Morphologische Studien

von Dr. K. Prantl,
Privatdocent in Würzburg.

I.

Die Verzweigung des Stammes bei einigen Farnen.

Die Verzweigung des Farnstammes hat zu zwei entgegengesetzten Deutungen Anlass gegeben. Während Hofmeister [1]) und Stenzel [2]) sie als dichotomisch betrachten, d. h. als unabhängig von den Blättern, findet Mettenius [3]) bei einer sehr grossen Anzahl von Farnen aus fast allen Familien Beziehungen der Verzweigung zu den Blättern. Da diese Abhandlung Mettenius' weniger Berücksichtigung gefunden hat, so dürfte es nicht überflüssig erscheinen, einige Beobachtungen mitzutheilen, welche die von ihm vertretene Auffassung zu unterstützen geeignet sind.

Man könnte versucht sein, zur Entscheidung der Frage sich an die Vorgänge am Stammscheitel zu wenden und die Entwickelung der Blätter sowie der Zweige aus den Segmenten der Stammscheitelzelle zu verfolgen; wer sich aber je mit der Untersuchung von Stammscheiteln bei Farnen beschäftigt hat, kennt die Schwierigkeiten, die sich dieser Methode entgegenstellen. Wozu brauchen wir aber auch diesen mühevollen und unsicheren Weg einzuschlagen, wenn ein anderer uns schneller und sicherer zum Ziele zu führen verspricht. Kannte man ja doch bei den Phanerogamen die Abhängigkeit der Verzweigung von den Blättern lange, bevor man nur daran dachte, die Anlage der Seitengebilde am Stammscheitel zu untersuchen. Es hat somit seine volle Berechtigung auch am Farnstamme die im ausgebildeten Zustande obwaltenden Anordnungen zu studiren und vielleicht nachträglich an besonders günstig scheinenden Objecten die so gewonnene Auffassung auch auf entwickelungsgeschichtlichem Wege zu prüfen.

Wird nun die Frage gestellt: Besteht eine Beziehung zwischen der Anordnung der Zweige und der der Blätter oder nicht? so dürfte es von vornherein misslich erscheinen, von complicirten Beispielen mit dichtgedrängten nach hohen Divergenzen angeordneten Blättern auszugehen und das hier gewonnene (wie leicht

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. II. Abh. d. sächs Ges. d. Wiss. V.

2) Untersuchungen über Bau und Wachsthum der Farne. Nova Acta Ac. C. L. N. C. XXVIII. 1861.

3) Ueber Seitenknospen bei Farnen. Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss. VII. 611 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0539-1

vorauszusehen: negative) Resultat auf die übrigen Fälle auszudehnen. Es ist vielmehr angezeigt, solche Stämme, deren Blätter nach niedrigeren Divergenzen ($^1/_3$ bis $^2/_5$) und in longitudinaler Richtung voneinander entfernt gestellt sind, zunächst ins Auge zu fassen und hier nach etwaigen Beziehungen der Zweige zu den Blättern zu suchen.

Stämme, welche dieser Anforderung entsprechen, finden sich unter den einheimischen Farnen, welche sich wegen des reichlichst zu Gebote stehenden Untersuchungsmaterials vor Allem empfehlen, z. B. bei *Cystopteris montana* und den Arten von *Phegopteris*. Bei erstgenannter Pflanze stehen die Blätter an dem weithin kriechenden Rhizome ziemlich entfernt zumeist nach der Divergenz $^2/_5$. Es ist hier, auch bei bedeutender Länge der Internodien, besonders leicht, die Spirale der Blattstellung aufzufinden, da der Blattstiel an der kathodischen Seite tiefer unten mit dem Stamme verschmilzt, als an der anodischen; mit anderen Worten: die Blattinsertion verläuft auf der Stammoberfläche nicht quer, sondern schief in Richtung der Grundspirale. Hier finden sich nun sehr häufig zweifellose Seitensprosse des Rhizoms sei es entwickelt oder im Knospenzustande an der Blattbasis, und zwar bisweilen je zwei Sprosse an einer Blattinsertion, der eine an der kathodischen, der andere an der anodischen Seite der Blattachsel. Dieses paarweise Auftreten der Sprosse in der Blattachsel zeigt unwiderleglich, dass wenigstens hier von einer Dichotomie des Stammes unmöglich die Rede sein kann. Sehr häufig findet man aber nur den einen dieser beiden Achselsprosse, an der kathodischen oder an der anodischen Seite; an vielen Blattbasen fehlen die Seitensprosse vollständig. Diese Zweige sind stets, wenigstens an der Basis, schwächer als der Hauptstamm und tragen dementsprechend hie und da die Blätter nach der Divergenz $^1/_3$; gewöhnlich ist das erste Internodium bedeutend verlängert, während die folgenden Blätter oft viel dichter zusammengedrängt sind, als am Hauptstamme. — In einer Anzahl von Fällen, wo diese Verlängerung des ersten Internodiums minder beträchtlich war, somit die Drehungen als minder gefährliche Fehlerquellen auftraten, konnte ich mit Sicherheit constatiren, dass das erste Blatt des Seitensprosses um $^2/_5$ des Umfangs vom Tragblatte entfernt war, so dass sich letzteres der Spirale des Seitensprosses unmittelbar anschloss. Dabei ist die Spirale des Seitensprosses mit der des Hauptstammes bald homodrom, bald antidrom, ohne dass hierin irgend eine Gesetzmässigkeit erkannt werden konnte. Es können

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0540-2

die beiden Sprosse derselben Blattachsel unter sich homodrom und mit dem Hauptstamm homodrom oder antidrom sein; es können auch die beiden Sprosse unter sich antidrom und ebensogut der kathodische als der anodische mit dem Hauptstamm homodrom sein. In allen sicher constatirten Fällen steht aber das erste Blatt des Seitensprosses so, dass das Tragblatt als das unterste Blatt des Seitensprosses aufgefasst werden könnte; es steht somit z. B. bei rechtsläufiger Spirale bei Homodromie am kathodischen Spross innen (d. h. der Mittellinie des Tragblattes genähert), am anodischen aussen, bei Antidromie umgekehrt.

Während in diesen sehr häufig zur Beobachtung gelangenden Fällen die Seitensprosse stets schwächer sind als der in gerader Richtung unverändert fortwachsende Hauptspross, fand ich einmal auch ein Rhizom, das sich in zwei gleichstarke divergirende Aeste theilte. Die Untersuchung der Blattstellung ergab, dass in den beiden Gabelästen die Blattspirale mit der ihres Fussstückes antidrom war; es konnte somit keiner der beiden Gabeläste als die Fortsetzung des durch einen kräftigen Seitenspross zur Seite gedrängten Hauptsprosses aufgefasst werden. Es lag somit die Alternative vor: entweder haben wir hier wirklich eine ächte Dichotomie, eine zweite Verzweigungsform der nemlichen Pflanze, oder ein Dichasium als eigenthümliche Ausbildungsform der im Vorstehenden geschilderten Verzweigung. Im letzteren Falle durfte man Beziehungen der Gabelzweige zu den Blättern des Hauptsprosses in der oben dargelegten Weise erwarten. Dieselben existirten hier nun in der That. Etwa 1 Centimeter unter der Gabelungsstelle stand ein Blatt am Hauptstamme derart, dass es bei oberflächlicher Betrachtung als das Tragblatt der beiden, auf eine kurze Strecke seitlich verwachsenen Sprosse aufgefasst werden könnte. Allein die Stellung des ersten Blattes am Seitensprosse trifft hier nur für den einen Spross zu, der als kathodischer Achselspross diesem Blatte angehört. Der andere Gabelspross aber lässt dieselbe gesetzmässige Beziehung unter der Annahme erkennen, dass sein Tragblatt auf eine kurze Strecke mit ihm selbst verwachsen ist, eine Annahme, die wie wir später sehen werden, im anatomischen Verhalten ihre Bestätigung findet. Wir deuten daher diese Gabelung folgendermassen: der Scheitel des Hauptsprosses stellte sein weiteres Wachsthum ein; dadurch wurden zwei, den letzten Blättern angehörige (kathodische) Achselsprosse zu stärkerer Entwicklung angeregt; das letzte Blatt der Hauptaxe erlitt eine Verschiebung derart, dass es an seinen Achselspross hinaufrückte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0541-8

Nachdem sich somit diese Gabelsprosse demselben Gesetze unterordnen, wie die zweifellosen Achselsprosse, ist kein Grund vorhanden, hier eine dichotomische Verzweigung der Stammspitze unabhängig von den Blättern anzunehmen. Wer bei dieser Sachlage noch die Deutung als Dichotomie retten wollte, müsste erstens dieses Zusammentreffen der Blattstellung als zufällig erklären und zweitens die gewöhnlichen schwächeren Seitenzweige als Adventivbildungen deuten. Der Zufall, welcher in der Blattspirale der Gabelzweige herrscht, wäre aber doch sehr eigenthümlich, nachdem er, wie wir sogleich sehen werden, auch bei den verwandten *Phegopteris*-Arten stets wiederkehrt. Mit der Auffassung der schwächeren Seitensprosse als adventiver Bildungen, wie diess für ähnliche Fälle von Stenzel versucht wurde, verträgt sich aber der anatomische Befund nicht, welcher vielmehr zeigt, dass die Sprosse schon am Stammscheitel mit den Blättern angelegt werden müssen.

Die Fibrovasalstränge des Stammes bilden ein Netz langgezogener Maschen, aus deren Seiten einander fast gegenüber (der kathodische stets tiefer) die beiden in das Blatt ausbiegenden Stränge entspringen. Es berührt die hier vorliegende Frage weniger, dass wir das Maschennetz durch Verzweigung der Blattspurstränge entstanden auffassen müssen. Das Maschennetz der schwachen Seitensprosse vereinfacht sich an der Basis derart, dass die Fussstücke der beiden Stränge des ersten Blattes zu einem erst rinnenförmigen, weiter unten cylindrischen Strange verschmelzen, der sich eine kurze Strecke ober dem Blattstrang der betreffenden Seite an das Maschennetz des Hauptstammes ansetzt. Eine Neubildung dieser Strangverbindung an älteren Stammtheilen erscheint bei der Beschaffenheit des Rindengewebes unannehmbar; dieselbe muss in der Scheitelregion bei der ersten Ausdifferenzirung des Procambiums mit den Blattsträngen angelegt werden. Eine einzige Verschiedenheit von den Achselsprossen der Phanerogamen weisen diese Sprosse nur darin auf, dass an manchen Blättern gar keine Seitenknospen zur Anlage kommen.

Es schien nun von Wichtigkeit zu erfahren, wie sich der Strangverlauf in dem oben beschriebenen Falle der falschen Dichotomie verhielte. Unter der Gabelungsstelle zeigt sich eine auffallende Störung in der Regelmässigkeit des Maschennetzes; in den beiden Gabelzweigen war schon von der Basis an ein, wenn auch nicht so regelmässiges Maschennetz ausgebildet; eine Vereinfachung bis zum rinnenförmigen Strang war nicht vorhanden. Hin-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0542-3

gegen stimmt eine minder weitgehende Vereinfachung des Maschennetzes (derart, dass auf eine gewisse Strecke der Querschnitt nur zwei, statt drei Stränge aufweist) in ihrer Lage genau mit der oben gegebenen Deutung der Tragblätter überein. In dem einen Gabelzweig (dem Achselspross des vorletzten Blattes) erschien dieselbe schon an der Gabelungsstelle, in dem anderen (dem Achselspross des letzten, hinaufverschobenen Blattes) erst oberhalb der Insertion des ersten Blattes (d. h. eben des Tragblattes). Die Verschiedenheit dieses Strangverlaufes von dem in schwächeren Seitensprossen dürfte immerhin leicht erklärlich sein, wenn man erwägt, dass diese beiden Gabelsprosse von ihrer ersten Anlage an sich kräftiger weiter entwickelten, eine dem Hauptstamme gleichkommende Mächtigkeit annahmen. Ja unter der Annahme einer wahren Dichotomie hätte man gerade eine regelmässigere Theilung der Stränge erwarten müssen.

Was nun hier bei *Cystopteris montana* als Ausnahme auftritt, die scheinbare Dichotomie, wird an den in derselben Weise kriechenden Rhizomen unserer einheimischen *Phegopteris*-Arten (*Ph. polypodioides*, *Dryopteris*, *calcarea*) zur Regel; hier konnte ich, obwohl eine grosse Anzahl von Rhizomen durch meine Hände ging, niemals schwächere Seitensprosse in ähnlicher Weise wie bei *Cystopteris* auffinden; die Verzweigung tritt hier stets in der Form der Gabelung des Rhizoms in zwei gleichstarke Aeste auf. An diesen Gabelsprossen findet man aber genau die nemlichen Beziehungen zu den Blättern wie bei *Cystopteris*. Bald sind die beiden Gabelsprosse mit dem Fussstück antidrom, bald der eine homodrom; eine Homodromie der drei Sprosse ist mir bis jetzt nicht vorgekommen. Jedesmal ergiebt sich nicht bloss äusserlich, sondern auch bei der Construction des Diagramms ein Blatt, das als Tragblatt des einen Sprosses aufgefasst werden kann und sich an dessen Blattspirale nach der oben bei *Cystopteris* geschilderten Regel anschliesst, oder aber es ergeben sich zwei Blätter als Tragblätter für die beiden Sprosse, während die Hauptaxe erlischt. Ein Rest derselben erscheint bisweilen als kleines Spitzchen in der Gabelung. Die anatomische Untersuchung ergiebt eine bisweilen sehr starke Störung des Maschennetzes unter der Gabelungsstelle, sowie ähnlich wie bei *Cystopteris* ein schwächeres Beginnen des Maschennetzes an der Basis der Zweige.

Es verdient noch Erwähnung, dass die Wiederholung dieser bei *Phegopteris* sehr häufigen Gabelungen in keiner Beziehung zu den Cyclen der Blattstellung steht. Die Zahl der Blätter an einer

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0543-9

unverzweigten Strecke des Rhizoms ist durchaus unbestimmt, regellos. So kommt es, dass die Gabelungen nicht nur nicht in einer Ebene liegen, sondern in den Winkeln, welche die Gabelungsebenen miteinander bilden, herrscht gar keine Gesetzmässigkeit, ein weiterer Grund gegen die Annahme einer Dichotomie, bei der man eine gewisse Gesetzmässigkeit erwarten dürfte. — Auch mit dem Wechsel der Jahreszeiten steht das Auftreten der Gabelungen in keiner Beziehung; man findet die Gabelung ebensohäufig an der Grenze der Blätter zweier Vegetationsperioden, wie auch zwischen zweien der in derselben Vegetationsperiode sich enfaltenden Blätter. —

Genau ebenso wie *Phegopteris* verhält sich *Aspidium Thelypteris*; wenn wir nun hier bei den gestreckten Stämmen nicht zur Annahme einer Dichotomie gezwungen werden, so sehe ich auch keinen Grund, für die starken, dicht mit Blättern besetzten Stämme von *Aspidium montanum* (mit sehr häufiger Verzweigung), *A. Filix mas* u. a, (mit spärlicher Verzweigung) eine andere, dichotomische Verzweigungsform anzunehmen, bloss desshalb. weil wir dort nicht im Stande sind, die Beziehungen zwischen Zweigbildung und Blattstellung zu constatiren.

Für zweizeilig beblätterte Stämme konnte ich an den Hymenophyllaceen die ausführlichen Angaben Mettenius' nur bestätigen [1]); hier wäre es doch eine mindestens eigenthümliche Auffassungsweise, die bei einigen Arten an jeder Blattbasis auftretenden Knospen durch eine jedesmalige Dichotomie der Stammspitze erklären zu wollen. Auch die scheinbar extraaxillären Verzweigungen mancher Arten fügen sich unter Berücksichtigung des Vorkommens von Blattrudimenten ebensogut dem allgemeinen monopodialen Verzweigungsgesetz, wie die Blüthenstiele der Cruciferen. Aehnliches findet sich bei *Pteris aquilina*, die ausserdem noch dadurch abweicht, dass die Knospen hier nicht in der Achsel, sondern auf der Rückseite des Blattes entspringen, eine Stellung die durch vergleichende Untersuchung der verwandten Gruppen ihre Beleuchtung ebenso finden wird, wie die Anordnung der Zweige bei dorsalzweizeiliger Blattstellung, wofür wir unter den einheimischen Farnen *Polypodium vulgare* als Beispiel nennen.

1) Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. 1. Heft. Die Hymenophyllaceen. Leipzig 1875. p. 25.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03641-0544-5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: 58

Autor(en)/Author(s): Prantl Karl Anton Eugen

Artikel/Article: Morphologische Studien 537-542