwächer ausgebildet und nur aus verdickten parenchymatischen Elementen zusammengesetzt ist.

Die mechanische Bedeutung der Stereomscheiden der Blattstielbündel tritt besonders in den höher gelegenen Teilen des Blattstieles hervor, wo sich die Bündel allmählich zu den erwähnten 3 grossen Sammelbündeln vereinigen (Fig. 4, B). Die Stereomscheiden vereinigen sich dann gleichfalls, zuerst die des unteren Halbmondes der Blattstielbündel, und bilden um ein solches Sammelbündel 2 sehr lange ebenfalls wellenförmig gebogene Belege, die an den Rändern fest miteinander verwachsen sind. Auch hier ist der innere Stereombelag sehr stark entwickelt, während der äussere viel schwächer ist und wohl nur zur Verstärkung der Endodermis dient. Die mächtige Ausbildung des inneren Teiles dieser Scheiden wäre wohl kaum verständlich, wenn auch dieser nur zur Verstärkung der Endodermis vorhanden wäre, was nicht ausschliesst, dass er auch ausserdem noch diese Funktion hat; denn er grenzt ebenfalls direkt an die Endodermis. Dieser innere Teil der Scheide ist daher als die innere Gurtung eines Trägers aufzufassen, dessen äussere Gurtung hier der mechanische Aussenring vorstellt, der im Blattstiel relativ viel stärker entwickelt ist als im Stamme.

In den Luftwurzeln der Baumfarne, die bei *Alsophila crinita*, *Alsophila spec.*, *Cyathea Imrayana* und *Dicksonia Karsteniana* vorkommen, ist als einziges Festigungsorgan ein sehr starker mechanischer Ring ausgebildet, der von der Epidermis bis fast an das zentralständige Gefässbündel heranreicht. In einer 0,93 mm dicken

Luftwurzel von *Alsophila crinita* war die Wanddicke des mechanischen Ringes 0,25 mm; sie betrug also $\frac{1}{3,7}$ der Wurzelstärke.

Diese ausserordentlich starke Ausbildung des Stereoms erklärt sich wohl aus der doppelten Inanspruchnahme der Luftwurzeln je nach der Windrichtung, da sie mit dem Stamme fest verflochten sind. Sie werden nämlich sowohl auf Zug als auf Druck beansprucht. Hieraus erklärt sich auch die peripherische Lage des Skelettringes, was bei echten Wurzeln, von den Stützwurzeln abgesehen, niemals vorkommt, da sie nur auf Zug beansprucht werden.

Zu erwähnen sind an dieser Stelle auch noch die kegelförmigen Blattstieldornen von *Cyathea usambarensis*. Solche Dornen müssen nach Schwendener strebefest gebaut sein, d. h. die mechanischen Elemente müssen an der Peripherie liegen. Dies ist auch bei diesen Dornen der Fall; denn das mechanische Gewebe bildet einen subepidermalen Ring. Ihre Spitze besteht ganz aus mechanischen Zellen, die ausserdem noch sehr hart sind. Das Innere besteht aus Parenchym, das mit der äusseren Rinde des Blattstieles in Verbindung steht, weshalb diese Dornen keine blossen Anhangsgebilde der Epidermis darstellen.

Im Stamme und in den Blattstielen des Kletterfarns *Lygodium dichotomum* ist ein subepidermaler Stereomring ausgebildet. Im Stamme ist ausserdem noch das zwischen dem zentralen Gefässbündel und dem mechanischen Ringe gelegene Parenchym stark verdickt und verholzt, wohl ein Zeichen, dass auch dieses mechanisch beansprucht wird. Das ist bei Kletterpflanzen weiter nicht auffallend, da sie nach *Haberlandt* auch auf Zug beansprucht werden²³. Die Blattspreite dieses Farns wird durch die Blattrippen biegungsfest gemacht, die als einfache I-Träger ausgebildet sind; ausserdem ist auch noch ein einschichtiger Ring stark verdickter Parenchymzellen um die Gefässbündel der Spreite vorhanden, der aber wohl mehr zur Verstärkung der Endodermis da zu sein scheint. Dass der mechanische Ring in den Wurzeln dieses Farns fast bis zum zentralen Bündel herangerückt ist, ist darauf zurückzuführen, dass diese Organe auf Zug beansprucht werden (Fig. 8).

Im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum* ist ebenfalls ein mechanischer Ring vorhanden, der aber von der Epidermis durch eine ziemlich dicke Rinde getrennt ist. Die genauen Grössen-

verhältnisse sind folgende: In einem Rhizom, dessen Halbmesser 359 μ betrug, war die Dicke der Rinde ausserhalb des mechanischen Ringes 112 μ , die Dicke des Stereomringes 92 μ und der Halbmesser des zentralen Parenchymzylinders, in dem sich auch die Gefässbündel befinden, 155 μ . Der mechanische Ring hat demnach eine nach innen verschobene Lage. Diese auffallende Lagerung ist vielleicht dadurch zu erklären, dass diese Rhizome nach Holtermann mit ihren vorderen Enden, die zahlreiche Blätter tragen, an den Baumstämmen herabhängen und hier nur lose mit ihrer Unterlage verbunden sind. Daher kommt es, dass sie etwas auf Zug beansprucht werden, weshalb der mechanische Ring nach innen rückt.

In den Blattspreiten dieses Farns sind nur an den basalen Teilen deutliche Blattrippen sichtbar, die hier als I-Träger ausgebildet sind. In dem grössten Teile der Spreite fehlt dieser Schutz vollständig. Hier ist nur wie auch in den Wurzeln eine einschichtige Stereomscheide um die Bündel vorhanden. Die Biegefestigkeit der Spreite stellt jedoch die sehr starke pergamentartige und mit wellenförmigen Radialwänden versehene Epidermis her, die auch dem Blatte seine aussergewöhnliche Steifigkeit verleiht. In den Wurzeln von *Drymoglossum heterophyllum* dient die einschichtige Stereomscheide des Gefässbündels zugleich zur Herstellung der Zugfestigkeit, da andere mechanische Elemente hier nicht vorhanden sind.

b. Die mechanischen Zellen.

Das Bemerkenswerteste an den mechanischen Zellen der Baumfarne ist, dass sie trotz ihrer starken Braunfärbung einen lebenden Protoplasten besitzen und nebenbei zur Stärkespeicherung dienen. Bastfasern mit abgestorbenem Protoplasten scheinen überhaupt nicht vorhanden zu sein. Die betreffenden Zellen des mechanischen Aussenringes sowie aller Stereomscheiden und -stränge sind lang gestreckt, an den Enden zugespitzt und ziemlich stark verdickt. Ausserdem sind sie mit linksschiefen meistens spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Kurz, sie unterscheiden sich sonst in keiner Hinsicht von echten Bastfasern. Es kommen jedoch auch linksschiefe nicht spaltenförmige sondern elliptische Tüpfel vor, besonders an den Bastfasern des mechanischen Aussenringes. Im

Rhizom von *Lygodium dichotomum* haben die Bastfasern merkwürdigerweise runde Tüpfel, ein Fall, der wohl sehr selten sein dürfte.

Die Länge der Bastfasern beträgt in den Stereomscheiden des Bündelrohres der Baumfarne bis 2,5 mm, im Durchschnitt jedoch nur 1,8 mm. In den Stereomsträngen der markständigen Bündel sind die Zellen viel kürzer. Ihre Länge beträgt hier etwa 0,6 mm. Im mechanischen Aussenring des Stammes finden sich neben echten Bastfasern auch Sklerenchymzellen mit runden Tüpfeln. Diese Zellen kommen jedoch nur in den Lücken des mechanischen Aussenringes gegenüber den Ansatzstellen der Blätter vor. Solange nämlich die Blätter in voller Tätigkeit sind, befindet sich gegenüber den Ansatzstellen im mechanischen Ringe des Stammes eine parenchymatische Lücke, durch die das Parenchym des Blattstieles mit dem des Stammes kommuniziert. Wird ein solches Blatt älter, so schliesst sich diese Lücke im Aussenringe dadurch, dass das dort befindliche Parenchym seine Wände stark verdickt und zu Sklerenchym wird. Auf diese Weise wird dann, wenn das Blatt zu Grunde gegangen ist, das Parenchym des Stammes nach aussen zu abgesperrt.

Auch im Blattstiel der Baumfarne wird der mechanische Ring aus Bastfasern mit lebendem Protoplasten gebildet. Ganz ebenso sehen die Zellen in dem nach innen liegenden Teile der Stereomscheide eines Blattstielbündels aus, während die Zellen des äusseren Teiles dieser Scheide verdickte Parenchymzellen mit runden Tüpfeln sind. Diese beiden Zellformen stossen nicht unvermittelt aufeinander, sondern an den beiden Rändern dieser Bündel sind Übergänge zwischen beiden Formen vorhanden. Auch de Bary hat diese Verschiedenheit der Stereomelemente bei unseren einheimischen Farnen bemerkt; denn er schreibt (1, S. 442): „Die sklerotischen Elemente der Farne und Hydropteriden sind teils Amylum führende Faserzellen, teils spezifische Sklerenchymelemente, die Arbeitsteilung zwischen beiden Formen ist aber nicht streng durchgeführt und eine scharfe Sonderung beider nicht möglich.“

Im Stamme von *Lygodium dichotomum* scheinen die Stereomzellen des mechanischen Ringes ebenfalls einen lebenden Protoplasten zu besitzen; sie sind hier viel stärker verdickt als bei den Baumfarnen und ausserdem verholzt, was bei diesen nicht der Fall ist.

Im Rhizom von *Drymoglossum heterophyllum* sind die Bastfasern sehr stark verdickt. Ihr kleines Lumen erinnert lebhaft an das Libriform vieler dicotyler Bäume.

e. Die in die Membranen der Stereomzellen eingelagerten Stoffe.

Bei den Baumfarnen sind die Membranen sämtlicher Stereomzellen von einem braunen Farbstoff erfüllt, der auch bei einheimischen Farnen vorkommt. Diese Bräunung ist um so auffallender, als die gefärbten Zellen, wie erwähnt, einen lebenden Protoplasten besitzen und zur Stärkespeicherung dienen. Jedoch die Schliesshäute der Tüpfel sind ungefärbt, was wohl andeutet, dass dieser Farbstoff dem Stoffverkehr hinderlich sein würde.

Was eigentlich der braune Farbstoff chemisch ist, das weiss man noch nicht bestimmt. Möglich ist es, dass er, wie Walter²⁹ will, aus Phlobaphenen besteht, die man bekanntlich auch künstlich aus Gerbsäuren herstellen kann. Diese Annahme erhält eine gewisse Wahrscheinlichkeit dadurch, dass in den Membranen der betreffenden Zellen auch noch Gerbsäure vorhanden ist, die man leicht durch Ferrisalze oder Kaliumbichromat nachweisen kann. Im jungen Stereom des Stammgipfels von *Cyathea usambarensis* fehlt die braune Färbung; dafür konnte ich aber hier um so reichlicher Gerbsäure nachweisen. Der braune Farbstoff unterscheidet sich jedoch dadurch von den künstlichen Phlobaphenen, dass er in Ammonik nicht löslich ist. Eine auch bei unseren Farnen bekannte Eigenschaft des braunen Farbstoffes ist seine Unlöslichkeit in Säuren und Basen. Von den meisten anorganischen Säuren wird er gebleicht und von Kalilauge dunkelbraun gefärbt aber nicht aus den Membranen herausgelöst. Um ihn aufzulösen, kocht man die Stereomzellen kurze Zeit in Königswasser (Salzsäure + Salpetersäure), wodurch er gebleicht wird. Dann tut man die Schnitte in verdünnte Kalilauge, die jetzt den Stoff mit schöner dunkelbrauner Farbe auflöst.

Wie ich gefunden habe, kann man auch den braunen Farbstoff der Borke unserer Bäume auf dieselbe Weise vollständig entfernen. Ferner kann man sehr leicht nachweisen, dass der junge Kork reichlich Gerbstoffe enthält. Daher ist die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass die braunen Farbstoffe der Borke unserer Bäume und des Stereoms der Baumfarne identisch sind.

Es dürfte noch darauf hinzuweisen sein, dass die braune Füllungsmasse, die in manchen Endodermiszellen vorkommt, genau dieselben Reaktionen gibt, auch die auf Gerbstoffe.

Schliesslich sei noch die Frage der Verholzung des Stereoms erwähnt. Bei vielen Autoren findet man nämlich die Bemerkung, der Stamm der Baumfarne sei gänzlich verholzt. Das ist in dem Sinne richtig, dass Holzfaserzellen, die ich Stereomzellen genannt habe, sehr reichlich entwickelt sind. Aber von einer Verholzung des Stereoms in dem Sinne, dass es sich mit Phloroglucin und Salzsäure rot färbt, kann keine Rede sein. Die Stereomzellen sind vollständig unverholzt.

Im Stamm und in den Blattstielen von *Lygodium dichotomum* sind die mechanischen Zellen verholzt aber nicht gebräunt, und im Rhizom und den Wurzeln desselben Farns sind gerade umgekehrt die Stereomzellen gebräunt aber nicht verholzt. Namentlich in den Wurzeln ist das Stereom pechschwarz gefärbt (Fig. 8), trotzdem die Zellen einen lebenden Protoplasten enthalten. Dass eine gebräunte Zelle zugleich verholzt ist, habe ich auch sonst nirgends nachweisen können. Es scheint daher, dass die Verholzung und Bräunung der Zellmembranen sich gegenseitig ausschliessen.

VI. Das Sekretionssystem.

Exkretbehälter.

Die hierher gehörigen Organe kann man nach Haberlandt in 2 Gruppen teilen, in die Sekretionsorgane und in die Exkretbehälter. Bei den ersteren scheiden die Sekretzellen die Endprodukte des Stoffwechsels nach aussen ab, während die letzteren diese Produkte in ihrem Lumen speichern. Bei den untersuchten Farnen habe ich nur Exkretbehälter gefunden, und das auch nur bei den Baumfarnen.

Zunächst sind bei allen diesen Farnen Gerbstoffschläuche vorhanden, und zwar im Stamme und in den Blattstielen. Diese Schläuche sind mit einer hellbraunen Masse angefüllt, die sich mit Eisenchlorid schwarz färbt. Ihre Länge ist ungefähr 2,5 mm, während die Breite die der umgebenden Parenchymzellen nicht übersteigt, also etwa 66 μ beträgt.

Ausserdem kommen im Parenchym mancher Baumfarne noch andere Exkretzellen vor, die Russow¹⁶ Gummizellen nennt. Man findet sie bei *Cyathea Imrayana* und besonders schön bei *Alsophila crinita*. Die Form dieser Zellen ist dreiaxig-ellipsoidisch. Im Stammquerschnitt ist die grosse Axe 70μ und die kleine Axe 50μ ; ihre Länge beträgt 170μ . Gewöhnlich findet man sie im Querschnitt zu zweien nebeneinander. Ihre Berührungswände sind dann abgeplattet. Auf Längsschnitten sieht man, dass sie ziemlich ausgedehnte Längsreihen bilden. Ihr Inhalt besteht aus 2 verschiedenen Stoffen; als Grundlage ist eine schleimartige halb durchsichtige Substanz vorhanden, die viele kleine gelb gefärbte Tröpfchen enthält. Diese Tröpfchen schwärzen sich beim Erwärmen mit Osmiumsäure. Es ist daher wahrscheinlich, dass sie aus irgend einem fetten Öle bestehen. Exkretbehälter von ganz derselben Form aber geringerer Grösse kommen auch im Leptom des Stammes von *Cyathea usambarensis* (Fig. 9, i) und weniger häufig auch bei *Alsophila crinita* vor. Sie befinden sich immer zwischen den Siebröhren der äusseren Reihe, niemals der inneren. Diese Zellen enthalten jedoch keinen Schleim sondern nur an den Wänden sehr kleine äusserst zahlreiche Öltröpfchen. Die Verschiedenheit des Inhaltes dieser so ähnlich aussehenden Exkretzellen erklärt sich vielleicht dadurch, dass sie diese Stoffe aus verschiedenen Geweben beziehen, die zweifellos auch verschiedene Stoffwechselprodukte ausscheiden.

Merkwürdige Gebilde finden sich an den Aussenwänden der Stereomscheiden und -stränge des Stammes der *Alsophileen*, aber nicht bei *Dicksonia Karsteniana*. Sie sehen brombeerähnlich aus und sind in Zellen eingeschlossen, deren dem Stereom zugekehrte Wände stark verdickt und gebräunt sind, während die nach dem Parenchym gekehrten dünn bleiben. Diese sofort in die Augen fallenden Zellen bedecken das Stereom in seiner ganzen Ausdehnung, auch die Innenseite des mechanischen Aussenringes mit Ausnahme der erst später entstandenen Sklerenchympartien. Nur einzelne unverdickte Zellen stellen die Verbindung des Parenchyms mit dem Stereom her.

Zuerst glaubte ich es mit Kieselkörpern zu tun zu haben, wie sie bei vielen Palmen und Hymenophyllaceen die Baststränge begleiten. Aber nähere Untersuchungen zeigten, dass es Cystolithen

sind. Kieselkörper konnten es schon aus dem Grunde nicht sein, weil sie sich in konzentrierter Schwefelsäure mit den umgebenden Zellmembranen auflösten. Gegen Salzsäure sind sie wie die übrigen Membranen vollständig widerstandsfähig. Endlich gelang es mir auch, den sehr schwer auffindbaren Stiel nachzuweisen, so dass wohl kein Zweifel herrschen kann, dass wir hier innere Membranauswüchse vor uns haben.

Literaturverzeichnis.

a. Bisherige Literatur über die Anatomie der Baumfarne.

1. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877. S. 302 ff.
2. Conwentz, Über Thyllen und Thyllen-ähnliche Bildungen vornehmlich im Holze der Bernsteinbäume. Ber. d. D. Bot. Ges. 1889. Bd. VII. S. 34.
3. Dippel, Das Mikroskop und seine Anwendung 1898. S. 286, 461, 476.
4. Hofmeister, Beitr. zur Kenntnis der Gefässkryptogamen. II. Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wissensch. V. S. 602.
5. Janczewski, Tibes cribr. S. 216.
6. Karsten, Vegetationsorgane der Palmen. S. 194.
7. Ders., Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin S. 195.
8. Lestiboudois, Comptes rendus 1854. Bd. XXXIX S. 882.
9. Mettenius, Über den Bau von Angiopteris. Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. IX. S. 500.
10. Ders., Filices Horti Botan. Lipsiensis. Leipzig 1856. S. 105—111.
11. Ders., Abh. d. math. phys. Cl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1864. Bd. VI. S. 525 ff.
12. H. v. Mohl, De structura caudicis filicum arborearum etc. in Martius' Icon. Plant. crypt. Brasil. Tab. 29—36.
13. Ders., Über den Bau des Stammes der Baumfarne. Vermischte Schriften 1845.
14. Potonié, Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen. Kosmos VI. Jahrg. 1882. S. 181 ff.
15. Ders., Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen. Eichler, Jahrb. d. K. bot. Gart. zu Berlin Bd. 2. S. 233 ff. 1883.
16. Russow, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. S. 104—105.
17. C. H. Schultz, Mém. présent. de l'Acad. des Sciences Bd. VII. 1841.
18. Stenzel, Über den Bau und das Wachstum der Farne. Nov. Acta Leopold. Bd. 28.
19. Trécul Aug., Remarques sur la position des trachées dans les Fougères. Ann. des Sciences nat. 1869. 5. Série. XII. S. 270 ff.

b. Ausserdem wurde an Literatur benutzt:

20. Czapek, Biochemie der Pflanzen 1905.
21. Christ, Farnkräuter der Erde 1897.
22. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. I. 4.
23. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
24. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibliotheca botanica. Heft 59. 1903.
25. Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Bibliotheca botanica. Heft 62. 1904.
26. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anat. Bau d. Monocotylen. 1874.
27. Ders., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882. Gesammelte botanische Mitteilungen. 2. Bd. 1898. S. 103 ff.
28. Van Tieghem, Sur la polystélie. Ann. des Sciences nat. Bot. 7. Série. T. III. 1886.
29. Walter, Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne. Bibliotheca botanica. Heft 18. 1890.

Die mikroskopischen Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Schwendener auch an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Schütze W.

Artikel/Article: [Zur physiologischen Anatomie einiger tropischer Farne, besonders der Baumfarne 329-376](#)