

4. R. Sadebeck: Ueber die knollenartigen Adventivbildungen auf der Blattfläche von *Phegopteris sparsiflora* Hook.

Mit Tafel III.

Eingegangen am 25. Januar 1895.

Die an den Blättern mehrerer Farnspecies beobachteten Adventivknospen treten sowohl am Blattstiele, als auch an den übrigen Theilen des Blattes auf und bilden sich in vielen Fällen bereits an der Mutterpflanze zu einem beblätterten Pflanzenkörper aus, welcher erst nach dem Absterben des Blattes sich von demselben loslöst und selbständig wird, so z. B. namentlich auf der Lamina mehrerer *Asplenium*-, *Diplazium*- und *Aspidium*-Arten mit aufsteigendem, radiär gebauten Stamme. In einem Falle (*Cystopteris bulbifera*²⁾) gelangen die Adventivknospen an der Mutterpflanze nur zur Entwicklung fleischiger, mit Reservestoffen angefüllter Niederblätter, um sich bald loszulösen und früher oder später zu selbständigen Pflanzen auszuwachsen; in anderen Fällen wachsen die Adventivknospen zu langen Ausläufern aus, welche an ihren Enden entweder Knollen tragen (*Nephrolepis*-Arten³⁾), oder

1) HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, II. (Abh. der math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. der Wiss., Leipzig, 1857.) — E. HEINRICHER, Ueber Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne (Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wiss. zu Wien, 78. Bd., 1878). — ZIMMERMANN, Ueber die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten. (Bot. Centralbl. 1881, VI, p. 175.) — E. HEINRICHER, Erwiderung auf A. ZIMMERMANN's Aufsatz „Ueber die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten“. (Bot. Centralbl. 1881, p. 358.) — E. HEINRICHER, Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von *Asplenium bulbiferum* Forst. (Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wiss. zu Wien, 84. Bd., 1891.) — C. T. DRUERY, Mehrere Mittheilungen über „Proliferous Ferns“ in *Gardeners' Chronicle*, 1882, 1883 und 1885. — HEINRICHER, Wahrung der Priorität. Zur Frage über die Entwicklungsgeschichte der Adventivknospen bei Farnen. (Bot. Centralbl. 1894, Bd. 60, p. 334.) — Zusammenstellungen ausserdem in den meisten botanischen Handbüchern etc.

2) SCHKUHR, Farnkräuter, t. 57. — WILLDENOW, *Spec. plant.* V, p. 235. — FR. MATOUSCHEK, Die Adventivknospen an den Wedeln von *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh. (Oesterr. bot. Zeitschr. 1894, 44. Jahrg., Nr. 4.) — ROSTOWZEW, Untersuchungen betreffend die Entwicklungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen der *Cystopteris bulbifera*. (Bericht über die Sitzungen der botanischen Sectionen der 66. Naturforscher-Versammlung in Wien, 1894; im Bot. Centralbl., Bd. 60, p. 200.)

3) G. KUNZE, Knollenbildungen an den Ausläufern der *Nephrolepis*-Arten. (Bot. Ztg. 1849, p. 881.) — HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, II. (Abh. der math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. der Wiss., Leipzig, 1857.) — P. LACHMANN, *Recherches sur la morphologie et l'anatomie des*

Blattrosetten entwickeln (*Onoclea Struthiopteris* (L.) Hoffm.¹⁾). Noch nicht beobachtet sind dagegen knollenartige Adventivbildungen, welche direct auf der Lamina des Blattes entstehen und ein gleiches Scheitelwachsthum und denselben Verzweigungsmodus wie die Rhizome erhalten, während in den basalen Theilen der Knöllchen, deren Anatomie ebenfalls derjenigen der Rhizome entspricht, Reservestoffe aufgespeichert werden. Derartige Knöllchen (Fig. 1 und 2) fand ich an einem westafrikanischen Farn, den Herr DINKLAGE mit seinen reichen westafrikanischen Sammlungen dem Botanischen Museum zu Hamburg überwiesen hatte.

Die Bestimmung dieser Art machte einige Schwierigkeiten, weil keine der vorhandenen Diagnosen und Beschreibungen erschöpfend war, die oben charakterisirten Adventivknöllchen nirgends erwähnt wurden und Original-Exemplare behufs eines Vergleichs anfangs nicht zur Hand waren. Indessen ging doch aus der Vergleichung mit den anderen bekannten *Phegopteris*-Arten hervor, dass die vorliegende Species unzweifelhaft mit der von HOOKER als *Phegopteris sparsiflora* bezeichneten identisch sei²⁾. Auch im Berliner Botanischen Museum fand ich unsere Pflanze, welche JOH. BRAUN bei Kamerun gesammelt hatte, unter dieser Bestimmung; aber die eigenartigen Knöllchen fehlten an den Blättern. Vor einigen Tagen erhielt ich endlich durch die Güte des Prof. Dr. THISELTON DYER, Director von Kew Gardens, HOOKER'sche Original-Exemplare der *Phegopteris sparsiflora*, welche vollständig mit der vorliegenden Pflanze übereinstimmen, aber ebenso wenig wie die Exemplare des Königlichen Herbars zu Berlin Knollen tragen. Ob die Entwicklung der Knollen nur an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist, oder ob andere äussere Einflüsse die Schuld tragen, dass weder auf den Pflanzen des Berliner Herbars, noch auf denen des Herbarium Hookerianum Knollen gebildet wurden, lässt sich nach dem vorliegenden getrockneten Material nicht entscheiden. Die vollständige Uebereinstimmung der vorliegenden Pflanze mit den Original-Exemplaren schliesst jedoch die Annahme gänzlich aus, dass die knollentragende Pflanze eine Varietät darstelle. Indessen ist zu bemerken, dass die Gestalt der Sori eine sehr variable ist; man findet oft nur rundliche Sori (Fig. 1) auf einem Blatte, oder rundliche und längliche Sori auf einem und demselben Blatte, oder es verschmelzen auch benachbarte Sori zu einem einzigen, der dann mehr oder weniger

Fougères. (Compt. rend. de l'Acad. d. sc. de Paris, 1885, t. 101.) — A. TRÉCUL, Nature radicaire des stolons de *Nephrolepis*. Réponse à M. P. LACHMANN. (Compt. rend. de l'Acad. d. sc. de Paris, 1885, t. 101, p. 915 ff.)

1) A. BRAUN, Die unterirdischen Stolonen von *Struthiopteris germanica* in: Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851, p. 115.

2) HOOKER und BAKER, Synopsis filicum. II. Aufl. 1874, p. 319, Nr. 89.

länglich erscheint, oder es werden nur ganz schmale längliche Sori gebildet, welche dem Verlaufe der Nerven folgen, niemals aber auf die Anastomosen übergehen. Die Gestalt der Sori steht daher auch mit dem Auftreten der Knöllchen in keiner Verbindung, da dieselben sowohl an Blättern mit rundlichen Sori auftreten, sowie auch an Blättern, auf welchen der Mehrzahl nach längliche Sori zur Entwicklung gelangen.

Auch die Entwicklung eines Indusiums, welches an dem (allerdings tracheidenlosen) Receptaculum unterhalb der Sporangien seinen Ursprung nimmt, erhöhte die Bedenken, die Pflanze der Gattung *Phegopteris* zuzuweisen. Nach den Autoren gehört gerade das Fehlen eines Indusiums zu den charakteristischen Merkmalen der Gattung *Phegopteris*; indessen ist es leicht, rudimentäre Indusien zu übersehen, wenn man die Sori keiner mikroskopischen Prüfung unterwirft. Schon METTENIUS hat ja hierauf aufmerksam gemacht und an mehreren Farnen, welche man vorher als indusienlose angesehen hatte, das Indusium nachgewiesen¹⁾. Makroskopisch ist das Indusium des in Rede stehenden Farns allerdings auch nicht zu erkennen, und ich habe dasselbe auch bei Benutzung der Lupe nicht gefunden, mikroskopisch lässt es sich aber bei einer kaum 50fachen Vergrößerung leicht nachweisen (Fig. 3). Es besitzt allerdings eine mehr oder weniger rudimentäre Form, aber es ist immer noch grösser als z. B. dasjenige des *Athyrium alpestre* Hoppe²⁾, an welches es sonst sehr erinnert, unterscheidet sich indessen von dem letzteren leicht durch das Fehlen der kugeligen Endzellen und stimmt überein mit dem Indusium mehrerer früher der Gattung *Polypodium*, von METTENIUS²⁾ aber, mit Bezug auf das von ihm nachgewiesene Indusium, der Gattung *Aspidium* zugetheilten Species, wie z. B. *Aspidium caripense* (HBK) Mett., *A. decursive-pinnatum* (Kze.) Mett., *A. oligocarpum* (Kth.) Mett. u. s. w.

Die mit kleinen, dunkelbraunen Spreuschuppen bekleideten, länglichen, Knöllchen ähnlichen Adventivbildungen, welche auf der Lamina des Blattes von *Phegopteris sparsiflora* Hook. auftreten, sind an ihrer Basis dicker als an ihren Enden und erscheinen daher, so lange sie nicht Verzweigungen gebildet haben, mehr oder weniger keulenförmig. Sie erreichen eine Länge von 1,5 bis 3 cm und sind verhältnissmässig sehr dünn, indem ihr Durchmesser am Grunde nur ca. 3 mm, an der Spitze aber kaum 2 mm beträgt.

Die Anlage der Knöllchen, welche meistens in einer mehr oder weniger grossen Anzahl an einem Blatte auftreten, findet an demselben in acropetaler Folge statt. Darauf ist es auch zurückzuführen, dass

1) METTENIUS, Ueber einige Farngattungen. VI. *Asplenium*. Taf. VI. (Abhdl. der Senckenb. naturf. Gesellsch., Bd. III.)

2) METTENIUS, Filices horti Lipsiensis. Leipzig 1856, Taf. XVIII.

die Knöllchen an einem und demselben Blatte in verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden werden und demnach an den untersten Fiedern eines Blattes, wo sie zuerst zur Anlage gelangten, am meisten vorgeschritten sind. Während z. B. an den oberen Fiedern die Knöllchen erst die Grösse eines Stecknadelknopfes erreicht haben, tragen sie an den unteren Fiedern schon mehrfache Verzweigungen, welche hier in gleicher Weise auftreten wie an den Rhizomen, mit welchen sie auch in dem weiter unten zu schildernden Bau übereinstimmen. Man könnte diese Knöllchen auch als „blattbürtige Rhizome“ bezeichnen.

Leider war es nicht möglich, von dem vorliegenden trockenen Herbarmaterial die jüngsten Stadien dieser Adventivbildungen zu beobachten, indessen dürfte es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben, ebenso wie die von HEINRICHER¹⁾ untersuchten Adventivknospen des *Asplenium bulbiferum*, aus einer einzigen Epidermiszelle hervorgehen, welche unmittelbar zur Bildung einer dreiseitigen Scheitelzelle schreitet, zumal eine solche Scheitelzelle an den in der Entwicklung begriffenen Knollen thatsächlich beobachtet worden ist (man vergleiche weiter unten). Dagegen ergibt sich aus dem vorliegenden Material, dass die Anlage der Knöllchen nur dann erfolgt, wenn das Gewebe des Blattes bereits in den Dauerzustand übergegangen ist, aber sowohl an den sterilen Blättern junger Pflanzen, als auch an den fertilen Blättern älterer stattfindet. Namentlich an den letzteren treten die Knöllchen in grösserer Anzahl auf. Solche Blätter älterer Pflanzen erreichen bei ausgiebigem Wachsthum oft die Länge von ca. 1 m; in diesen Fällen sind die unteren Fiedern an ihrem unteren Theile, nicht selten auch an ihrer ganzen unteren Hälfte, fiederspaltig oder fiederartig getheilt (Fig. 1, A und B), während der terminale Theil des Blattes im Ganzen Form und Grösse der anderen primären Fiedern beibehält. Ein solches Blatt erreicht an dem breitesten Theile 30 bis 40 cm; die untersten Fiedern desselben sind dann ca. 30 cm lang, während die Breite zwischen 5 bis 15 cm schwankt. An den in der unteren Hälfte einer solchen Fieder oft ziemlich weit auseinander stehenden Fiederchen II. Ordnung entstehen nun zu beiden Seiten der Costa die genannten Knöllchen (Fig. 1, A und B). Sie werden auf der Lamina in der Nähe des Blattrandes angelegt, und zwar fast durchweg auf der Unterseite, sehr selten auch auf der Oberseite, in beiden Fällen aber nur an den basalen Theilen des Fiederchens, so dass es oft den Anschein hat, als ob die Knöllchen aus den Blattwinkeln entspringen. Zur Eigenartigkeit dieser Knöllchen gehört es auch, dass sie in der Regel paarweise angelegt werden, nämlich in gleicher Höhe dicht nebeneinander, aber zu beiden Seiten der Mittelrippe. Bei einem sehr ausgiebigen Wachsthum findet man mehrere solche Knollenpaare an einem

1) a. a. O.

Fiederchen I. Ordnung (Fig. 1, *A* und *B*). Mitunter allerdings stehen die rechts und links von der Mittelrippe auf der Lamina inserirten Knöllchen nicht in gleicher Höhe, und also nicht dicht neben einander, sondern mehr oder weniger von einander getrennt und in ungleicher Höhe. Es sind dies Ausnahmen, welche man meistens nur an den obersten Fiedern eines Blattes beobachtet, wo wahrscheinlich nachträgliche Streckungen des Blattes diese Trennung verursacht haben. In anderen Fällen bleibt eine der beiden Knollen in dem Wachsthum zurück oder wird vielleicht auch gleich nach der ersten Anlage durch äussere Einflüsse in der Weiterentwicklung gehemmt. Ausserdem fallen die Knollen, welche die ersten Entwicklungsstadien überschritten haben, sehr leicht ab, was unten noch näher besprochen werden soll; hierauf ist es ebenfalls in vielen Fällen zurückzuführen, wenn nur eine anstatt der beiden Knöllchen an dem Blatte haftet.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der Knöllchen besteht darin, dass sie fast ausnahmslos in ihrer ganzen Länge nach unten gerichtet sind (Fig. 1, *A* und *B*), obgleich ihre Anlage und erste Entwicklung keineswegs eine geotropische Wachstumsrichtung begünstigt, namentlich dann nicht, wenn sie auf der Lamina oberhalb der schief gegen die Lothlinie verlaufenden Costa entstehen, was ja stets bei einer der beiden paarig inserirten Knöllchen der Fall ist. Trotzdem sieht man beide Knöllchen in späteren Entwicklungsstadien stets parallel, resp. gleichartig in geotropem Sinne nach unten gerichtet.

An der in der Entwicklung begriffenen Knolle ist der Scheitel, dessen Gewebe stets den Charakter eines Meristems besitzt, schopfartig mit zahlreichen Spreuschuppen besetzt (Fig. 1, 2 und 4), welche, ausser in einigen Fällen an ihrer Basis, nur eine Zellreihe dick sind und sich mit ihren Enden oft in relativ weitem Bogen etwas gegen den Scheitel hin neigen. Der Scheitel selbst wird von einer nach drei Seiten sich segmentirenden Scheitelzelle eingenommen, welche indessen nicht ohne einige Mühe nachzuweisen ist, weil die Scheitelansicht von Blattanlagen, namentlich aber von einer grossen Anzahl Spreuschuppen und Anlagen derselben bedeckt wird. Es findet also eine vollständige Uebereinstimmung des Scheitelwachsthums der Knöllchen mit demjenigen der Rhizome statt, welches auch in seinem weiteren Verlaufe keine Abweichungen erkennen lässt von dem allgemein bekannten Wachsthumstypus der kriechenden Polypodiaceen-Rhizome¹⁾. Auch die Anlage der Blätter (Fig. 4) und diejenige der am Vegetationspunkte entstehenden Seitensprosse (Verzweigungen), welche an älteren Knöllchen mehrfach auftreten (Fig. 2, *A* und *B*), erfolgt in der für die Rhizome der Polypodiaceen bekannten Art und Weise¹⁾. Der anatomische

1) KLEIN, Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachsthum am Vegetationspunkte dorsiventraler Farne. (Bot. Zeitg. 1884).

Bau der Knöllchen ist im Wesentlichen ebenfalls derselbe wie der der Rhizome. In den rückwärts vom Scheitel gelegenen Gewebepartien findet successive die Differenzirung der einzelnen Gewebearten statt, welche somit allmählich in die Dauerformen übergehen, wo die die Knöllchen durchziehenden und sich verzweigenden Leitbündel von einem mehr oder weniger gleichartigen Grundparenchym umgeben werden. Die Zellen des letzteren sind in der Längsrichtung des Knöllchens etwas gestreckt und werden namentlich in den basalen Theilen dicht mit Reservestoffen, fast ausschliesslich mit Stärke angefüllt, welche, wie wir sehen werden, von der grössten Bedeutung sind für die späteren Functionen der Knöllchen. Die Ablagerung dieser Stärkemengen erfolgt im Allgemeinen schon ziemlich früh; nur in den jüngsten der beobachteten Entwicklungsstadien der Knöllchen fehlte sie oder war höchstens an der Basis des jungen Knöllchens nachzuweisen. Die Leitbündel, deren Bau man im Wesentlichen ebenfalls in den Bündeln der Rhizome wiederfindet, sind ebenso wie diese bicollateral. Sie werden von Stereïdenschleiden umgeben, welche durch ihre braungelbe Farbe ausgezeichnet sind, und an älteren Knollen nicht selten ganz allein Anastomosen zwischen den Leitbündeln herstellen, ausserdem aber in ihrem Längsverlauf über das Bündel hinaus viel näher bis zum Scheitel reichen als das Bündel selbst. Am Stammscheitel ist mir dies nicht aufgefallen; ich konnte aber nur sehr wenige Stammscheitel untersuchen. Einzelne Stereïden treten mehrfach auch ausserhalb des Zusammenhanges mit den Leitbündeln in dem Knöllchen auf, namentlich auch als Stereombelege an einzelnen Zellwänden des Grundparenchyms; sie dienen zur Festigung des gesammten Gewebekörpers.

Die Epidermis der Knöllchen besteht im Allgemeinen aus einer einzigen Lage dünnwandiger langgestreckter Zellen, in welchen, im deutlichen Gegensatz zu den Zellen des Grundparenchyms, Ablagerungen von Reservestoffen nicht stattfinden, ausgenommen in denjenigen Epidermiszellen, welche mit der Blattfläche in Berührung kommen (Fig. 5, *z*). An den Wänden der Epidermiszellen treten niemals Verdickungen ein, und die die Epidermis bedeckende Cuticula ist sehr dünn. Einen Schutz gegen äussere Einflüsse bieten daher nur die in reichlicher Anzahl auftretenden Spreuschuppen, welche von den Epidermiszellen ihren Ursprung nehmen und die Knöllchen ausser an der Basis vollständig bedecken. An der letzteren wird dagegen die Epidermis zum Theil mehrschichtig, d. h. nicht gleichmässig am ganzen Umfange des herabhängenden Knöllchens, sondern nur an den freien Theilen desselben, wo es die Blattfläche nicht berührt (Fig. 5, *E*). Dass an Pflanzenorganen, deren Epidermis diese Beschaffenheit besitzt, Spaltöffnungen oder andere Differenzirungen der Epidermis fehlen, ist daher leicht erklärlich.

Wie alle übrigen an Farnblättern bisher beobachteten Adventiv-

knospen, welche von der Lamina ihren Ursprung nehmen, so sind auch die hier in Rede stehenden Knöllchen an den Verlauf der Mestomstränge im Mutterorgan gebunden. Die Leitbündel, welche in mehr oder weniger reichlichen Verästelungen die Knollen durchziehen, vereinigen sich stets etwas oberhalb der Basis der letzteren zu einem einzigen Bündel. Dasselbe steht aber in directer Verbindung mit einem Nerven- resp. mit einem Leitbündel der Lamina und bildet somit die Fortsetzung des letzteren.

War dies übrigens mit Bezug auf die Leitung der Nährstoffe auch gar nicht anders zu erwarten, so fällt doch auf, dass die Verbindung der Knöllchen mit der Mutterpflanze sich im Wesentlichen nur auf die von dem Leitbündel der Knöllchen gebildeten Stränge und das dieselben umgebende Stereom beschränkt (Fig. 5), das Grundparenchym der Knolle aber an der Herstellung dieser Verbindung nur sehr wenig sich betheiligt, und dies auch nur am Anfange der Entwicklung der letzteren. Die ausserordentlich dünne Hülle, welche das Grundparenchym hier bildet, vertrocknet mehr oder weniger während des Wachstums des Knöllchens, und das letztere ist daher schliesslich nur durch einen sehr dünnen Faden verbunden, der allerdings sehr kurz ist, aber trotzdem eine nur sehr geringe Tragfähigkeit besitzt, da das das Bündel umgebende Stereom nur von schwachen Scheiden gebildet wird und die Zugfestigkeit eines von wenigen Elementen zusammengesetzten Mestoms immer nur eine sehr geringe sein kann. Die Knöllchen werden daher namentlich dann sehr leicht abfallen, wenn sie grösser geworden sind, d. h. wenn sie in ihrer Entwicklung weiter vorgeschritten sind und bereits mehrfache Verzweigungen gebildet haben.

Ausserdem können an dem freiliegenden Theile des die Verbindung zwischen dem Knöllchen und dem Mutterorgane herstellenden Bündels die relativ schwachen Stereomscheiden allein auch keinen Schutz gegen das Vertrocknen des Mestoms bieten; sie werden vielmehr selbst ihre Dehnbarkeit verlieren, wenn sie, in Folge äusserer Einflüsse, der Austrocknung ausgesetzt sind; die Tracheiden aber werden mehr oder weniger brüchig werden. Die Knolle fällt also bei der leisesten Berührung, oder vielleicht auch in Folge eines Windhauchs und dergl. ab und wird, losgelöst vom Mutterorgan, ihre weitere Entwicklung in ähnlicher Weise finden wie die blattbürtigen Adventivbildungen anderer Farne. Hieraus erklärt sich auch die Thatsache, dass die Knöllchen von getrocknetem Herbarmaterial so ausserordentlich leicht abfallen und man alsdann die zerrissenen Tracheiden und Stereiden findet, mit welchen die Knolle schliesslich nur allein noch an dem Mutterorgan befestigt war (Fig. 5). Da die Knöllchen aber ihre Bestimmung nur dann zu erfüllen vermögen, wenn sie sich von dem Blatte losgelöst haben und die an ihnen zur Anlage gelangten Organe (man vergleiche weiter unten) ein selbständiges Wachsthum beginnen, so sieht man,

dass die oben geschilderte Art und Weise der Verbindung mit der Mutterpflanze durchaus geeignet und daher von grosser Wichtigkeit ist, um die Lostrennung der Knöllchen zu erleichtern.

Obgleich also der kurze Faden, der die Verbindung der Knolle mit dem Mutterorgan herstellt (Fig. 5), ein so ausserordentlich dünner ist, so schwillt die Knolle selbst an ihrer Basis gerade am meisten an,

selbst gelangt das Grundparenchym der Knolle zur ausgiebigsten Entwicklung und dient namentlich dort zur Aufspeicherung reichlicher Reservestoffe. Aber das Wachsthum geht daselbst nicht gleichmässig rings um den basalen Theil des Bündels vor sich, sondern ist an der einen, der oberen, Längshälfte des Knöllchens kräftiger (Fig. 5) als an der unteren, welche in Folge der inzwischen ausgeführten geotropischen Nutationsbewegung des Knöllchens (man vergleiche oben) auf die Blattfläche stösst. Die Basis des Knöllchens schwillt an den freien Theilen dagegen, wo eine sehr bedeutende Gewebewulst entsteht und eine mehrschichtige Epidermis gebildet wird, beträchtlich an (Fig. 5).

Wenn die Knöllchen in ihrer Entwicklung weiter vorschreiten und grösser werden, beobachtet man am Scheitel derselben auch ein kräftigeres Wachsthum der Seitenorgane, der Blätter und der Seitensprosse, d. h. der Anlagen der Verzweigungen, welche stets in gleicher Weise wie am Stamme (Rhizom) entstehen. Es wiederholen sich demnach

Verzweigungen auch, d. h. so oft, als Seitensprosse zur Anlage gelangen, Vorgänge, welche indessen nur in beschränkter Anzahl eintreten. Derartige wiederholt verzweigte (Fig. 2, *A* und *B*), oft mehr als 3 *cm* lange Knöllchen, gleichen auch äusserlich einem kleinen, mit Spreuschuppen bedecktem Rhizom. Am Scheitel einer jeden solchen Verzweigung findet daher auch die Entwicklung einer beblätterten Knospe statt (Fig. 4), welche der Stammknospe des Rhizoms entspricht. Nur um etwaigen Missverständnissen vorzubeugen, sei bemerkt, dass unter der Bezeichnung Knospe nur die gesammte Meristemregion am Scheitel einer jeden Verzweigung zu verstehen ist, also auch einschliesslich sämtlicher Organanlagen, so lange ihr Gewebe den Charakter eines Meristems bewahrt; nicht aber die weiter rückwärts gelegenen Theile der Verzweigung resp. des Knöllchens, wo das Dauerewebe in der bekannten Art und Weise sich allmählich bildet (man vergleiche oben). Eine jede solche Knospe ist stets durch eine grössere Anzahl Spreuschuppen gegen äussere Einflüsse geschützt, entwickelt aber nur sehr wenige Blattanlagen, oft nur eine einzige solche, aber gar keine Wurzeln, so lange die Knolle im Zusammenhange mit der Mutterpflanze verbleibt. Der Vegetationspunkt einer jeden Verzweigung wird, wie schon erwähnt, in gleicher Weise wie am Rhizom von einer dreiseitigen Scheitelzelle und dem aus den Segmenten derselben sich entwickelnden Meristem eingenommen, aus welchem sowohl die Blattanlagen als auch die Spreuschuppen hervorgehen. Aber die jungen

Blattanlagen schreiten in ihrer Entwicklung nicht sofort zur Differenzirung der Gewebe; dieselbe scheint vielmehr ebenso wie die Anlage der Wurzeln erst nach der Lostrennung von der Mutterpflanze zu erfolgen. Nur das Plerom hebt sich bereits in der bekannten Weise durch seine schmalen längsgestreckten Zellen von dem übrigen Gewebe ab; dies geschieht aber sonst auch bei jungen Embryonen, an welchen die Anlage der Seitenorgane begonnen hat. Es leuchtet daher ein, dass nach der Lostrennung von der Mutterpflanze die in der Knolle aufgespeicherten Reservestoffe für das weitere Wachsthum der jungen Organe nothwendiger Weise wenigstens so lange zur Verwendung kommen müssen, bis durch die Blätter die Assimilationsthätigkeit und durch die Entwicklung der Wurzeln die directe Nahrungszufuhr gesichert ist.

Ob die am Scheitel der Knöllchen und deren Verzweigungen gebildeten Organanlagen ein Ruhestadium durchmachen, ehe die Knöllchen abfallen, also ein ähnlicher Vorgang eintritt, wie HEINRICHER¹⁾ an den Adventivknospen von *Asplenium Belangeri* beobachtete, konnte an dem trockenen Herbarmaterial, welches allein für die Untersuchung zur Verfügung stand, nicht entschieden werden, zumal auch die Versuche, die Knöllchen im Warmhause zur Weiterentwicklung zu veranlassen, zu keinem befriedigenden Resultat führten. Jedenfalls aber ist man berechtigt, die beschriebenen Knöllchen als Propagationsorgane aufzufassen, welche durch die Aufspeicherung von Reservestoffen den an ihnen zur Anlage gelangten Organen zur Weiterentwicklung dienen, wenn sie sich von der Mutterpflanze losgelöst haben.

Die Sporangienentwicklung dieses Farn ist aber meistens eine sehr beschränkte und bleibt selbst an denjenigen Blättern und Pflanzen, an welchen sie verhältnissmässig reichlich auftritt, noch hinter der Ausgiebigkeit, welche man sonst an Farnen beobachtet, erheblich zurück. HOOKER hat offenbar mit Rücksicht hierauf den Namen *sparsiflora* für diese Art gewählt.

In der Anzahl der Sori wird man allerdings keinen Unterschied von anderen Farnarten finden, bei einer näheren Betrachtung stellt sich aber heraus, dass in vielen Fällen der grösste Theil der Sporangien verkümmert, ehe die Sporenanlage beginnt, und also nur äusserst wenig Sporangien in einem Sorus zur Entwicklung reifer Sporen gelangen. Man sucht in manchem Sorus sogar vergebens nach einem mit reifen, ausgebildeten Sporen angefüllten Sporangium; mitunter findet man nur ein einziges solches. An Stelle der Sporangien treten dagegen Paraphysen in einer mehr oder weniger grossen Anzahl auf.

Man würde aber fehlgehen, wenn man annehmen wollte, dass die Sporangienentwicklung in Folge des Auftretens der Knöllchen in der

1) HEINRICHER, a. a. O.

bezeichneten Weise beschränkt worden sei. Hierfür würde es an analogen Vorkommnissen im Gebiet der Farne allerdings nicht fehlen; aber in dem vorliegenden Falle findet man nicht nur Blätter, welche sich durch eine relativ reichliche Sporangienentwicklung auszeichnen und doch Knöllchenpaare fast an allen Fiedern tragen (Fig. 1), sondern man sucht andererseits an Pflanzen und Blättern, an denen die Sporangienentwicklung fast ganz unterdrückt ist, mitunter vergebens nach solchen Knöllchen.

In Folge der meist sehr beschränkten Anzahl der zur Reife gelangenden Sporen ist also die Erhaltung der Art nicht in gleicher Weise gesichert wie bei anderen Farnen. Es sind daher die oben beschriebenen, zum Theil sehr zahlreich auftretenden blattbürtigen Adventivknöllchen für die Oekonomie der Pflanze um so mehr von Bedeutung, als sie durch ihre anatomische Beschaffenheit die zarten Prothallien an Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einflüsse offenbar ganz erheblich übertreffen. Wahrscheinlich geht aus der weitaus grössten Mehrzahl dieser Knöllchen je eine neue Pflanze hervor.

Zusammenstellung.

An der Blattfläche von *Phegopteris sparsiflora* Hook. gelangen paarweise längliche, knollenartige, in geotropem Sinne stets nach unten gerichtete Adventivbildungen zur Anlage, welche dicht mit schwarzbraunen Spreuschuppen bedeckt sind, eine Länge von 3 cm erreichen, aber kaum 2 mm dick werden, und in entwickeltem Zustande sich mehr oder weniger verzweigen.

In der Structur und Wachstumsweise stimmt dieser knollenartige Körper mit dem kriechenden Rhizom der Mutterpflanze im Wesentlichen überein und somit auch mit dem unterirdischen kriechenden Stamme der Polypodiaceen. Die Knöllchen — daher vielleicht auch als blattbürtige Rhizome aufzufassen — besitzen ein gleiches Scheitelwachstum (eine dreiseitig sich segmentirende Scheitelzelle) und denselben Verzweigungsmodus wie die Rhizome, indem die Anlagen der Verzweigungen auch hier auf Seitensprosse zurückzuführen sind, welche am Vegetationspunkte entstehen. So lange die Knöllchen aber mit der Mutterpflanze in Verbindung sind, erfolgt weder die Anlage von Wurzeln, noch an den jungen Blättern die Differenzirung der Lamina oder der einzelnen Gewebeformen.

In den rückwärts vom Scheitel gelegenen Theilen des Knöllchens resp. der einzelnen Verzweigungen desselben, wo die Gewebe in den Dauerzustand übergehen, findet die Ablagerung der Reservestoffe, insbesondere der Stärke, statt, welche sämtliche Zellen des Grundparenchyms vollständig anfüllt und nach dem Abfallen der Knöllchen

für die weitere Entwicklung der Organanlagen Verwendung findet. Die jungen Blätter, welche an dem Scheitel einer jeden Verzweigung zur Anlage gelangt sind, führen dagegen keine Reservestoffe und sind also z. B. auch nicht den stärkeführenden Niederblättern der Bulbillen von *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh. vergleichbar.

Die Verbindung mit dem Mutterorgan und dem Leitungssystem desselben wird nur durch ein einziges Bündel hergestellt, welches sich erst in dem Knöllchen verzweigt. Die Befestigung ist daher eine sehr lose; hieraus erklärt sich das leichte Abfallen der rhizomartigen Knöllchen.

Die Thatsache, dass das Wachsthum der Adventivknospen genau demjenigen der Mutterpflanze entspricht, tritt auch hier sehr deutlich hervor, wo die Entwicklung der knollenartigen Adventivbildungen diejenige des Rhizoms wiederholt¹⁾.

Da durch die geringe Anzahl der zur Reife gelangenden Sporangien die Erhaltung der Art nicht in gleicher Weise gesichert ist wie bei anderen Farnen, so gewinnt die mitunter sehr reichliche Entwicklung der Adventivknöllchen um so mehr an Bedeutung für die Oekonomie der Pflanze, als die Knöllchen ihrer Structur nach die zarten Prothallien an Widerstandsfähigkeit gegen äussere schädliche Einflüsse offenbar weit übertreffen.

Die Zeichnungen der auf Fig. 1 und 2 dargestellten Habitusbilder hat Herr Dr. P. KUCKUCK ausgeführt, wofür ich demselben auch hier meinen Dank ausspreche.

Botanisches Museum. Hamburg.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf *Phegopteris sparsiflora* Hook.

Fig. 1. *A* und *B*. Zwei fiederspaltig gelappte resp. getheilte untere (basale) Fiederchen zweier verschiedener Blätter, an denen die Entwicklung der Knöllchenpaare (*k*) zur vollen Ausgiebigkeit gelangt ist. Die herabhängenden, mit Spreuschuppen dicht bekleideten Knöllchen (*k*), welche theilweise verzweigt sind, entspringen von der Unterseite der Lamina an den Blattwinkeln der Fiederlappen resp. Fiederchen II. Ordnung, in der Nähe der Costa, und bilden somit Knöllchenpaare. Die Sori sind fast

1) Die Adventivknospen anderer Farne, welche kriechende Rhizome entwickeln, sind ihrer Natur nach nicht genügend bekannt. Bedauerlicher Weise sind wir z. B. auch über die fleischigen Knollen, welche an den Enden der blattstielbürtigen Ausläufer von *Nephrolepis tuberosa* und *undulata* entstehen, nicht genügend aufgeklärt, da die Resultate der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen einander mehrfach widersprechen. Man vergleiche a. a. O. bei KUNZE, HOFMEISTER, LACHMANN und TRÉCUL.

durchweg rundlich, ihre Entwicklung ist eine verhältnissmässig sehr reichliche. Bei *x* in Fig. 1, *A* war das Blatt durch äussere Einflüsse beschädigt worden, daher die Verunstaltung desselben. — Natürl. Grösse.

- Fig. 2. *A* und *B*. Zwei von einem anderen Blatte, als dem in Fig. 1 gezeichneten, abgefallene, wiederholt verzweigte Knöllchen, an welchen die Natur des Rhizoms makroskopisch schon ziemlich deutlich zum Ausdruck gelangt. — Natürl. Grösse.
- „ 3. Indusium der *Phegopteris sparsiflora* Hook. Bei *a* Anheftungsstelle an dem Receptaculum des Sorus. — Vergr. 50.
- „ 4. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines im Wachsthum begriffenen Knöllchens; dasselbe ist namentlich am Scheitel von Spreuschuppen resp. den Anlagen derselben dicht bedeckt. *s* der Scheitel, *b* eine ältere, *b*₂ eine jüngere Blattanlage, *p* Spreuschuppen. — Vergr. 15.
- „ 5. Medianer Längsschnitt durch den basalen Theil eines abgefallenen Knöllchens (die Orientirung der Knöllchen am Blatte war auch für diejenige der Zeichnung massgebend). *g-g'* das Leitbündel, welches die Knolle durchzieht und die alleinige Verbindung mit dem Mutterorgane herstellte, in dem der Zeichnung vorliegenden Präparate aber bei *g'* zerrissen ist. *e* die mehrschichtige Epidermis des äusseren angeschwollenen Theiles der Knolle. *z* der während der Entwicklung des Knöllchens an die Blattfläche angrenzende Theil desselben, an welchem die Differenzirung der Epidermis fast unterblieben ist. *st* das mit Stärke dicht angefüllte Grundparenchym. *p* die Spreuschuppe. — Vergr. 30.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Sadebeck Richard

Artikel/Article: [Ueber die knollenartigen Adventivbildungen auf der Blattfläche von *Phegopteris sparsiflora* Hook. 21-32](#)