

Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

XIV. *Loxsuma* und das System der Farne.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

I.

„Keine Pflanze“ — sagt der Altmeister der Pteridologie¹⁾ — „hat das Interesse des Systematikers stärker erregt, als das rätselhafte *Loxsuma Cunninghami* R. Br. aus dem nördlichen Neuseeland.

Heute noch ist die Stellung dieser seltsamsten aller Farngestalten ebenso umstritten, als zur Zeit ihrer Entdeckung durch Allan Cunningham.“

Schon die Synonyme zeigen, wie verschieden man die Pflanze beurteilte. Nach W. Hooker²⁾ wurde die Pflanze von Cunningham als *Davallia dealbata* bezeichnet, von Harvey als *Trichomanes coenopteroides*. Wie Hooker hervorhebt, ist das leicht verständlich, weil das mit dem Blattrand „verwachsene“ Indusium an *Davallia* erinnert, die lange Placenta an *Trichomanes*, während andererseits der breite schiefe Ring an den der Cyatheaceen anklingt. Demgemäß sehen wir die Pflanze bald den Hymenophyllaceen, bald anderen Farngruppen zugerechnet. Die meisten Autoren betonten wohl die Zugehörigkeit zu den Hymenophyllaceen. So Mettenius³⁾, der meint, daß *Loxsuma* durch „den Bau ihrer mit Spaltöffnungen versehenen Blätter und durch die Bildung des Schleiers“ den Übergang von den Hymenophyllaceen zu anderen Farnen vermittele, obwohl er die Verschiedenheiten im Sporangienbau zwischen *Loxsuma* und den „übrigen Hymenophyllaceen“ hervorhebt, unter denen nur *Hym. sericeum* Annäherungen an die Eigentümlichkeiten der *Loxsumasporangien* zeigen soll.

1) H. Christ, *Loxsomopsis costaricensis* nov. genus et n. sp. Bulletin de l'herbier Boissier, 2^{ème} sér., 1904, Tome IV.

2) W. Hooker, *Species filicum* 1846, Vol. I, pag. 86. Vgl. die historische Darstellung bei Bower, *Studies on the morphology of spore producing members*, IV, pag. 47.

3) G. Mettenius, Über die Hymenophyllaceen. Abh. d. Kgl. Sächs. Ges. der Wissensch. 1864, Bd. XI.

Bei van den Bosch bildet *Loxsoma* die dritte Gruppe der Hymenophyllaceen. In der *Synopsis filicum*¹⁾ steht *Loxsoma* am Anfang der Hymenophyllaceen.

Bommer²⁾ meint, ähnlich wie Mettenius, *Loxsoma* bilde den natürlichen Übergang von den Hymenophyllaceen zu den Polypodiaceen (durch die Davalliaceen).

Diels³⁾ betrachtet *Loxsoma* als eine „nur mit Zweifel den Hymenophyllaceen anzuschließende Gattung“, ebenso Christensen im „*Index filicum*“ (1906).

Andererseits stellte Presl⁴⁾ *Loxsoma* unter seine *Helicogyratae* und zwar als besondere Gruppe zwischen die *Gleicheniaceen* und *Cyatheaceen*, und bei Christ⁵⁾ finden wir unseren Farn zwischen *Davallia* und *Microlepia*.

Besonders eingehend hat Bower⁶⁾ die Stellung der *Loxosomeen* besprochen. Er vergleicht die Sporangien mit denen von *Gleichenia*, und findet, daß sie vom selben Typus, wenn auch in Einzelheiten verschieden sind. In der Nachbarschaft von *Gleichenia* vermutet er die Ahnen vom *Loxsoma* und hält diese Gattung für den Repräsentanten einer eigenen Abteilung, welche die *Gleichenia-Schizaea-Verwandtschaft* mit dem Typus von *Dennstaedtia* und *Microlepia* verbindet.

Die neuerdings entdeckte Gattung *Loxomopsis* stellt Bower in die Nachbarschaft von *Loxsoma* und *Thyrsopteris*. Er sagt: From a comparative standpoint *Loxsoma* is one of the most interesting Ferns: it appears to be a „generalised“ type, while its rare and local occurrence countenances this view.“

Alle diese Ausführungen gründen sich auf die Beschaffenheit des Sporophyten. Daß auch der Gametophyt für die Erkennung der systematischen Verwandtschaft wertvolle Merkmale abgeben kann, habe ich früher an verschiedenen Beispielen zeigen können. So bei den Hymenophyllen, den Vittarieen, *Anogramme*⁷⁾. Es kann hier auf die unten angeführte Literatur verwiesen werden. Es war deshalb

1) Hooker and Baker, *Synopsis filicum*, 2. edition, 1885, pag. 55.

2) Bommer, *Monographie de la classe des fougères* 1867, pag. 100

3) In Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfamilien* I, 4, 1902, pag. 112.

4) Presl, *Hymenophyllaceae*. *Abh. d. Kgl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch.*, 5. Folge, Bd. III, pag. 90.

5) H. Christ, *Die Farnkräuter der Erde*, pag. 10 u. 307. Jena 1897.

6) F. O. Bower, *The origin of a land flora* 1908, pag. 571.

7) Vgl. Goebel, *Morphologische und biologische Studien*. *Ann. du jardin. bot. de Buitenzorg* 1887, Vol. VII. Über die Jugendzustände von Pflanzen. *Flora* 1889, Bd. LXXIX, p. 20 ff. *Archegoniatenstudien* VIII. *Flora* 1896, Bd. LXXXII, pag. 67

mein Wunsch, auch bei *Loxsoma* die Frage nach der Verwandtschaft auf Grund der Untersuchung der Geschlechtsgeneration prüfen zu können. Aber bei meinem Aufenthalte in Neuseeland, bei welchem ich die Nordinsel, auf der allein *Loxsoma* vorkommt, nur flüchtig berührte, fand ich keinen Standort von *Loxsoma*, und in Europa versuchte Sporenaussaaten mißlingen.

Durch die Vermittlung meines verehrten Freundes Dr. L. Cockayne wurde mir aber dennoch die Untersuchung von Prothallien ermöglicht, die, wie ich glaube, auch zur Entscheidung der Frage nach der Verwandtschaft der *Loxsoma* geführt hat. Ich erhielt zwei Sendungen von in Formolalkohol aufbewahrten Prothallien und Keimpflanzen.

Die Prothallien wurden gesammelt von Dr. L. Cockayne und Mr. H. Carse, die sie Ende Dezember 1910 an einer Tonbank auf

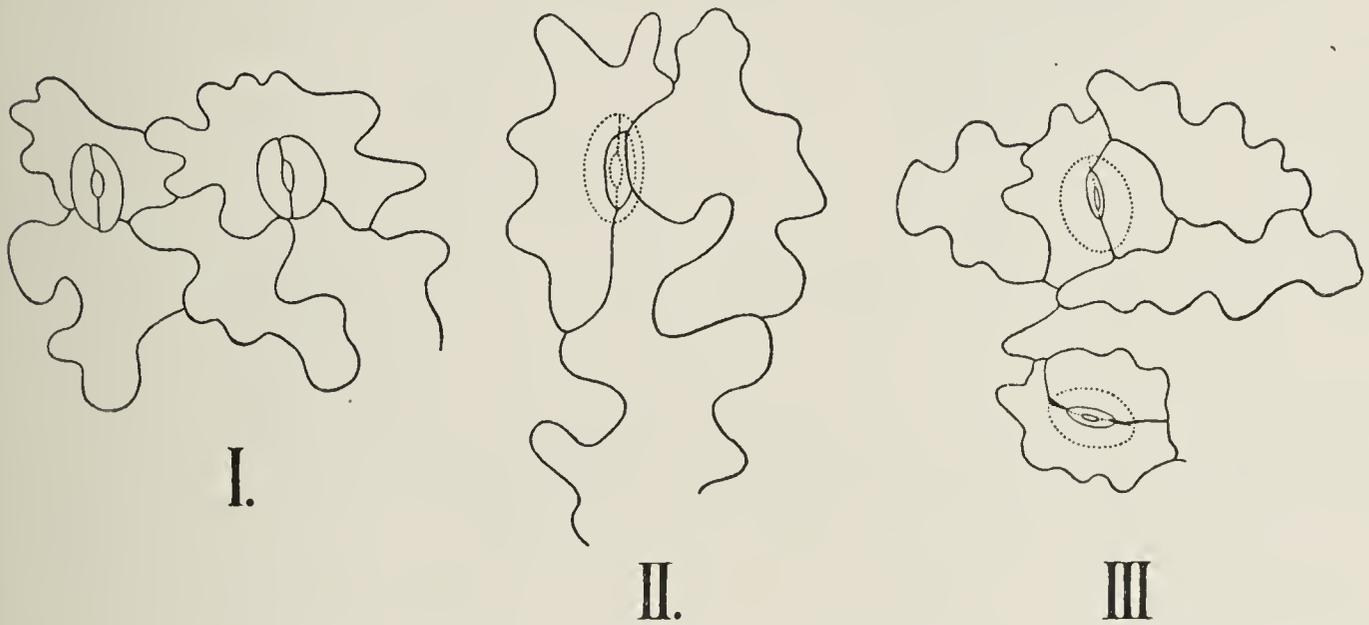


Fig. 1. *Loxsoma Cunninghami*. I. Stück der Blattunterseite des ersten Primärblattes einer Keimpflanze; die Spaltöffnungen liegen noch nicht vertieft. II. Stück der Epidermis eines späteren Primärblattes; eine vertieft liegende Spaltöffnung sichtbar. III. Epidermis eines alten fruktifizierenden Exemplars.

der Farm des letzteren bei Kaitaia (auf der Nordinsel) entdeckten. Später fand Mr. Carse unweit der ersten Stelle eine zweite, die mit *Loxso*prothallien besetzt war. Auch von dieser sandte er mir freundlichst Alkoholmaterial zu. Es sei mir gestattet, beiden Herren meinen Dank für ihre Freundlichkeit auch hier auszusprechen.

Das übersandte Material war, als ob es einer Reinkultur entnommen worden wäre. Abgesehen von einigen Moosen und Lebermoosen waren nur Prothallien und Keimpflanzen einerlei Art vorhanden. Daß diese zu *Loxsoma* gehören, ist mir nicht zweifelhaft. Es bürgt dafür nicht nur die Beobachtung der beiden neuseeländischen Botaniker, sondern es stimmte auch der Blattbau der Keimpflanzen mit dem der *Loxsoma*-Pflanzen des Münchener Herbars durchaus überein. Zunächst zeigt sich dies in der

Verteilung und im Bau der Spaltöffnungen. *Loxsoma* gehört zu den Farnen, die einigermaßen xerophilen Bau aufweisen. Dies spricht sich namentlich aus in dem Wachsreif der Blattunterseite und in der Versenkung der Spaltöffnungen, welche auf die Blattunterseite beschränkt sind (Fig. 1, III). Das erste Primärblatt der Keimpflanze zeigt die Spaltöffnungen noch nicht versenkt (Fig. 1, I), später aber ist dies der Fall (Fig. 1, II). Die Primärblätter sind zwar, wie dies zu erwarten war, weniger derb und ihr Mesophyll ist lockerer als das der späteren Blätter aber sonst stimmen sie mit ihnen überein. Namentlich auch darin, daß die Endodermis der Leitbündel von Zellen mit (an Alkohol- und getrocknetem Material) dunkelbraunem (gerbstoffreichen?) Inhalt gebildet wird.

Auch die „paleae“ der Keimpflanzen stimmen mit denen alter *Loxsoma*-pflanzen überein. Sie treten auf zunächst als Zellreihen (Fig. 2, I),

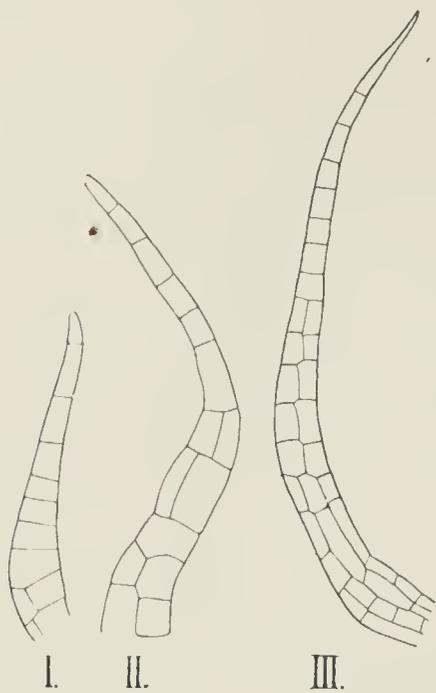


Fig. 2. „Haare“ der Sproßachse I. und II. einer Keimpflanze, III. einer alten Pflanze.

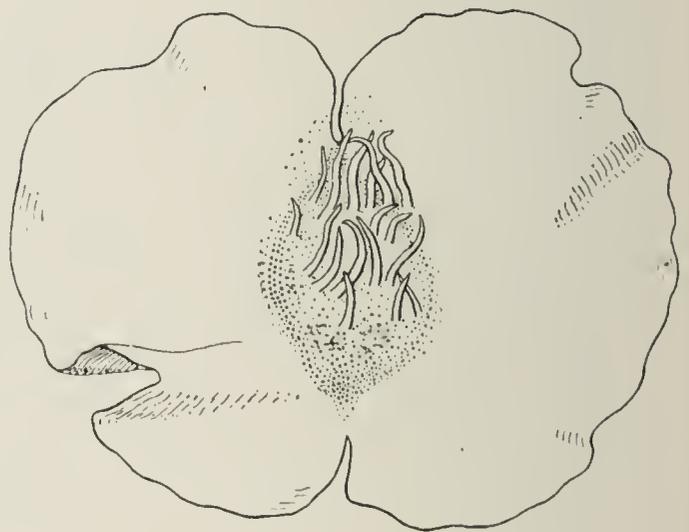


Fig. 3. Prothallium einer unbestimmten Cyatheacee mit Schuppen. 5mal vergrößert.

die später an der Basis Längsteilungen erfahren (Fig. 2, II). Auch die alten *Loxsoma*-pflanzen besitzen in Zellreihen auslaufende schmale Paleae, die ebenso wie die der Keimpflanzen braun gefärbt sind. (Fig. 2, III). In beiden Fällen sind die Paleae nicht abgeflacht. Die Prothallien, aus welchen diese Keimpflanzen hervorgehen, stimmten durchaus mit den anderen überein. Auch saßen einigen jüngeren Prothallien noch Sporenhäute an, welche mit denen von *Loxsoma* durchaus übereinstimmten.

Die Prothallien zeigten keinerlei Annäherung an die der Hymenophyllaceen. Wie ich früher zeigen konnte, sind diese in zwei durch Übergangsformen verbundenen Typen ausgebildet. Einerseits liegt der

Typus von *Trichomanes rigidum* vor: verzweigte Zellfäden mit keulenförmigen Archegoniophoren, andererseits der Hymenophyllum-Typus: verzweigte Zellflächen mit seitenständigen Archegongruppen.

Mit keinem dieser Typen zeigen die Prothallien von *Loxsuma* die mindeste Ähnlichkeit, ebensowenig mit den hier nicht näher zu erörternden Übergangsformen zwischen den beiden Typen. Schon daraus geht wohl hervor, daß *Loxsuma* mit den Hymenophyllelen nichts als eine Habitusähnlichkeit der Sori gemeinsam hat. Vielmehr sind die Prothallien (Fig. 4) wie die der meisten Farne herzförmig und tragen die Archegonien auf dem Gewebepolster hinter dem Meristem. Sie zeigen nun weiter ein Merkmal, wie

es charakteristisch ist für die Cyatheaceen (im weitesten Sinne). Deren Prothallien sind bekanntlich ausgezeichnet durch den Besitz von mehrzelligen (als Zellreihen oder Zellflächen entwickelten) „Borsten“ auf der Unterseite, teilweise auch auf der Oberseite des Prothalliums (Fig. 3, III). Diese treten meist erst in späterem Lebensalter der Prothallien auf und können deshalb dann, wenn frühzeitig Embryobildung eintritt, auch ganz unterdrückt werden.

Auch *Loxsuma* besitzt solche Borsten, und zwar an älteren Prothallien auf der Unterseite (Fig. 4, 5). Sie stehen rechts und links von den Archegonien, über die sie sich teilweise hervorwölben und haben

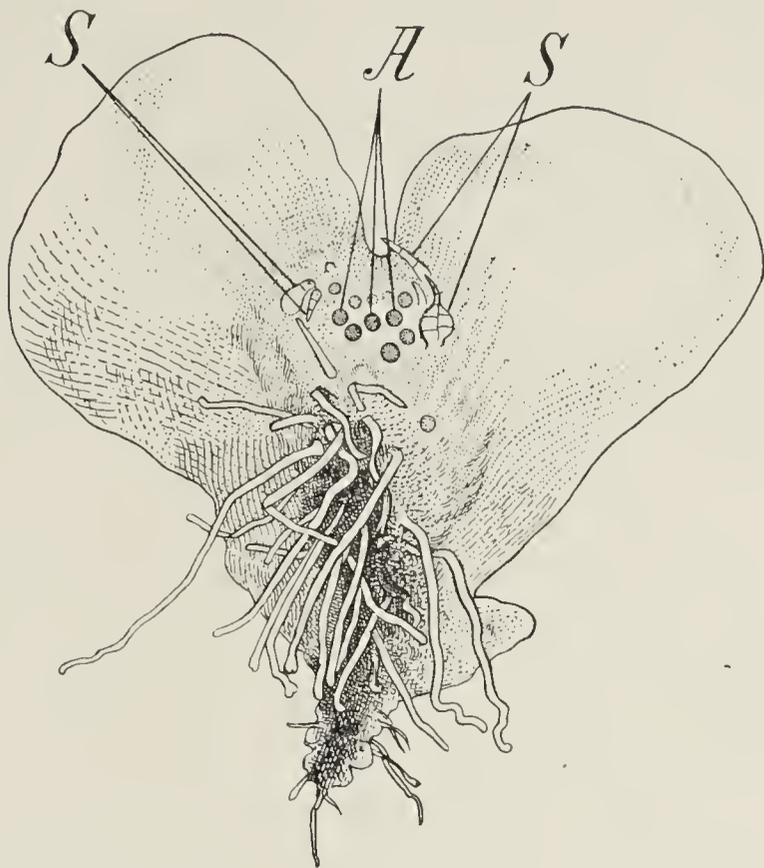


Fig. 4. *Loxsuma*. Prothallium (vergr.) von unten. *S* Schuppenhaare, *A* Archegonien.

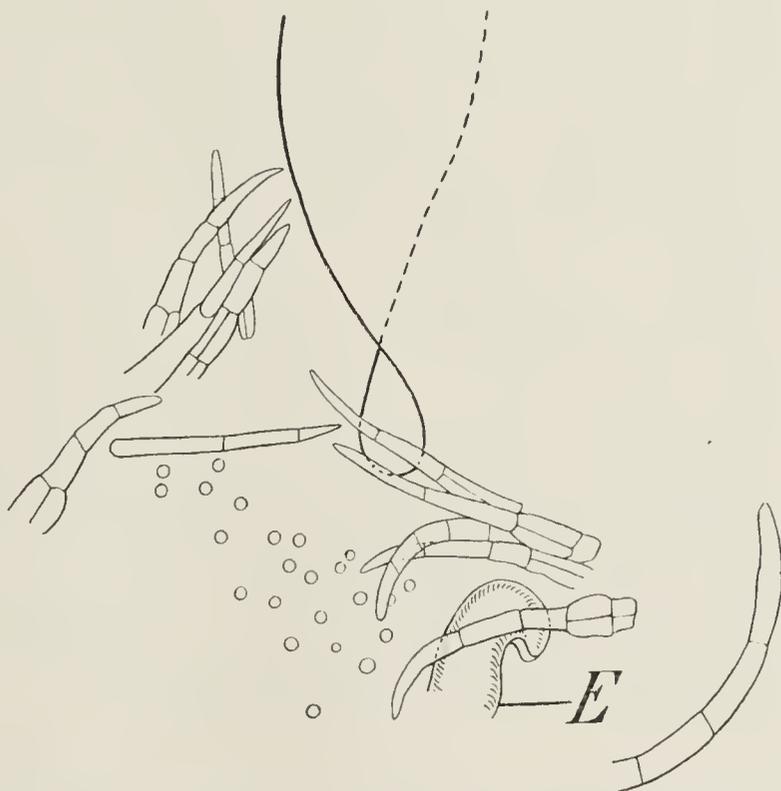


Fig. 5. Scheitelbucht eines *Loxsuma*-Prothalliums (stärker vergrößert als Fig. 4). *E* Blatt einer Keimpflanze.

vielleicht eine biologische Bedeutung, indem sie Wassertropfen kapillar festhalten. Meist sind es Zellreihen, an deren Basis auch Längsteilungen auftreten können; sie stimmen also mit den Jugendstadien der oben-erwähnten „paleae“ der Sporophyten überein.

Diese Borsten entsprechen in ihrer Ausbildung durchaus denen, welche z. B. bei *Hemitelia capensis* (deren Prothallien ich früher kultivierte) zuerst auf der Unterseite auftreten. Es bilden sich auch hier zunächst Zellreihen, später solche, deren Basalzellen längs geteilt sind, erst später treten eigentliche Zellflächen auf. *Loxsoma* bleibt also auf einem Stadium der Borstenbildung stehen, das bei *Hemitelia capensis* als Durchgangsstadium auftritt.

Wie bei den Cyatheaceen können auch bei *Loxsoma* die Borsten an frühzeitig Embryonen bildenden Prothallien fehlen. Andererseits waren an einem jungen Prothallium, welches noch keine Archegonien angelegt hatte, ausnahmsweise schon zwei Borsten vorhanden, an einem anderen fanden sich solche auch auf der Oberseite.

Bei keiner Gleicheniacee oder Schizaeacee sind solche Borsten bekannt, sie sind beschränkt auf die Cyatheaceen und treten nur selten (als Ausnahmen) auch bei einzelnen Polypodiaceen auf.

Die Cyatheaceen haben an ihrem Antheridium meist eine geteilte Deckelzelle. Solche traf ich nur dreimal an zwei der untersuchten Prothallien an. Eins trug ein besonderes kräftiges Antheridium, das andere zwei. An den anderen Prothallien war eine Teilung nicht wahrzunehmen. Nach den Untersuchungen von Schlumberger¹⁾ ist die Verschiedenheit der Antheridien der Cyatheaceen und der Polypodiaceen eine kleinere, als man früher annahm, immerhin können wir sagen, daß der Antheridienbau von *Loxsoma* von dem der Polypodiaceen nicht wesentlich abweicht. Nur Untersuchung eines größeren Materiales wird entscheiden können, ob gelegentlich eine Teilung der Deckelzelle vorkommt, oder ob die Prothallien, an welchen diese beobachtet wurden, einem anderen Farn angehören. An sich ist ein Schwanken in der Ausbildung der Deckelzelle durchaus nicht unwahrscheinlich, denn auch andere Eigenschaften des Cyatheaceenprothalliums gehen durch Reduktion in die des Polypodiaceenprothalliums über. Und bei *Woodsia* schwankt die Ausbildung der Deckelzelle innerhalb der Gattung, bei *W. obtusa* ist sie geteilt, bei *W. ilvensis* nicht.

1) O. Schlumberger, Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und die Beziehungen der Gattung *Woodsia* und verwandter Arten zu beiden Familien. Flora 1911, Bd. CII.

Jedenfalls schließen sich die Prothallien von *Loxsuma* an die der Cyatheaceen-Polypodiaceenreihe an.

Eine biologische Eigentümlichkeit der Prothallien darf nicht unerwähnt bleiben. Es ist die, daß alle untersuchten Prothallien von einem Pilze bewohnt waren, den man, da ungegliederte Hyphen vorlagen, wohl zu den Phycomyceten rechnen darf. Farnprothallien mit regelmäßiger Pilzinfektion habe ich früher mehrfach, so für *Hymenophyllum*¹⁾ und *Polypodium obliquatum*, erwähnt, auch von anderen ist dies später geschehen. Die Infektion ist aber in diesen Fällen eine im wesentlichen auf die Rhizoiden beschränkte. Bei *Loxsuma* ist sie eine viel weitergehende. Auch tritt sie schon sehr früh ein. Es wurden wiederholt junge Prothallien beobachtet, welche schon im Keimfaden Pilzhyphen zeigten. Zweifelsohne waren diese durch das erste Rhizoid eingedrungen. Man sieht die Rhizoiden oft von Pilzfäden umspinnen und diese setzen sich weit in das Substrat fort. Von den Rhizoiden gelangen die Pilzhyphen in die Prothalliumzellen. Man erkennt schon an ganz jungen Prothallien die infizierte Region dadurch, daß sie als ein manchmal knöllchenförmiger Vorsprung über die Unterseite der Prothallien hervorragt, und an ihrer Farbe. Der Zellinhalt erscheint dichter als bei den anderen Prothallienzellen, die Zellwände nehmen oft eine gelblich-braune Farbe an. Die Infektion ist indes beschränkt auf eine bestimmte Zone des Prothalliums, die später hinter dem Archegonien-tragenden Polster sich befindet. Nie sah ich den Pilz in dieses selbst eindringen.

Ob der Pilz ein harmloser Parasit ist, oder den Prothallien Nutzen bringt, läßt sich nach Untersuchung von totem Material natürlich nicht entscheiden. Aber das frühe Eindringen des Pilzes, und seine Ausdehnung im Prothallium läßt den Verdacht einer „Symbiose“ als naheliegend erscheinen. Wenn man bedenkt, daß manche Farnsporen trotz aller Vorsichtsmaßregeln bis jetzt nicht zum Keimen zu bringen waren, so kann man dies vermutungsweise damit in Verbindung bringen, daß vielleicht, wie bei den Orchideenkeimpflanzen der Reiz eines symbiontisch lebenden Pilzes notwendig ist, der in den Kulturen fehlte. Auch chlorophyllose, saprophytisch lebende Prothallien sind bei Farnen vielleicht vorhanden, es wäre z. B. bei *Dipteris*, deren Prothallien ganz unbekannt sind, darnach zu suchen.

1) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1887, Vol. VII, pag. 102.

H. Campbell, The prothallium of *Kaulfussia* and *Gleichenia* (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg 1908, Vol. VIII) fand regelmäßige Pilzinfektion bei *Kaulfussia* (und anderen Marattiaceen) und *Gleichenia*.

Die Beschaffenheit des Prothalliums zeigte uns, daß keine Übereinstimmung mit dem der Hymenophyllaceen vorliegt, also die Auffassung von Mettenius u. a. über die Zugehörigkeit von *Loxsuma* zu diesen nicht zutrifft. Die Ähnlichkeit der Sorusbildung von *Loxsuma* mit der der Hymenophyllaceen war die Ursache, daß

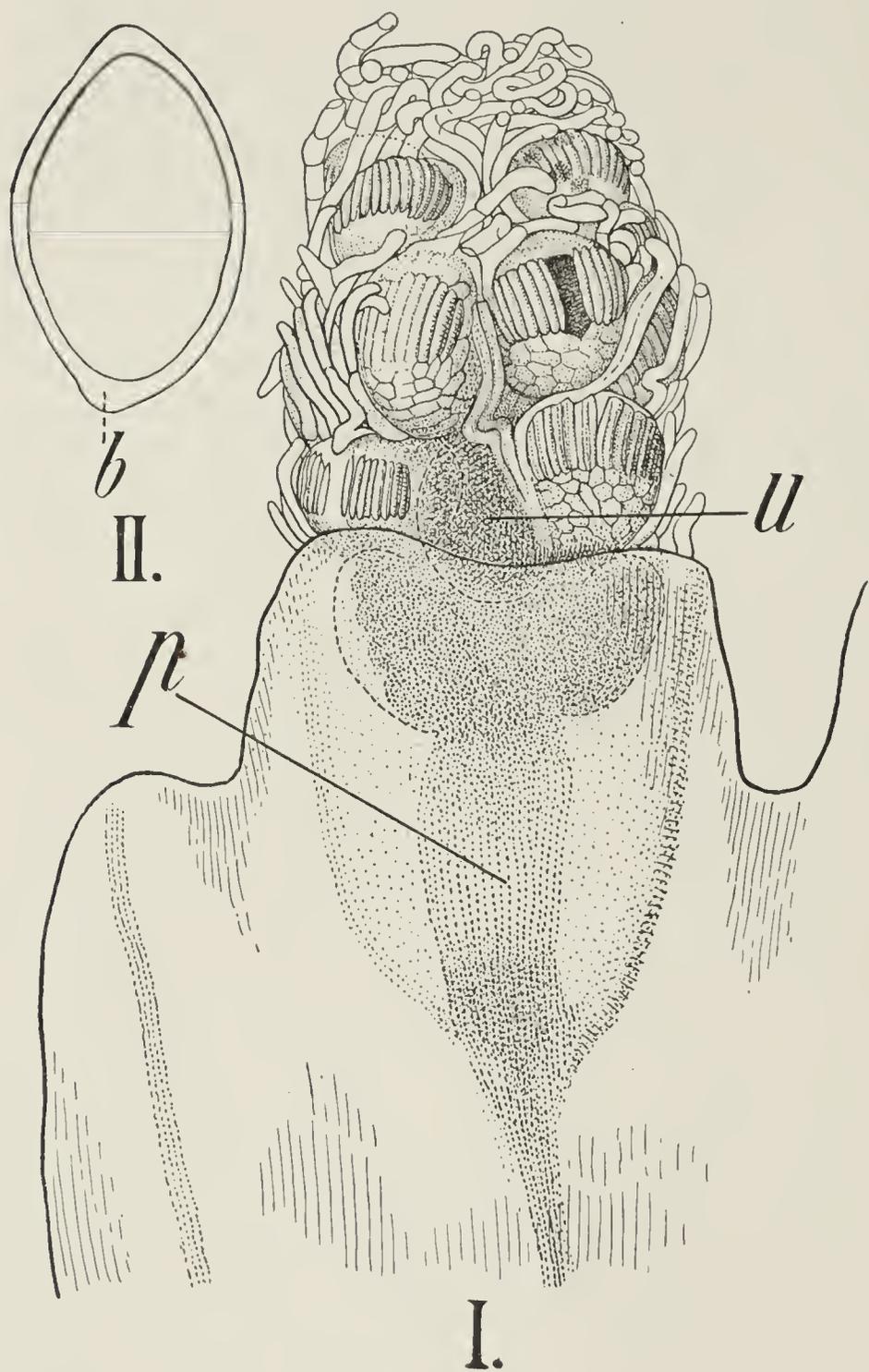


Fig. 6. *Loxsuma Cunninghami*. I. Sorus (ca. 35 mal vergrößert) mit geöffneten Sporangien. Der untere Teil der Placenta (*p*) schimmert durch das Indusium durch. *u* ein unreifes verkümmertes Sporangium. — II. (Etwas schwächer vergrößert.) Querschnitt durch den oberen Teil eines Indusiums. *b* die Stelle, an welcher es weiter unten in den Blattrand übergeht.

man sie mit letzteren in Verbindung brachte. Indes ist, wie unten weiter ausgeführt werden soll, das becherförmige Indusium auch bei Cyatheaceen vorhanden. Namentlich sind die Unterschiede des *Loxsuma*-Sorus von dem von *Thyrsopteris*, das zweifellos zu den Cyatheaceen gehört, nicht erheblich, und auch mit anderen Cyatheaceen bestehen Anknüpfungspunkte. So mit denen, bei welchen das Indusium aus zwei ungleichen Hälften besteht. Ein Querschnitt (Fig. 6, II) durch das Indusium von *Loxsuma* zeigt nämlich deutlich, daß es nicht radiär ist; man kann eine etwas derbere und längere obere Hälfte von einer etwas kürzeren unteren unterscheiden, wie dies — nur in gesteigertem Maße — bei *Cibotium*, auch bei *Dennstaedtia* u. a. der Fall ist.

man sie mit letzteren in Verbindung brachte. Indes ist, wie unten weiter ausgeführt werden soll, das becherförmige Indusium auch bei Cyatheaceen vorhanden. Namentlich sind die Unterschiede des *Loxsuma*-Sorus von dem von *Thyrsopteris*, das zweifellos zu den Cyatheaceen gehört, nicht erheblich, und auch mit anderen Cyatheaceen bestehen Anknüpfungspunkte. So mit denen, bei welchen das Indusium aus zwei ungleichen Hälften besteht. Ein Querschnitt (Fig. 6, II) durch das Indusium von *Loxsuma* zeigt nämlich deutlich, daß es nicht radiär ist; man kann eine etwas derbere und längere obere Hälfte von einer etwas kürzeren unteren unterscheiden, wie dies — nur in gesteigertem Maße — bei *Cibotium*, auch bei *Dennstaedtia* u. a. der Fall ist.

Auch Bower¹⁾ hält die Übereinstimmung mit den Hymenophyllelen für keine große.

„The affinity with the Hymenophyllaceae is also unmistakable, though probably not so close as has often been assumed; against it are the texture of the leaf, the mode of dehiscence, the structure of the sporangium and the low output of very large spores“ Wenn aber Bower weiter sagt: „The sporangium and its annulus and dehiscence point clearly towards the Gleicheniaceae and Schizaeaceae“, so möchte ich mich dieser Ansicht nicht anschließen.

Zunächst wird wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit darüber bestehen, daß das *Loxsuma*-Sporangium einen reduzierten Ring hat. Wenn man die Sporangien von außen betrachtet (Fig. 6, I), fällt eine auf der Außenseite befindliche Reihe langer Zellen (deren Wände gebräunt sind) auf. Es ist aber längst bekannt, daß diesem Teil des „Ringes“ nach unten hin sich Zellen anschließen, welche als rudimentäre Fortsetzung des Ringes zu betrachten sind; gelegentlich trifft man unter diesen Zellen auch noch solche mit etwas verdickten Seitenwänden an (Fig. 7, I. A_1). Daß diese Ausbildung mit der Gestalt und der dichten Aneinanderlagerung der Sporangien zusammenhängt, scheint mir zweifellos. Es bleibt nur eine verhältnismäßig kleine Zone des Ringes ganz frei (Fig. 6, I), die aus den stark vergrößerten Zellen besteht, während die anderen, gedeckten Ringzellen eine Rückbildung erfahren.

Die Ähnlichkeit mit *Gleichenia* hat man teils in der Orientierung des Ringes, teils in der Art und Weise, wie die Öffnung erfolgt, finden wollen.

In letzterer Beziehung scheinen mir aber die Verschiedenheiten größer zu sein, als die Ähnlichkeiten.

Letztere fand man darin, daß die Sporangien sich durch einen Längsriß öffnen. Dieser liegt bei *Gleichenia* auf der dem Sporophyll

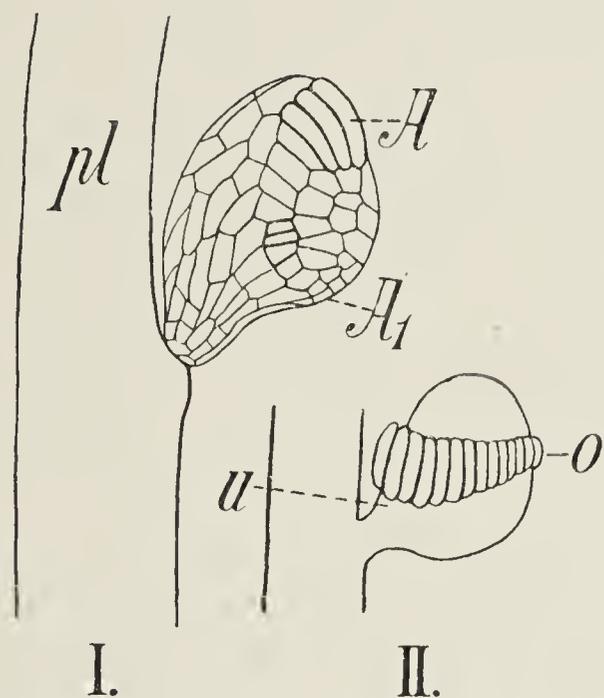


Fig. 7. I. Seitenansicht eines Sporangiums von *Loxsuma* mit einem Stück der Placenta (*pl*). *A* der ausgebildete, A_1 der reduzierte Teil des Annulus. II. (Schematisch) ein *Gleichenia*-Sporangium in gleiche Stellung gerückt wie das von *Loxsuma*.

1) Studies, a. a. O. p. 50.

abgekehrten Seite¹⁾ und der Ring bleibt hier gewöhnlich ganz. Bei *Loxsuma* aber reißt der Ring gewöhnlich annähernd in seiner Mitte entzwei und löst sich auch oft von der Sporangienwand ab, so daß an dieser Stelle ein Loch entsteht, aus welchem die Sporen herausfallen können. Einen regulären Längsriß wie bei *Gleichenia* habe ich bei *Loxsuma* trotz Untersuchung zahlreicher Sporangien nie gesehen. Bower sagt: „The longitudinal slit of dehiscence traverses the distant part of the annulus, following the median plane of the sporangium, and may extend some distance down the peripheral side of the Sporangium“. Er zitiert dabei eine Abbildung von Bauer. Wenn auch eine solche Öffnungsart gelegentlich vorkommt, so ist es doch nicht normal so. Und die Orientierung des Sporangiums ist meiner Ansicht nach eine andere als bei den *Gleicheniaceen*. Es tritt dies hervor, wenn man sich ein *Gleicheniaceen*-Sporangium in derselben Lage denkt wie das *Loxsuma*-Sporangium (Fig. 7, II). Man sieht daraus, daß der Ring auf der dem Sporophyll zugekehrten Seite entwickelt ist, bei *Loxsuma* aber mit der dem Sporophyll (resp. der Placenta) abgekehrten Seite. Der Ring ist bei den *Gleicheniaceen* annähernd quer zur Längsachse des Sporangiums, bei *Loxsuma* schief. Er stimmt viel mehr mit dem der *Cyatheaceen* überein, als mit dem von *Gleichenia*. Die Tatsache, daß der Ring von *Loxsuma* quer durchbricht, kann keine Übereinstimmung mit *Gleichenia* bedingen. Sie steht im Zusammenhang damit, daß der Ring hier überhaupt reduziert ist; eine Reduktion welche auch sonst z. B. bei *Ceratopteris* vorkommt.

Es kann der *Loxsomaring* von dem der *Cyatheaceen* abgeleitet werden, bei welchem die Dehiscenz ursprünglich quer, resp. schief zur Längsachse erfolgt. *Cyatheaceen*-Sporangien haben bekanntlich einen fast vollständigen, schief zur Längsachse des Sporangiums orientierten Ring²⁾ mit seitlich liegendem Stomium. Denkt man sich an diesem nur die obersten Zellen als Ringzellen ausgebildet, die anderen alle rückgebildet, so erhält man im wesentlichen die Verhältnisse, wie sie bei *Loxsuma* vorhanden sind. Man könnte in manchen Fällen hier sogar noch daran denken, die ursprünglich als Stomium funktionierenden Zellen (die etwas verdickte Wände haben) zu erkennen, da vielfach der rudimentäre Teil des Ringes auf einer Seite (der Stomiumseite) weniger differenziert ist als auf der anderen. Indes ist dies bei

1) Vgl. z. B. Goebel, Organographie, pag. 763, Fig. 507, III.

2) Diese Sporangien sind dorsiventral, aber asymmetrisch, sie haben eine vordere und hintere Seite und eine rechte und linke, die jeweils verschieden sind.

der Unregelmäßigkeit, mit der im reduzierten Teil des Annulus noch Verdickungen auftreten, zweifelhaft.

Eine solche Reduktion des Annulus konnte eintreten, weil die Sporangien auf der Placenta über die Blattfläche herausgeschoben werden; die Sporen können durch das Loch in der Sporangienwand leicht herausgeschüttelt werden.

Die oben gemachte Annahme, daß bei *Loxsoma* ein modifizierter (rückgebildeter) Cyatheaceenring vorliege, erhält nun ferner eine große Unterstützung dadurch, daß in *Loxsomopsis* eine Gattung vorliegt, an deren Verwandtschaft mit *Loxsoma* wohl nicht zu zweifeln ist, deren Sporangien aber einen Ring haben, der im wesentlichen dem der Cyatheaceen entspricht, nur etwas weniger schief verläuft und sich dadurch dem der Polypodiaceen annähert. Zwar ist von *Loxsomopsis* die Sproßgestaltung und Anatomie nicht bekannt, aber der Sorus stimmt, namentlich auch betreffs der Haarbildungen an der Placenta so sehr mit dem von *Loxsoma* überein, daß wir an einer Verwandtschaft der beiden Formen vorläufig wohl nicht zweifeln dürfen. Christ¹⁾ sagt: *Loxsomopsis costaricensis* ist eine uralte Reliktenform, die sich in etwas anderem Aufbaue und anderem Sorus in *Loxsoma Cunninghamii* Neuseelands wiederholt . . . Das Sporangium, das bei *Loxsoma* an *Gleichenia* oder *Schizaea* mahnt, ist mehr mit *Cyathea* vergleichbar¹⁾. Letzteres gilt aber, wie oben auszuführen versucht wurde, auch für *Loxsoma*. *Loxsoma* ist als von der Cyatheaceengruppe abgeleitet zu betrachten. Die Sporangien erschienen uns als stark reduzierte. *Loxsoma* ist also eine der von den Cyatheaceen ausstrahlenden zu den Polypodiaceen überleitenden Formen, wie sie mehrfach auftreten. Es sei erinnert an *Dennstaedtia*, *Microlepia* und die Woodsien²⁾. Wenn wir dabei annehmen, daß die Geschlechtsgeneration der Polypodiaceen eine Reduktion erfahren habe, die sich im Ausbleiben der „Borsten“ und dem Unterbleiben der Teilung der Deckelzelle äußert, so spricht dafür folgendes:

1) H. Christ, Die Pflanzengeographie der Farne, pag. 288. In seiner oben zitierten Abhandlung über *Loxomopsis* (a. a. O. pag. 396) sagt Christ, daß *Loxomopsis* ein Polypodiaceensporangium aufweise, gemeint ist aber nach dem vorhergehenden wohl ein Sporangium, welches dem der Polypodiaceen näher steht, als das von *Loxsoma*.

2) Vgl. betr. dieser Schlumberger, a. a. O. und Bower, Studies in the phylogeny of the Filicales II. Ann. of bot. 1912, Vol. XXVI. (Letztere Abhandlung erschien, nachdem das Manuskript der vorliegenden schon abgeschlossen war; es wird in Anmerkungen auf sie verwiesen.)

1. Die Bildung der Borsten kann auch bei den Cyatheaceen-Prothallien unterdrückt werden, wenn die Embryobildung vor der Borstenbildung eintritt.

2. Sie tritt (wie ich früher beobachtete und Schlumberger beschrieb) bei *Woodsia obtusa* noch in rudimentärer Weise auf.

3. Auch in der Bildung des Deckels der Antheridien sind die Prothallien der Polypodiaceen meist einfacher als die der Cyatheaceen, indem die Teilung der Deckelzelle meist unterbleibt, doch kann dies offenbar auch schon bei Cyatheaceen eintreten, wenigstens erwähnt Bauke einen derartigen Fall für *Hemitelia spectabilis*¹⁾.

4. Auch die bei manchen Cyatheaceen normal eintretende Verzweigung der Prothallien²⁾ ist eine Eigentümlichkeit, die bei Polypodiaceen nur gelegentlich noch auftritt.

Loxsoma ist eine der Formen, welche, wie wir sahen, in der Prothallienbildung den Übergang zwischen Cyatheaceen und Polypodiaceen vermitteln.

Es ist wahrscheinlich, daß solche auch sonst vorkommen, z. B. bei den *Dennstaedtiaceen*, deren Prothallienbildung aber meines Wissens nicht näher bekannt ist. Die kriechende Sproßachse von *Loxsoma* kann kein Grund sein, sie von den Cyatheaceen zu entfernen. Haben diese auch meist radiäre, orthotrope Sprosse, so kommen doch auch Arten mit kriechenden Achsen vor. Als solche führt Bower in seiner neuesten Arbeit *Alsophila blechnoides* und *Lophosoria pruinata* an, bei letzterer wird der Stamm später aufrecht. Bower meint sogar, daß der orthotrope Stamm der Cyatheaceen ein sekundärer Charakter sei (a. a. O. pag. 293).

Die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Sporophyten von *Loxsoma* stimmen mit den aus Beobachtung des Prothalliums gewonnenen Resultaten überein. Gwynne-Vaughan³⁾ findet, daß die deutlichste Übereinstimmung besteht mit den „*Dennstaedtiaceae*“, also einer gleichfalls den Cyatheaceen sich nahe anschließenden Gruppe, während er den Vergleich mit *Gleichenia* und den *Hymenophylleen* als einen bezeichnet, der von einer „zu spekulativen Natur sei, um mit der ausgesprochenen Verwandtschaft mit den *Dennstaedtiaceae* in Wettbewerb treten zu können“, Tatsächlich liegt, wie wir oben sahen, kein

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. X, pag. 71.

2) Vgl. z. B. die Figuren Bauke's von *Hemitelia Gigantea*, Beilage zur bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, Taf. 6. Goebel, Organographie, pag. 412, Fig. 274.

3) Gwynne-Vaughan, Observations on the anatomy of solenostelic ferns. I *Loxsoma*. Ann. of bot. 1901, Vol. XIV.

Grund vor, *Gleichenia* in nähere Verwandtschaft mit *Loxsonia* zu setzen und für die Hymenophyllaceen gilt im Grunde dasselbe, wenn sie auch den Cyatheaceen näher stehen, als den Gleicheniaceen.

Wenn wir also *Loxsonia* auch nicht, wie dies in dem Lotsy'schen¹⁾ Stammbaum geschehen ist, als eine der „Mütter“ betrachten können, von denen die Cyatheaceen, Dicksonieen und Hymenophyllaceen ausstrahlen, sondern sie bezüglich ihres Sporangienbaues als eine reduzierte Form auffassen, so bleibt die Gruppe der Loxsomaceen doch nach wie vor eine der merkwürdigsten unter den vielgestaltigen Farnen.

II.

Die Sorusbildung innerhalb der Gruppe der Cyatheaceen ist eine sehr lehrreiche, weil sie sich in Reihen anordnen läßt, die in ähnlicher Weise bei Polypodiaceen wiederkehrt.

Wir können ausgehen von *Thyrsopteris*. Hier ist das Indusium becherförmig, nur am Anfang fand Bower eine schwache Andeutung zweilippiger Entstehung; es kann als annähernd radiär bezeichnet werden. Die Placenta geht aus dem Blattrand hervor, ebenso wie dies bei den Hymenophyllelen der Fall ist. Wir sehen dann, daß das Indusium mehr und mehr dorsiventral und die Placenta stark verbreitert wird. Weiter bildet sich das Indusium immer mehr zweilippig aus, und der Sorus wird auf die Blattunterseite „verschoben“. In der Gruppe der Cyatheaceen sind also die mit randständigem Sorus (mit becherförmigem oder zweiklappigem Indusium) versehenen wohl (was die Sorusbildung anbetrifft) als die primitiveren anzusehen. Ihnen zunächst stehen dann die Hemitelien mit dorsalem Indusium, dessen Herumgreifen um den Sorus bei *Cyathea* als ein abgeleiteter Vorgang erscheint. Ich halte es deshalb für nicht zweckmäßig, die Cyatheaceen im engeren Sinne von den Cibotieen zu trennen, denn die „Verschiebung“ der Sorus-Sporangien auf die Unterseite ist ein Vorgang, der in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederkehrt, und deshalb nicht als systematisch besonders wichtig betrachtet werden kann. Nahe verwandte Formen können sich verschieden ver-

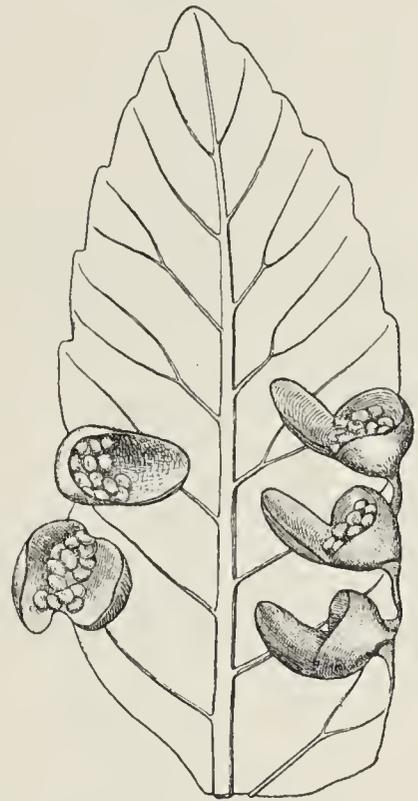


Fig. 8. Blattfieder von *Cibotium Schiedei* mit fünf randständigen Soris, die untere Klappe des Indusiums zurückgeschlagen (ca. 5 mal vergrößert).

1) J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1909, Bd. II, pag. 664.

halten¹⁾: bei *Aneimia* sind die Sporangien randständig, bei *Trochopteris* (die vielfach generisch mit *A.* vereinigt wurde) flächenständig. Dabei finden sich alle möglichen Übergänge. Schon bei *Cibotium* (Fig. 8) sind die beiden Indusiumklappen verschieden. Die untere wird braun, stirbt ab und biegt sich weit nach außen zurück, die obere bleibt grünlich, sie hat im wesentlichen die Struktur der Blattspreite und verändert sich nicht. Denkt man sich die obere Klappe (Fig. 9 *Jo*) ganz mit dem Blattrand vereinigt (oder, wie dies unten für *Davallia dissecta* anzuführen sein wird, in diesen auswachsend), so kommt das Verhalten von *Microlepia* zustande (Fig. 9). In etwas anderer Weise geschieht die „Verschiebung“ bei *Saccoloma*, da sie meist unrichtig angegeben wird, sei sie kurz erwähnt.

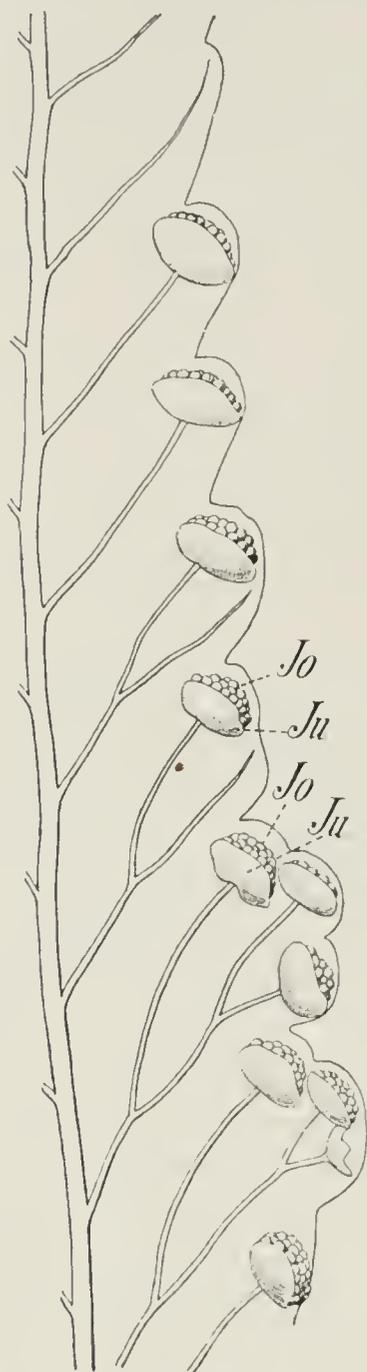


Fig. 9. *Mikrolepia platyphylla*. Stück einer Blattpinnule mit Soris (vergrößert). *Jo* oberer, mit der Blattfläche vereinigter Teil des Indusiums, *Ju* unterer Teil.

deutlich abgegrenzt durch eine leistenförmige Erhöhung, so daß über die oben gegebene Deutung kein Zweifel obwalten kann, um so weniger,

1) Vgl. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen II, 1881. Goebel, Organographie, pag. 676.

2) Christ, Farnkräuter der Erde, pag. 303.

Saccoloma ist eine Gattung, welche den Davallien angegliedert wird. Tatsächlich lassen sich die Sorusverhältnisse auch leicht von denen bei *Davallia* oder *Microlepia* ableiten. Es soll hier nur auf *S. elegans* hingewiesen werden. Bei Christ²⁾ ist eine Zeichnung von Kunze wiedergegeben, nach welcher die Sori auf der Unterseite des Blattes am Ende eines Nerven sitzen würden, der äußere Teil des Indusiums soll aus dem „etwas vertieften Blattrand“ gebildet sein. Eine ganz ähnliche Zeichnung findet sich auch in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ (Fig. 113 *B*); es soll hier der Blattrand „kaum modifiziert sein“. Diese Figuren und Schilderungen treffen aber nicht zu. Was als „kaum modifizierter Blattrand“ bezeichnet wird, ist zusammengesetzt aus den einander berührenden äußeren Klappen der zweiklappigen Indusien. Diese äußeren Klappen (Fig. 10 *Ja*) sind größer als die inneren. Man sieht die einzelnen Sori aber

als die äußeren Indusien zwischen den Erhöhungen vielfach deutlich über den Rand sich vorwölben. Am auffallendsten tritt dies bei einzeln stehenden Soris hervor, bei ihnen kann man die Zugehörigkeit des äußeren Indusiumstückes zum inneren ohne weiteres erkennen. Das Verschmelzungsprodukt der äußeren Indusien als „Blattrand“ zu bezeichnen, ginge nur dann an, wenn dieses Gewebe anatomisch mit dem übrigen Blatt übereinstimmen würde. Dies ist indes nicht der Fall, auch Spaltöffnungen fehlen hier ganz. Wohl aber können wir uns

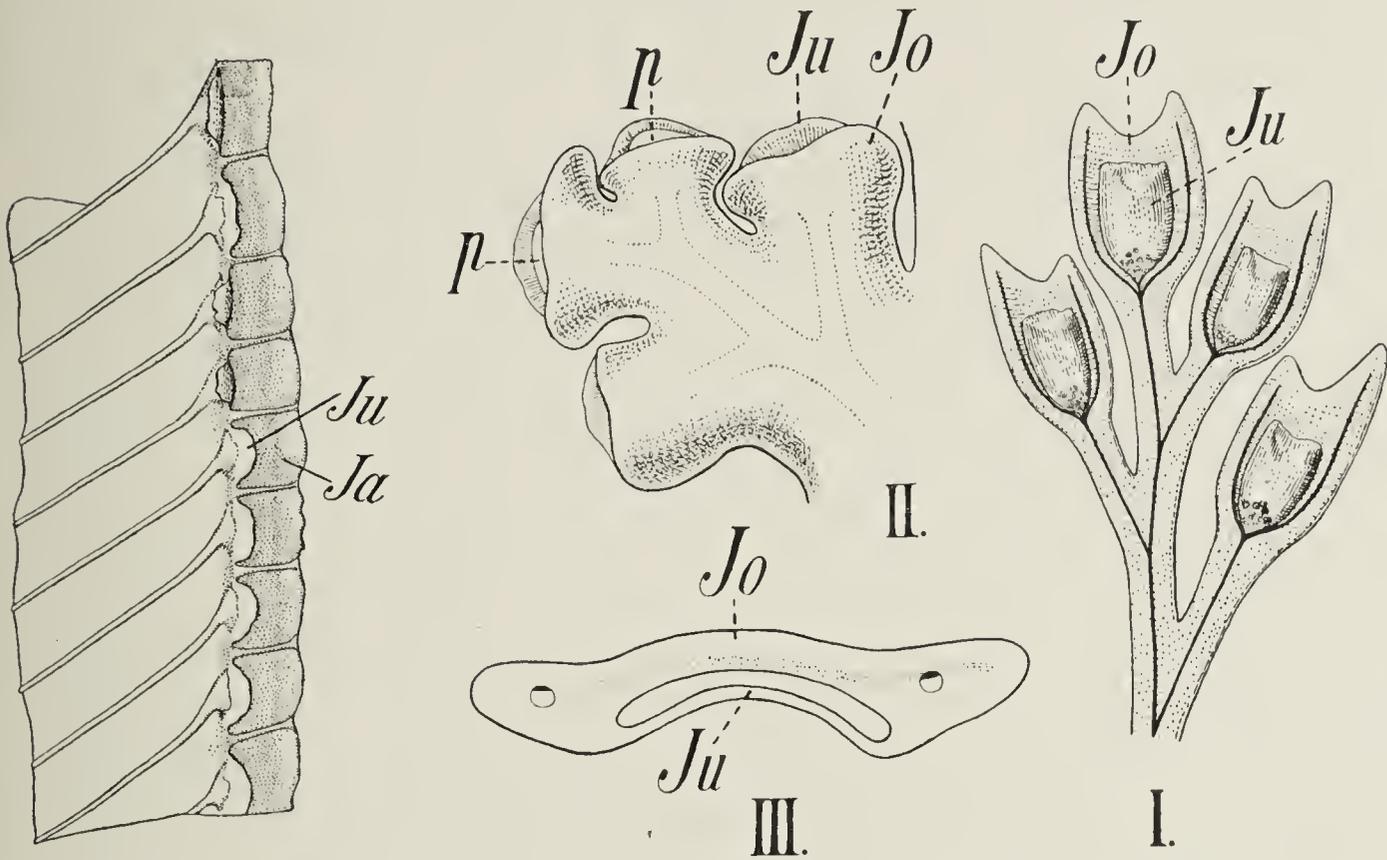


Fig. 10. *Saccoloma elegans*. Stück einer Blatthieder mit Soris, an denen die Sporangien entfernt sind, um die Indusien deutlicher hervortreten zu lassen.

Fig. 11. *Davallia dissecta* J. Sm. I. Stück eines fertigen Blattes mit vier Soris. Die obere Indusienwand (Jo) ist wie die Blattfläche ausgebildet; Ju unterer Teil des Indusiums. II. Stück eines jungen Blattes mit vier Soris, an deren Placenta (p) — welche bei zweien sichtbar ist — noch keine Sporangien aufgetreten sind. III. Querschnitt durch ein Indusium, in welches zwei Leitbündel eintreten, deren Gefäßteile dunkel gehalten sind.

leicht vorstellen, wie tatsächlich aus einem solchen Verschmelzungsprodukte ein wirklicher Blattrand hervorgehen kann; das innere Indusium bleibt dann allein übrig und wir erhalten einen Sorus, welcher dem von *Nephrolepis davalloides* entspricht. Daran schließen sich andere dann leicht an.

So die von *Prosaptia* zu den *Davallien* führende Reihe. *Prosaptia contigua*¹⁾ sammelte ich vor Jahren in Ceylon; die tetraedrischen

1) Sowohl Christ (Die Farnkräuter der Erde, p. 305) als auch Diels (Natürliche Pflanzenfamilien I, 4, pag. 212) schreiben diesem Farn ein „aufrechtes Rhizom“ zu. Ich fand es dorsiventral mit den Blattbasen auf der Oberseite, den Wurzeln auf der Unterseite.

Sporen sind, wie früher mitgeteilt, dadurch von Interesse, daß sie schon innerhalb der Sporangien zweizellig werden. Das becherförmige Indusium ist auf der Ober- und der Unterseite annähernd gleich dick, wenn auch die Unterseite etwas weniger massig ist; beide sind chlorophyllhaltig. Vergleichen wir damit *Davallia dissecta* J. Sm. (Fig. 11, I), so ist hier deutlich ein auf der Blattunterseite stehendes dünnhäutiges Indusium vorhanden, während der obere Teil durch die chlorophyllhaltige (auf der Unterseite auch Spaltöffnungen führende) Blattfläche gebildet wird, in welche zwei Leitbündel hineintreten (Fig. 11, I u. III).

Betrachtet man aber jüngere Stadien (Fig. 11, II), so sieht man, daß hier ein zweilippiges Indusium angelegt wird, dessen beide Lippen unten becherförmig zusammenhängen. Nur entwickeln sich der obere und der untere Teil des Indusiums recht ungleichartig: der obere verbreitert sich seitlich stark, und nimmt die Textur der Blattfläche an, der untere bleibt dünn und häutig. Die Übereinstimmung des oberen Indusiumteils mit der Blattfläche, spricht sich auch darin aus, daß rechts und links ein Leitbündel in ihm verläuft. Auch hier ist der Sorus von Anfang an stark verbreitert. Indes seiner Anlage nach stimmt er mit dem von *Thyrsopteris*, *Cibotium* u. a. überein. Es würde leicht sein, aus einem Sorus wie dem von *Davallia dissecta* auch den eines *Asplenium* abzuleiten. Indes sollte hier nur darauf hingewiesen werden, wie die Sori in den von den Cyatheaceen ausstrahlenden Gruppen miteinander verknüpft sind, sowie darauf, daß aus derselben Sorusanlage je nachdem entweder der untere becherförmige Teil des Indusiums oder die zwei Lippen (und zwar diese entweder gleichmäßig oder ungleichmäßig) stärker wachsen, im fertigen Zustand ein sehr verschiedenes Gebilde zustande kommt.

Es soll damit keineswegs gesagt sein, daß bei allen Farnen mit Sporangien auf der Blattunterseite derselbe Verschiebungsvorgang anzunehmen sei. Vielmehr beschränken wir die oben ausgeführte Annahme auf die mit Indusien versehenen Farne. Bei den Osmundaceen hat *Osmunda*, wie früher nachgewiesen wurde¹⁾, die Sporangien an den fertilen Blatteilen allseitig, *Todea* unterseitig. Es ist möglich, daß letztere Stellung durch Wegfall der Sporangien auf der Oberseite und am Rande zustande gekommen ist. Ähnliches mag auch für die Marat-

1) Vgl. Goebel, Entwicklungsgeschichte 1883, pag. 387. Es wurde dort auch betont, daß, wenn wenig Sporangien bei *Osmunda* vorhanden sind, sie auf der Unterseite des Sporophylls sitzen — eine Erscheinung, die mit der stärkeren vegetativen Entwicklung solcher Blätter in deutlicher Beziehung steht.

tiaceen gelten, nur daß wir hier keine lebende Form kennen, welche andere als unterseitige Sori besitzt.

Wer die nicht oder doch nur nebensächlich assimilierenden Sporophylle für die ursprünglichere Blattform (den Laubblättern gegenüber) hält, kann also derzeit folgende zwei Typen der „Verlaubung“ aufstellen:

1. Die Stiele der Sori werden flach und zu Blattflächen, die Indusien bilden sich ungleichmäßig aus, der obere Teil wird in die Blattfläche einbezogen, der Sorus dadurch auf deren Unterseite verschoben. Die Placenta wird reduziert (Cyatheaceen-Polypodiaceen = Leptosporangiatentypus).

2. Der die Sporangien tragende Teil des Sporophylls selbst wird flach und blattartig, die Sporangien bleiben nur auf der Unterseite erhalten (Osmundaceen-Typus); vielleicht auch gültig für andere Formen.

Hannig¹⁾ hat neuerdings darauf hingewiesen, daß auch die Ausbildung der Sporenhüllen für die Systematik von Bedeutung sei. Es sei deshalb erwähnt, daß nach seiner Darstellung die Cyatheaceen ebensowenig ein Perispor besitzen, als die Dennstaedtineen und Davalliaceen. Nur für die Aspleniaceen, Aspidiaceen und Acrostichaceen (mit Ausnahme von *Chrysodium*) ist ein solches nachgewiesen. Wenn auch, wie Hannig hervorhebt, die verhältnismäßig geringe Zahl der auf die Perisporienbildung untersuchten Farne nicht ausreicht, um die systematische Bedeutung der Perisporienbildung sicher zu stellen, so ist es doch sehr beachtenswert, daß die Cyatheaceen und die ihnen zunächst stehenden Farngruppen sich, was den Mangel eines Perispor betrifft, ebenso verhalten wie die Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen und die Eusporangiaten.

III.

Es mag dieser Anlaß benutzt werden, um des Verfassers Anschauungen über die Gliederung der Farne kurz darzulegen.

Die Bower'sche Einteilung der leptosporangiaten Farne in *simplices*, *gradatae* und *mixtae* stellt ein früher zu wenig beachtetes Verhalten der Sorentwicklung in den Vordergrund. Die Beziehungen der „*gradatae*“ zu den „*mixtae*“ welche Bower selbst hervorhebt, sind aber offenbar so enge, daß sie nicht wohl voneinander getrennt und in besondere Gruppen untergebracht werden können. Ebensowenig

1) E. Hannig, Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen, nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora 1911, Bd. CIII, pag. 321.

wird sich die alte Einteilung nach dem Verlaufe des Ringes in „cathetogyratae“ (Polypodiaceen) und helicogyratae (Cyatheaceen, Hymenophylleen usw.) empfehlen. Denn diese beiden Gruppen stehen sich so nahe, daß sie besser nicht getrennt werden. Cyatheaceen und Hymenophylleen sind als zwei divergierende Gruppen an den Anfang der Reihe leptosporangiaten Farne zu stellen, welche ich als die mit „breviciden“ Sporangien bezeichnen möchte, im Gegensatz zu der Gruppe der „Longiciden“. An die Cyatheaceen schließen sich, wie oben mehrfach betont, die Polypodiaceen (im weitesten Sinne) unmittelbar an. Auch der anatomische Bau der Sporophyten bietet keinen Grund zur Abtrennung der Polypodiaceen von den übrigen. Der Gametophyt zeigt, wenn man z. B. die Fadenprothallien mancher Trichomanes-Arten vergleicht, mit den herzförmigen Prothallien der Cyatheaceen und Polypodiaceen scheinbar große Verschiedenheiten. Wie ich in einer Reihe früherer Arbeiten darzulegen versucht habe, bestehen indes Übergänge, speziell wenn wir die Gestaltung der Hymenophyllumprothallien mit denen der Vittarieen vergleichen, welche ihrerseits durch Formen wie Gymnogramme sich an die übrigen Polypodiaceen anschließen lassen. Betreffs des Antheridienbaues sei auf das oben Gesagte verwiesen.

Die Zusammengehörigkeit der Hymenophylleen-Cyatheaceen-Polypodiaceen, hat auch schon in älteren Farnsystemen ihren Ausdruck gefunden, es sind diejenigen Farne, welche Olaf Swartz (1806) als „gyratae“ Willdenow (1810) als Filices im engern Sinne bezeichnet hat, Prantl¹⁾ später (1892) als „Pteridales“. Diese Bezeichnungen sind wohl kaum als zweckmäßig zu betrachten, keine davon hat sich Eingang zu verschaffen gewußt. Denn es liegt kein Grund vor, mit Olaf Swartz den Ring der Cyatheaceen, Hymenophyllaceen und Polypodiaceen als einen „echten“ (gyratae), den der Gleicheniaceen, Schizaeaceen usw. als einen „unechten“ (spurii gyratae) bezeichnen, während Marattiaceen und Ophioglossaceen als „agyratae“ zusammengefaßt wurden. Wenn dabei die „Gyratae“ als die typischen Farne betrachtet wurden, so war das offenbar dadurch bedingt, daß sie in Europa die häufigsten und deshalb der Untersuchung am ersten zugänglich waren. Prantl faßte die Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen, Ophioglossen und Marattiaceen als „Osmundales“, die übrigen als Pteridales zusammen. In dieser Einteilung scheinen mir die eusporangiaten Farne (Marattia-

1) Prantl, Das System der Farne. Arbeiten aus dem Kgl. bot. Garten in Breslau 1892, Bd. I, Heft 1, pag. 1.

ceen und Ophioglossean) den andern Gruppen zu nahe gerückt. Sie erscheinen uns heutzutage als die „primitiveren“; wenn ihnen auch die Osmundaceen nahe kommen, so halte ich die Einteilung in eusporangiate und leptosporangiate Farne doch immer noch für eine zweckmäßige. Die letzteren stellen offenbar eine Anzahl divergierender Reihen dar, in denen sich aber zwei Gruppen als aus verwandten Formen bestehend erkennen lassen. Man kann dies durch folgende Bezeichnungen ausdrücken:

Filices leptosporangiatae:

1. Sporangii longicidis (die Sporangien öffnen sich mit einem Längsspalt) Osmundaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen.

2. Sporangii brevicidis (die Sporangien öffnen sich mit einem schief oder transversal zur Längsachse gestellten Querspalt¹⁾) (Cyatheaaceen, Hymenophyllaceen, Polypodiaceen).

Die erste Gruppe schließt sich an die eusporangiaten Farne am nächsten an. Diese und die sämtlichen übrigen Pteridophyten haben longicide Sporangien, wo sie, wie die Sporangien bei *Lycopodium inundatum* sich durch einen Querriß zu öffnen scheinen, läßt sich, wie früher²⁾ gezeigt wurde, nachweisen, daß dies auf der „Verschiebung“ eines Längsrisses beruht. Die Porenöffnung der Sporangien von *Kaulfussia* und *Danaea* aber ist offenbar nur eine Modifikation der longiciden Öffnungsart, wie sie auch sonst vorkommt. Es sei nur erinnert an die Porenkapsel bei *Papaver*. Die „typische“ Öffnungsart der Rhoeadinenfrucht ist die, daß die Placentarteile der Fruchtblätter stehen bleiben, die dazwischen gelegenen Teile aber als Klappen sich loslösen; bei *Papaver* löst sich jeweils nur ein oberes kurzes Stück des Perikarps los und so entsteht eine Porenkapsel. So betrachte ich auch die „poricide“ Öffnungsweise der *Kaulfussia*- und *Danaea*-Sporangien als eine Modifikation der longiciden, wie sie bei *Angiopteris* und *Marattia* vorhanden ist.

Wir können, wie mir scheint, auch die Beziehungen dieser Öffnungsweise zu der Lage der Sporangien erkennen. Bei *Angiopteris* sind die Sporangien des Sorus bekanntlich der Hauptsache nach frei, jedes einzelne Sporangium kann also zur Entleerung der Sporangien, nachdem es sich durch einen Längsriß geöffnet hat, eine Auswärtsbewegung seiner Wand ausführen, die sogar zu einer Sporenabschleuderung

1) Selbstverständlich kann dieser unter Umständen an sich länger sein als der Längsspalt der Longiciden, indes wird es kaum möglich sein, einen Namen zu finden, der ganz genau paßt.

2) Organographie, pag. 756.

führen kann. Bei *Marattia* sind die Sporangien zu einem „Synangium“ vereinigt, eine Einzelbewegung der Sporangien ist nicht mehr möglich, aber da die Sporangien in zwei Reihen „verwachsen“ sind, so kann jede Hälfte des Synangiums eine „Klaffbewegung“ ausführen, welche die Sporenaussaat erleichtert. Bei *Kaulfussia* sind die Sporangien ringförmig verwachsen, es ist weder eine Auswärtsbewegung der Wand des (nicht gesondert hervortretenden) Einzelsporangiums, noch eine Klaffbewegung möglich. Die Sporangien öffnen sich nicht durch eine Längsspalte (die ja, wenn nicht eine besondere Einrichtung hinzutreten würde, sehr schmal wäre), sondern durch ein Loch am Scheitel. Ob die hier aufgestellte Reihe eine „phyletische“ ist, muß ganz und gar dahingestellt bleiben, sie sollte nur zeigen, daß die poricide Öffnungsweise sich umgezwungen der longiciden anschließen läßt, und daß zwischen ihr und der Lage der Sporangien im Sorus Beziehungen bestehen.

Auch der Gametophyt der longiciden Leptosporangiaten zeigt Beziehungen zu dem der Eusporangiaten, und zwar speziell im Bau der Antheridien. Die Antheridien der Marattiaceenprothallien öffnen sich durch eine Deckelzelle. Dasselbe ist der Fall bei denen der Osmundaceen, Gleicheniaceen und unter den Schizaeaceen¹⁾ bei *Lygodium*, während *Aneimia* und *Mohria* (die auch sonst unter sich verwandt sind) ihre Antheridien nach dem Polypodiaceen-Typus öffnen, also dieselbe, der hier vertretenen Ansicht nach auf Rückbildung beruhende, Erscheinung, wie wir sie oben für die Cyatheaceen-Reihe anführten.

Die Salviniaceen und Marsiliaceen wurden in der oben gegebenen Übersicht zunächst nicht berücksichtigt; bekanntlich hat das Leben im Wasser bei ihnen eine Reduktion der Sporangienausbildung insofern mit sich gebracht, oder ermöglicht, als sie keinen Ring besitzen. Auch die Antheridienstruktur gibt keine Anhaltspunkte; die Sorusbeschaffenheit nähert die Salviniaceen am meisten den am Anfang der breviciden Leptosporangiaten stehenden Gruppen (Hymenophylleen, Cyatheaceen), da indes sonst bis jetzt keine genügenden Anhaltspunkte vorliegen, um sie hier einzureihen, wird es zweckmäßiger sein, sie als besondere Gruppe beizubehalten.

1) Vgl. Heim, Flora 1896, Bd. LXXXII, p. 369.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [105](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Archegoniatenstudien. Loxsoma und das System der Farne 33-52](#)