Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg.

VIII. C. Giesenhagen: Die Hymenophyllaceen.

(Hierzu Tafel XIV—XVII).

I. Einleitung.

Wie aus den Notizen der Sammler und aus gelegentlichen Bemerkungen in der Litteratur hervorgeht, leben die *Hymenophyllaceen* unter ganz eigenartigen Verhältnissen, sie haben in den feuchten, schattigen Wäldern der Tropen und der subtropischen Länder ihre eigentliche Heimat. Ihr Standort befindet sich meistens hoch über dem Erdboden auf den Stämmen und Aesten der Waldbäume oder auf überhängendem Gestein in feuchten Gebirgsschluchten. Es ist klar, dass diese Farne durch gewisse Eigenthümlichkeiten in ihrem Aufbau befähigt sein müssen, eine so extreme Lebensweise, wie sie ihnen durch die äusseren Umstände geboten ist, zu ertragen. Wir wollen nun versuchen, im Folgenden die Morphologie und Anatomie dieser interessanten Farnfamilie in ihren Beziehungen zu den äusseren Lebensbedingungen zu schildern.

Es werden sich im Laufe der Untersuchung auch einige Resultate ergeben, welche für die Systematik der *Hymenophyllaceen* zu verwerthen sind. Auf dem letzteren Gebiete herrscht heute eine ausserordentliche Verwirrung, da fast jeder Autor, welcher eine Untersuchung der *Hymenophyllaceen* unternahm, eine neue Anordnung und die Neuaufstellung von Gruppen und Gattungen für gut befunden und die vorhandenen Artbegriffe nach seinem Ermessen abgewandelt hat. Aus diesem Grunde wäre eine eingehende Neubearbeitung der Systematik dieser Familie von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus ein für die Wissenschaft sehr erwünschtes Unternehmen. Zum grossen Theil scheint mir an der herrschenden Verwirrung in der Artumgrenzung der Umstand schuld zu sein, dass die Bearbeiter bei der Aufstellung von Arten und bei der Vereinigung derselben zu grösseren Abtheilungen auf die eigenartige Biologie der *Hymenophyllaceen* nicht die nöthige Rücksicht nahmen. Die *Hymenophyllaceen* gehören zum Theil zu denjenigen Gewächsen, welche sich gegenüber den Einflüssen der äusseren Umstände ein ziemlich grosses Mass von Bildsamkeit bewahrt haben, welche also mit Leichtigkeit inconstante Standortvarietäten bilden. Dem Systematiker werden, wenn er nicht Gelegenheit nimmt diesen Umstand eingehender zu prüfen, leicht zwei Exemplare derselben Species, welche durch verschiedene äussere Umstände beeinflusst different ausgebildet sind, als besonderen Arten zugehörig erscheinen, zumal da für die Untersuchung in vielen Fällen nur mangelhaftes Herbarmaterial vorhanden ist. Eine Neubearbeitung der Systematik der Hymenophyllaceen würde also bei der Fixirung der Speciebegriffes auf die Beein-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0415-9

flussung der Formen durch die äusseren Umstände ihre Aufmerksamkeit zu lenken haben. Auch hinsichtlich der Lösung dieser Aufgabe kann die vorliegende Arbeit, welche einige Beziehungen zwischen dem Bau und der Lebensweise der *Hymenophyllaceen* klar zu legen sucht, für die Systematik nutzbringend sein. Es sollen ausserdem, wenn sich dazu Gelegenheit bietet, Andeutungen über etwa gefundene Incongruenzen und Unrichtigkeiten gegeben werden. Für eine eingehende Bearbeitung der Systematik hielt ich das mir zugängliche Material nicht für genügend.

Ausser dem Herbarium der Universität Marburg standen mir zur Verfügung die *Hymenophyllaceen* der Universitätsherbarien von Göttingen, Leipzig und München, das Herbarium Grisebachianum und das Privatherbar des Herrn Professor Goebel. Von dem Berliner Herbarium, dessen *Hymenophyllaceen* für einen andern Bearbeiter reservirt werden, waren mir einige Doubletten überlassen worden. Von Herrn Alfred Viereck, zur Zeit in Blumenau in Brasilien, wurden mir einige interessante brasilianische Formen zur Bearbeitung übersandt. Ich nehme die Gelegenheit, sämmtlichen Herren Professoren und Direktoren, durch deren Güte mir die Benutzung des genannten Materials für meine Arbeit gestattet war, sowie dem Herrn Viereck für seine Sendung, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszudrücken. Dem Herrn Professor Goebel bin ich noch zu ganz besonderem Danke verpflichtet für die Ueberlassung werthvollen Alkoholmaterials und für das Interesse, dass er in jeder Weise meinen Arbeiten zuzuwenden die Güte hatte.

Es ist wohl selbstverständlich, dass ich bei der folgenden Darstellung der Wachsthums- und Gestaltungsverhältnisse bei den *Hymenophyllaceen* das in der Litteratur gegebene Thatsachenmaterial eingehend berücksichtigt und, soweit es mir geboten erschien, im Zusammenhang wieder gegeben habe. Natürlich ist das nicht ohne Prüfung der betreffenden Angaben älterer Autoren geschehen, sofern es das Material gestattete. Um nicht durch allzuhäufige Hinweise auf die Litteratur die Darstellung ungeniessbar zu machen, füge ich hier eine kurze Uebersicht über die wichtigeren einschläglichen Arbeiten ein.

Die *Hymenophyllaceen* sind schon mehrfach zum Gegenstande zusammenhängender Untersuchungen gemacht worden. Die älteren Autoren Swartz[1]), Hooker[2]), Presl[3]), Van den Bosch[4]) und andere be-

1) Synopsis filicum. Kiliae 1806.

2) Species filicum. Vol. I.

Hooker et Greville, Icones filicum. Garden Ferns, Exotic flora, Icones plantarum Vol. X, XVII, Second Century of Ferns etc.

3) Hymenophyllaceae. Prag 1843.

4) Inleiding tot de Kennis der Hymenophyllaceae und Eerste Beidräge tot de Kennis der Hymenophyllaceae. Verslagen en Mededeel. d. K. Acad. Amsterdam 1861 Deel XI.

Hymenophyllaceae Javanicae. Natuurk. Verh. der K. Akad. Deel IX.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0416-5

mühten sich entsprechend der vorwiegenden Richtung in der wissenschaftlichen Botanik ihrer Zeit die zahlreichen Formen dieser Farnfamilie zu beschreiben und in systematische Ordnung zu bringen; von kleineren Arbeiten, welche gleichfalls eine rein systematische oder pflanzengeographische Richtung verfolgen, will ich hier als für meine Arbeit bedeutungsvoll nur die folgenden nennen: Kunze, Analecta pteridographica [1]); Derselbe, über Hooker species filicum [2]); K. Müller, über einige bisher verwechselte Arten der Farrngruppe der *Hymenophyllaceae* [3]); Karsten, Flora Columbiae [4]); Sturm, über einige neue *Hymenophylleen*arten aus der Verwandtschaft des *Hymenophyllum sericeum* Sw. [5]); Baker, Dekription of six new Species of simplefronded *Hymenophyllaceae* [6]); Luerssen, Peridologische Notizen [7]). Ferner nenne ich hier noch Taschner, de duabus *Trichomanum* speciebus [8]). Eine eingehende Untersuchung der *Hymenophyllaceen* hinsichtlich ihres Baues und ihrer Entwickelung hat zuerst Mettenius [9]) unternommen. Er begnügt sich damit, einfach die vorgefundenen morphologischen, anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zu constatiren; ausser gelegentlichen Hinweisen auf ein ähnliches oder abweichendes Verhalten in andern Farnfamilien finden wir in seiner Arbeit nur wenige Versuche, aus den beobachteten Verhältnissen allgemeine Schlüsse für das Verständniss der untersuchten Pflanzengruppe abzuleiten. Prantl [10]), der jüngste Monograph der *Hymenophyllaceen*, hat nun die von Mettenius gefundenen Thatsachen und die Resultate seiner eigenen Untersuchungen für die Systematik und Abstammungslehre zu verwerthen gesucht. Er glaubt zeigen zu können, dass sich in den *Hymenophyllaceen* die Ausgangspunkte für die allen übrigen Ordnungen der Farne und vielleicht noch den Cycadeen zukommenden Charaktere erkennen lassen, und glaubt Anhaltspunkte zu finden, welche den Gang der morphologischen Differenzirung von der Mooskapsel zum einfachsten Typus der Gefässkryptogamen mit einiger Wahrscheinlichkeit anzudeuten gestatten. Prantl hat sich bei seinen Untersuchungen und Deductionen vorwiegend auf die vegetative Generation der *Hymenophyllaceen* beschränkt und auch dort nur einzelne Punkte, vornehmlich den Aufbau und die

1) Leipzig 1837.
2) Bot. Zeitg. 1847. p. 183.
3) Bot. Zeitg. 1854. p. 713.
4) Tom. 2. p. 107 flgd.
5) Bot. Zeitg. 1859. p. 297.
6) Linn. Soc. Journ. bot. Vol. IX.
7) Bot. Centralbl. IX. p. 438 und XI. p. 26.
Flora 1876. Nr. 15.
8) Jena 1843.
9) Ueber die Hymenophyllaceae. Abhandl. d. math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. Bd. VII.
10) Morphologie der Gefässkryptogamen. Heft I. Leipzig 1875.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0417-1

Entwickelung des Blattes eingehender betrachtet. Mögen auch diese Untersuchungen hinreichen, um dazuthun, dass in den *Hymenophyllaceen* die Hauptcharaktere der übrigen Farngruppen ebenfalls vorhanden sind, so sind sie doch keineswegs genügend, um die Phylogenesis des *Hymenophyllaceen*typus in irgend einer Weise verständlich zu machen. Die Darstellung, welche Prantl von dem Entwicklungsgange von der Moosbüchse zur einfachsten Farnpflanze giebt, hat einen durchaus hypothetischen Charakter. Es ist nicht zu leugnen, dass wir in der Moosbüchse und in der vegetativen Farnpflanze homologe Gebilde vor uns haben; ob aber wirklich die erstere eine Station in dem Entwicklungsgange der letzteren darstellt, darüber wissen wir bis jetzt, auch nach Prantls Untersuchungen, nichts. Es können ebensogut Moosbüchse und Farnpflanze die Endpunkte zweier Entwickelungsreihen sein, welche von einer uns unbekannten längst verschwundenen Urform ihren gemeinsamen Ursprung genommen haben.

Um die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Muscineen und Filicineen klarzulegen, ist es erfolgreicher gewesen, die geschlechtliche Generation der *Hymenophyllaceen* zum Gegenstande der Untersuchung zu machen, wie es Goebel in seinen Beiträgen zur Keimungsgeschichte einiger Farne [1]) gethan hat. Er macht in der citirten Arbeit vor allen Dingen auf die Uebereinstimmung der Prothallien mit den Moosprotonemen aufmerksam und zeigt, wie in sehr einfacher Weise aus dem Aufbau dieser Gebilde der phylogenetische Zusammenhang zwischen denselben zwangslos abgeleitet werden kann.

Studien über das *Hymenophyllaceen*prothallium finden wir ausserdem noch in den schon erwähnten Arbeiten von Taschner und Mettenius und ferner bei Janczewski und Rostafinski [2]) und bei Bower [3]), welch letzterer auch die Erscheinungen der Aposporie und Apogamie bei *Trichomanes* beschreibt.

Damit dürfte die Aufzählung der wesentlichsten Arbeiten über die *Hymenophyllaceen* abzuschliessen sein. Was sonst noch an Litteratur benutzt worden ist, soll gelegentlich im Text angegeben werden.

Bevor wir nun an die Behandlung des Stoffes herantreten, mögen hier noch einige Betrachtungen Platz finden, welche die Art der für die vorliegende Arbeit bedeutungsvollen Fragestellung charakterisiren und rechtfertigen sollen. Wir haben die Absicht, die Morphologie und Anatomie der *Hymenophyllaceen* in ihrer Beziehung zu den für diese Gewächse gegebenen Lebensbedingungen zu betrachten; wir wollen den Zusammenhang ins Auge fassen, welcher zwischen der eigenartigen Aus-

---

1) Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg VII. p. 74.

2) Note sur le Prothalle de l'Hymenophyllum Tunbridgense. Mem. de la soc. nat. de Cherbourg. 1875.

3) On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0418-6

bildung der *Hymenophyllaceen* und den ihre Lebensweise bedingenden äusseren Verhältnissen besteht. Dass ein solcher Zusammenhang existirt, bedarf keines Beweises, es fragt sich nur, welcher Art derselbe ist.

Albrecht von Haller hat die Ansicht ausgesprochen, dass die Natur aller Orten gerade diejenigen Gewächse hervorbringt, welche den vorhandenen örtlichen Verhältnissen angemessen sind. Er wollte damit die geographische Verbreitung der Pflanzen, das oft durch weite Strecken getrennte Vorkommen gleicher Pflanzenarten erklären. Wenn nun auch dieser Satz in dem Sinne, wie Haller ihn auffasste, für uns unannehmbar ist, so können wir doch in demselben ein Körnchen Wahrheit finden, einen Gedanken, der freilich in etwas veränderter Fassung auch von Darwin ausgesprochen worden ist, wenn er sagt, dass die den Verhältnissen nicht oder schlecht angepassten Wesen im Kampf ums Dasein von den günstiger organisirten verdrängt werden. Dabei fällt nun freilich der Natur, das heisst hier der Gesammtheit der äusseren Umstände, eine ganz andere Rolle zu. Sah Haller sie als die Erzeugerin oder Erzieherin zweckmässiger Formen an, so erblickt Darwin in ihr die Vernichterin alles Unzweckmässigen. Der Erfolg ist derselbe, das Vorhandene ist den Umständen angemessen gebildet. Darwin nahm an, dass Pflanzen und Thiere die Fähigkeit besitzen, nach jeder beliebigen Richtung hin zu variiren. Die Fixirung der durch die Variation erlangten neuen Eigenschaften aber steht unter dem Einfluss der durch die äusseren Verhältnisse ausgeübten Selection. Alles den Umständen angemessene erhält sich und bildet sich weiter, alles nicht passende geht zu Grunde. Nägeli[1]) hat indes gezeigt, dass die thatsächlichen Verhältnisse durch die Ansicht Darwins keine genügende Erklärung finden. Vielmehr lässt sich aus den Thatsachen schliessen, dass das Variiren der Pflanzen aus innern Ursachen und nicht allseitig, sondern in bestimmten Richtungen erfolgt. Dieser Gedanke, den auch Goebel in der Einleitung zu seinen pflanzenbiologischen Schilderungen ausspricht, birgt eine Gefahr für die naturphilosophische Betrachtung in sich, und in der That wird er von Lasson[2]) benutzt, um daraus ein Argument gegen die Berechtigung der auf dem Boden der Entwicklungsgeschichte stehenden Weltanschauung abzuleiten. Die Gewächse sind ohne Ausnahme ihren Lebensbedingungen entsprechend gebaut, sind in gewissem Grade den äusseren Verhältnissen angepasst. Da die jetzt existirenden zweckmässigen Formen durch Variiren in bestimmten Richtungen aus anders gebauten entstanden sind, so ist der Gedanke Nägelis in dem Sinne missverstanden worden, als ob die bestimmten Richtungen, in denen das Variiren der Gewächse aus innern

1) Ueber den Einfluss der äussern Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche. Bot. Mittheilg. II. p. 103.
Theorie der Abstammungslehre 1884.

2) In seinen Vorlesungen über die Grundprobleme der Philosophie.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0419-5

Ursachen erfolgt, auf die höhere Zweckmässigkeit hinzielen, als ob die Variation aus innern Ursachen bestimmte Bahnen einschlägt, welche zu einer vollkommeneren Ausbildung führen müssen. Damit wäre dann die Zweckmässigkeitsidee, wie sie die Naturwissenschaften bis in unser Jahrhundert hinein beherrschte, wieder in ihre vollen Rechte eingesetzt. Das hat indes nicht entfernt in der Absicht Nägelis gelegen. Es kann nicht oft genug wiederholt werden, dass die Richtungen der Variation, von denen Nägeli spricht, anzusehen sind als die Wirkung einer Summe von innern Ursachen, deren Zusammenhang mit den äusseren Umständen wir durchaus nicht kennen. Die Beziehung zwischen den durch Variation erworbenen Eigenschaften und den äussern Umständen wird vielleicht überhaupt erst durch die Einwirkung der letzteren hergestellt, sei es durch ausgeübte Selection im Laufe der Generationen, sei es durch direkte Beeinflussung. Dass die existirenden Pflanzenformen zweckmässig gebaut sind, beruht einfach darauf, dass unzweckmässig gebaute nicht existenzfähig sind. Dass aber die von der Variation eingeschlagenen Richtungen nicht immer zu zweckmässigen Formen geführt haben, beweist der Umstand, dass ausserordentlich viele Pflanzenformen vollständig zu Grunde gegangen sind.

Kehren wir nach diesen allgemeinen Betrachtungen zu unserer speciellen Aufgabe zurück. Die *Hymenophyllaceen* sind den eigenthümlichen Lebensbedingungen, unter denen sie wachen, angepasst; sie würden sonst nicht existiren können. Wir werden bei der Betrachtung der einzelnen Anpassungserscheinungen, die wir als erbliche Eigenschaften der Formen erkennen, nicht fragen, zu welchem Zweck ist diese oder jene Einrichtung an den Pflanzen vorhanden? — Das Wort Zweck involvirt für mich immer den Begriff des Bewussten, Gewollten; — sondern wir werden vielmehr fragen, wie functionirt die Einrichtung unter den vorliegenden äusseren Bedingungen, welche Folge hat das Vorhandensein derselben für das Leben und Gedeihen der vorliegenden Species? Natürlich können wir auch den umgekehrten Weg einschlagen. Wir kennen die vitalsten Bedürfnisse der Pflanzen, Licht, Luft, Nahrung und Sicherheit gegen äussere Angriffe. Wir kennen ferner die Verhältnisse, unter welchen diese Lebensbedingungen am Standort der *Hymenophyllaceen* dargeboten sind. Welches sind nun die Einrichtungen im Bau der Pflanzen, die es ihnen ermöglichen, an dem Standorte zu leben trotz des von dem gewöhnlichen abweichenden Verhältnisses, in dem die Existenzbedingungen dargeboten sind? Die erstere Art der Fragestellung war für mich während der Arbeit die nächstliegende, für die Darstellung meiner Resultate halte ich die letztere für angemessener.

Es ist noch ein Punkt kurz zu erwähnen. Vorhin schon wurde darauf hingewiesen, dass die *Hymenophyllaceen* gegenüber dem direkten Einfluss der äusseren Umstände ein relativ hohes Mass von Bildsamkeit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0420-6

besitzen. In ein und demselben Rasen finden wir z. B. oft die Blätter einer Art different ausgebildet, je nachdem sie von ihren Nachbarblättern überdeckt und beschattet oder der Belichtung frei ausgesetzt sind. Es fragt sich, ob aus solchen durch den direkten Einfluss der Umstände erzeugten Veränderungen Anpassungserscheinungen resultiren können. Diese Frage muss auf Grund der Erfahrungen in anderen Pflanzenfamilien bejaht werden. Lässt man Samen von *Ranunculus sceleratus* unter Wasser keimen, so entwickelt die Keimpflanze zunächst Schwimmblätter, welche offenbar für die Ausübung ihrer Funktionen unter den vorhandenen Umständen geeigneter sind als die normal sich bildenden Laubblätter. — Ist *Lythrum salicaria* gezwungen, in einem flachen Wasser zu wachsen, so entwickelt es an seinem submersen Stengeltheilen anstatt des Korkes ein von Schenk als Aërenchym bezeichnetes Gewebe, das den Gasaustauch an den unter Wasser befindlichen Theilen der Pflanze erleichtert. Das sind bekannte Beispiele, welche beweisen, dass die Reaction des Pflanzenkörpers auf die direkte Einwirkung der äusseren Verhältnisse zu zweckmässigen Abänderungen des normalen Baues führen kann. So werden wir auch bei den *Hymenophyllaceen* vermuthen dürfen, dass manche als Anpassung zu bezeichnende Erscheinung nicht zu den erblichen Eigenschaften der Pflanzen gehört. Es treten z. B. bisweilen auf den Blattunterseiten gewisser Species, wenn dieselben dem Substrat angeschmiegt wachsen, reichlich braune Haarwurzeln auf, welche die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen in die Zellen des Blattes vermitteln und zugleich als Haftorgane dienen. An andern Exemplaren derselben Arten fehlen diese Haarwurzeln auf den Blättern, oder sie sind doch nur spärlich vorhanden. So leicht wie in diesem Falle lassen sich die Verhältnisse meistens nicht übersehen, besonders weil die Formen oft derart verändert sind, dass die Identität derselben mit der normal gebauten nicht wie hier ohne weiteres einleuchtet. Um klar in jedem Falle zu entscheiden, welche Eigenschaften erblich sind, und welche innerhalb des Variationsbezirkes der Species liegen, müsste man langandauernde Culturversuche machen oder Gelegenheit haben, die *Hymenophyllaceen* in ihrer Heimat eingehend zu studiren.

II. Orientirung über die biologischen Verhältnisse der Hymenophyllaceen.

Die Lebensweise und die Gestaltung der Gewächse stehen, wie wir gesehen haben, in Beziehung zu dem Verhältniss, in welchem Licht und Wärme, Athemluft, Feuchtigkeit und Nährstoffe ihnen zugänglich sind. Versuchen wir nun, aus den spärlichen Angaben der Herbarien und aus der Litteratur uns die Verhältnisse klar zu machen, welche an den Standorten der *Hymenophyllaceen* vorliegen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0421-2

Die Mehrzahl der *Hymenophyllaceen* lebt im dichten Urwalde der Tropen und der subtropischen Gebiete. Nur wenige Formen vermögen in andern Zonen zu existiren. Wie etwa die europäischen Arten dürfen wir diese wohl unbedenklich als Ueberbleibsel aus einer früheren Epoche ansehen, in welcher andere klimatische Bedingungen und eine wesentlich andere Zusammensetzung der Flora den *Hymenophyllaceen* auch in höheren Breiten günstigere Existenzbedingungen gewährten. Die Belichtung des niedern Pflanzenwuchses im Urwalde ist nur schwach. Selten kann ein Sonnenstrahl durch das dichte Blätterdach der Waldriesen hindurch seinen Weg finden zu den Farnen, welche am Boden oder epiphytisch auf überwachsenen Stämmen und auf Felsblöcken sich angesiedelt haben. Die *Hymenophyllaceen* sind also typische Schattenpflanzen, denen infolge ihres eigenartigen Baues das schwache, diffuse Licht des geschlossenen Hochwaldes zur Assimilation genügt. Hinsichtlich der Zufuhr von Kohlensäure und Athemluft sind am Standort der *Hymenophyllaceen* keine auffälligen Verhältnisse geboten. Die zarten Blattflächen und ebenso auch die Sprosse und Wurzeln stehen jederzeit mit atmosphärischer Luft in Berührung. Eigenartig ist dagegen das Verhältniss, in welchem Wasser und Nährstoffe den *Hymenophyllaceen* an ihrem Standorte zur Verfügung stehen.

Wenn wir uns die meteorologischen Verhältnisse des Urwaldes der Tropen und des subtropischen Gebietes vergegenwärtigen, so werden wir erkennen, dass es in demselben den Pflanzen im allgemeinen an Feuchtigkeit nicht gebrechen kann. An jedem Morgen trieft infolge der ausgiebigen Thaubildung der Urwald der Gebirge von Feuchtigkeit, auch wenn es nicht geregnet hat. Diese Wasserzufuhr wird den im Waldboden wurzelnden Gewächsen für den Lauf des Tages genügen, zumal da in der Wasserdampf-gesättigten Atmosphäre die Verdunstung verhältnissmässig langsam vor sich geht. Die *Hymenophyllaceen* haben aber den meisten übrigen Pflanzen des Urwaldes gegenüber ein besonders gesteigertes Wasserbedürfniss. Sie besitzen zum Theil überhaupt keine Wurzeln; aber auch an vielen bewurzelten Formen erkennt man, dass die Zellen des Blattes auf eine direkte Wasseraufnahme von aussen her angewiesen sind. Dadurch wird eine Benetzung der Blattfläche zur Lebensbedingung. So paradox es auch klingen mag, von den Wasserpflanzen des festen Landes zu reden, die *Hymenophyllaceen* sind meist im eigentlichen Sinne solche Wasserpflanzen. Diejenigen unter ihnen, welche im dichten Moosrasen kriechend nur kleine Blattflächen entwickeln, werden wohl infolge dieser Lebensweise auch für die regen- und thaufreie Zeit des Tages von hinreichender Feuchtigkeit umgeben sein. Die epiphytischen Formen aber sind von dem wassergesättigten Waldboden abgeschnitten und nur der direkten Benetzung durch den herabtropfenden Thau oder Regen ausgesetzt. Es müssen bei diesen Formen also Einrichtungen vorhanden sein,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0422-7

welche denselben einen reichlichen Wassergenuss auch nach dem Aufhören der Thaubildung sichern. Wir werden später im Laufe der Untersuchung einige solche Vorrichtungen kennen lernen. Dass dieselben aber auch nur functioniren in der wasserdampferfüllten Luft des geschlossenen Urwaldes und unter den Benetzungsvorgängen, welche an diesen Standort gebunden sind, das wird gezeigt durch eine Thatsache, welche Goebel in seinen pflanzenbiologischen Schilderungen erwähnt. In der Nähe von Tjibodas auf Java war der Urwald an einer Stelle angeschlagen und dadurch dem Licht und der Luft freier Eingang verschafft worden. Die Folge war, dass eine weite Strecke waldeinwärts alle *Hymenophyllaceen* vertrockneten und zugrunde gingen. Auch wo sonst mitten im Urwalde einer der Waldriesen vor Altersschwäche zusammengebrochen ist, sodass in dem sonst undurchdringlichen Laubdach eine Lücke entsteht, kann man dieselbe Beobachtung machen. Die Mehrzahl der *Hymenophyllaceen* des Urwaldes kann an der freien Luft nicht existiren, in kürzester Frist gehen die Pflanzen durch Vertrocknen zugrunde, eine Erfahrung, welche uns lehrt, wie empfindlich diese Gebilde gegen Wassermangel sind und wie wichtig also für sie die Vorrichtungen sein müssen, durch welche ihnen unter gewöhnlichen Umständen ein hinreichender Wasservorrath gesichert ist.

Die wenigen *Hymenophyllaceen*, welche ausserhalb des Urwaldes zu leben im Stande sind, werden zum Theil gegen Wassermangel nicht ganz so empfindlich sein. *Hymenophyllum Tunbridgense* z. B. ist eine fast über den ganzen Erdball verbreitete Species, es kommt in Schottland ebensowohl vor als am Kap der guten Hoffnung, in Brasilien und in Neuseeland. Janczewki und Rostafinski, welche das Farnkraut in der Umgebung von Cherbourg fanden, schreiben von demselben [1]): »L. Hymenophyllum tunbridgense croît dans les fentes des rochers et sur leur surface verticale, et exige une humidité constante; c'est pourquoi il choisit le côté du Nord et l'indique toujours d'une manière aussi précise qu'une aiguille magnetique«. Seit in der Umgebung von Cherbourg der Wald abgeschlagen wurde, ist *Hymenophyllum Tunbridgense* dort nicht mehr gefunden worden. Wir sehen, dass immerhin auch bei dieser Art ein geringer Unterschied in der Feuchtigkeit des Standortes die Existenz der Pflanzen beeinträchtigt. Dennoch wird wohl der relativ geringe Anspruch dieser Form an die Wasserversorgung als der hauptsächlichste Faktor anzusehen sein, welcher es ihr gestattete aus einer früheren Periode, in welcher der Urwald und die *Hymenophyllaceen* weiter verbreitet waren, an Orten zurückzubleiben, welche für die Mehrzahl der *Hymenophyllaceen* die Bedingungen für eine gedeihliche Entwickelung nicht mehr boten.

---

1) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0423-3

In anderen Fällen dürften lokale Standortverhältnisse das Vorkommen von *Hymenophyllaceen* ausserhalb des Urwaldes erklären. Es giebt in den Vereinigten Staaten von Nordamerika ausser dem lebenszähen *Trichomanes radicans*, welches ähnlich wie *Hymenophyllum Tunbridgense* fast über die ganze Erde verbreitet ist, soweit mir bekannt geworden [1]), nur noch eine einzige *Hymenophyllacee*, das *Trichomanes Petersii* A. Gray, welches an einem einzigen Standorte im Berglande von Alabama gefunden worden ist. Ueber den Standort dieser Pflanze wird in Hookers Icones plantarum [2]) folgendes angegeben: »found only on the face of an insulate sandstone rock, within the reach of the spray of a waterfall«. Es fehlt also dem kleinem Farne nicht an den rechten Existenzbedingungen, feuchter Luft und ständiger Benetzung. Aehnliche Beispiele zum Beleg meiner Ansicht dürften sich noch hin und wieder finden.

Wenn wir nun noch einmal unsere Betrachtung kurz überblicken, so zeigt sich deutlich, welche eigenartigen biologischen Verhältnisse bei den *Hymenophyllaceen* herrschen. Den Schattenpflanzen, Epiphyten, Wasserpflanzen, allen drei Kategorien müssen wir die Mehrzahl der hierhergehörigen Formen gleichzeitig unterordnen, und es ist deshalb von vorne herein zu erwarten, dass der Aufbau und die Entwickelung der *Hymenophyllaceen* in vielen Beziehungen von dem Schema abweichen werden, das wir aus den gewöhnlichen Vorkommnissen im Pflanzenreiche abstrahirt und als das normale anzusehen uns gewöhnt haben.

Wir haben bisher bei der Betrachtung der biologischen Verhältnisse der *Hymenophyllaceen* nur die vegetative Generation berücksichtigt; über die Lebensweise der Prothallien ist wenig hinzuzufügen. Dieselben stehen an Umfang hinter den Polypodiaceen-Prothallien zurück. Sie wachsen am Boden oder häufiger an der Rinde der Bäume, oft kriechen sie zwischen Moos oder zwischen den Haarwurzeln der ungeschlechtlichen Pflanzen umher, so dass ihnen wohl stets eine genügende Feuchtigkeit zur Verfügung steht. Das Licht dringt freilich zu ihren Standorten wohl bisweilen noch spärlicher als zu den Blättern der vegetativen Pflanzen. Es ist indes bei ihnen keine sehr ausgiebige Production von Baustoffen erforderlich, da sie sehr langsam wachsen, wie aus einigen Culturversuchen Goebels hervorgeht. In seiner oben citirten Arbeit über die Keimung einiger Farne erwähnt Goebel, dass aus Sporen von *Trichomanes maximum* und *Trichomanes diffusum*, welche er in Java aussäete, Prothallien hervorgingen, die nach achtmonatlichem Wachsthum noch nicht bis zur Bildung von Geschlechtsorganen vorgeschritten waren. Nach einer gütigen Mittheilung des genannten Autors kann ich hinzufügen, dass aus

---

1) vergl. auch Baker, On the geographical distribution of Ferns in Transact. of the Linnean Soc. 1867. Vol. XXVI. p. 305.

2) vol. 10. pl. 986.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0424-9

Sporen erzogene Prothallien von *Trichomanes radicans* auch nach drei vollen Jahren ungestörten Wachsthums noch keine Antheridien und Archegonien gebildet haben.

Grössere flächenförmige Ausbreitungen, welche einer ausgiebigeren Assimilation dienen könnten, sind bei den Prothallien der *Hymenophyllaceen* nicht vorhanden; eine schmale, bandartige Verbreiterung des ursprünglichen Zellfadens oder seitliche, schmale, blattähnliche Anhängsel bei den *Trichomanes*arten, ein kleiner in bandartige Stränge zerschlitzter Thallus als Fortsetzung des anfänglichen Keimfadens bei *Hymenophylleen* sind es, welche vorwiegend die vegetativen Functionen dieser Prothallien zu erfüllen haben.

Entsprechend der langsamen Entwickelung haben die *Hymenophyllaceen*-Prothallien eine lange Lebensdauer, ausserdem sind dieselben mit Vorrichtungen zu vegetativer Vermehrung ausgerüstet.

Das Gesagte mag zur vorläufigen Orientirung über die biologischen Verhältnisse der *Hymenophyllaceen* genügen.

III. Die geschlechtliche Generation.

Für eine Untersuchung über den Bau und die Entwickelung der Prothallien bei den *Hymenophyllaceen* ist brauchbares Untersuchungsmaterial nur sehr schwierig zu beschaffen. Wegen ihrer Kleinheit sind die Prothallien in ihrer Heimat nur bei der sorgfältigsten Nachsuche aufzufinden; die Aussaat der Sporen aber ergiebt, wie oben erwähnt wurde, selbst nach Jahren noch kein verwendbares Resultat. Mettenius und Prantl haben für ihre Untersuchungen ausser den durch Aussaaten erlangten sterilen Prothallien ebenso wie Taschner nur getrocknetes Material vor sich gehabt, wie es sich gelegentlich in grösseren Rasen der Herbarexemplare vorfindet. Janczewski und Rostafinski fanden in der Nähe von Cherbourg in Rasen von *Trichomanes Tunbridgense* lebende Prothallien, so dass sie für diese Form wenigstens eine naturgetreue Beschreibung liefern konnten. Goebel konnte bei seinem Aufenthalt in den Tropen ein reichliches Material von Prothallien verschiedener *Trichomanes*- und *Hymenophyllum*arten sammeln und für seine Untersuchungen verwenden. Bowers Untersuchungsmaterial lieferten lebende Räschen von Prothallien, welche sich in den Culturräumen der *Hymenophyllaceen* in Kew angesiedelt hatten. Da alle diese Untersuchungen sich aus leicht ersichtlichen Gründen nur auf wenige Arten der so formenreichen Familien erstrecken konnten, so ist unsere Kenntnis über die Prothallien der *Hymenophyllaceen* noch sehr lückenhaft zu nennen. Mir stand für meine Arbeit ausser gelegentlich in Herbariumrasen aufgefundenen, keimenden Sporen und sterilen Prothallien durch die Güte des Herrn Professor Goebel auch das von demselben in Java gesammelte und ein aus Kew stammendes Alkoholmaterial zur Verfügung. Ausserdem fand ich an einem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0425-5

Rindenstücke mit *Hymenophyllum caudiculatum,* welches Herr Alfred Viereck auf dem Spitzkopf bei Blumenau in Brasilien gesammelt hatte, sehr schön ausgebildete Prothallien mit Geschlechtsorganen. Das Material genügte vollkommen, um mir die Formverhältnisse der geschlechtlichen Generation bei den *Hymenophyllaceen* bekannt zu machen und die bisherigen Arbeiten anderer Autoren zu illustriren, nicht aber um die Kenntnisse von den *Hymenophyllaceen*-Prothallien in irgendwie erheblicher Weise über den gegenwärtigen Standpunkt hinauszuführen. Wenn ich trotzdem einen Abschnitt über die geschlechtliche Generation der *Hymenophyllaceen* meiner Arbeit einfüge, so geschieht das, um derselben eine gewisse Vollständigkeit und Abgeschlossenheit zu geben, und weil ich glaube, dass auch bloss eine übersichtliche Zusammenfassung des bisher bekannten immerhin den Werth hat, den Leser auf die noch schwebenden Fragen aufmerksam zu machen und zu erneuten Untersuchungen anzuregen.

Die Sporen der *Hymenophyllaceen* sind denen der übrigen Farne ähnlich. Sie enthalten ausser den wesentlichen Plasmabestandtheilen auch Chlorophyll. Mit dem letzteren Umstande wird es zusammenhängen, dass bei den Sporen der *Hymenophyllaceen* das Austrocknen den Verlust der Keimfähigkeit zur Folge hat. Sie sind nur entwicklungsfähig, wenn sie nach der Reife direct in die für die Keimung günstigen Verhältnisse gelangen, d. h. wenn Wärme und Feuchtigkeit in zureichendem Masse vorhanden sind, welche beide unter den normalen Umständen an den Standorten der ungeschlechtlichen Pflanze nicht fehlen werden. Dass übrigens die Keimung der Sporen gleich nach der Reife ohne längere Ruhepause erfolgt, lässt sich auch daraus schliessen, dass bei den *Hymenophyllaceen*-Exemplaren der Herbarien vielfach im Innern der Indusien oder gar noch innerhalb der Sporangien keimende Sporen gefunden werden, welche bereits die ersten Zelltheilungen erfahren haben.

Im Allgemeinen ist der Vorgang bei der Keimung der Sporen von *Trichomanes* der folgende. Die ergrünte Spore dehnt sich unter Wasseraufnahme stark aus, indem sie drei seitliche Vorwölbungen bildet. Dadurch wird das Exosporium längs der drei Scheitelkanten gesprengt, und die Vorwölbungen treten aus den entstandenen Spalten hervor. Wenn dieselben eine gewisse Grösse erreicht haben, treten die ersten Theilungswände auf. Diese stehen entweder so, dass sie im Mittelpunkt der Spore zusammentreffen und das ganze Gebilde in drei Zellen zertheilen, deren jede eine der Vorwölbungen als Spitze hat; oder aber die Zellwände, drei an der Zahl, trennen die Vorwölbungen von der Zelle ab, so dass jetzt eine centrale und drei peripherische Zellen vorhanden sind.

Mettenius glaubte, dass das erstere Verhalten nur den Sporen von *Hymenophyllum*, das letztere denen von *Trichomanes* ausschliesslich zukomme. Diese Ansicht findet sich auch bei Prantl wieder. Goebel hat indes nachgewiesen, dass dieselbe auf einem Irrthum beruht. Da auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0426-0

sonst bei der Keimung Abweichungen vorkommen können, indem etwa die Ausbildung einer Wand unterbleibt oder verzögert wird, so ist es fraglich, ob überhaupt die oben beschriebenen Keimungsvorgänge innerhalb der einzelnen Arten constant sind, ja ob überhaupt die tripolare Entwickelung als ein charakteristisches Merkmal der *Hymenophyllaceen*-spore anzusehen ist. Für *Trichomanes maximum* wenigstens constatirt Goebel, dass in allen von ihm untersuchten Fällen die bei der Keimung sich etwas verlängernde Spore durch eine einzige Wand getheilt wird. Später sprossen dann aus der Sporenzelle Zellreihen als Seitenzweige hervor. Dieses Verhalten giebt dem genannten Forscher Veranlassung, die Ansicht auszusprechen, dass auch die gewöhnliche Dreitheilung respective die Abgrenzung dreier peripherischer Zellen bei den Sporen nichts anderes ist als eine frühzeitig eintretende regelmässige Verzweigung des Prothalliumfadens, wie sie, freilich nicht regelmässig, auch bei *Polypodium sinnosum*, *Vittaria parvula* und *Platycerium* vorkommt. Vielleicht kann zur Stütze dieser Ansicht noch die Beobachtung von Mettenius herangezogen werden, dass bei der Dreitheilung der Sporen die Wände nicht gleichzeitig, sondern nach einander auftreten.

Verfolgen wir nun die Keimung der Sporen von *Trichomanes* weiter, so sehen wir, dass aus den von der Sporenzelle abgegrenzten Zellen, beziehungsweise aus den drei Theilzellen je ein Zellfaden hervorgeht, der durch Quertheilung seiner Scheitelzelle in die Länge wächst. Gewöhnlich wird einer von den Aesten des dreistrahligen Prothalliums bedeutend gefördert, während die beiden andern im Wachsthum zurückbleiben; der eine von ihnen pflegt sein Wachsthum nach Bildung eines kurzen Zellfadens damit abzuschliessen, dass seine Endzelle zum Rhizoid wird d. h. zu einer schmalen, cylindrischen, bisweilen mehrarmig zertheilten Zelle mit characteristisch braungefärbter Wand. Ganz gleiche Rhizoiden können auch als Seitenäste aus jeder Zelle des Prothalliumfadens, selbst noch aus der ursprünglichen Sporenzelle hervorsprossen. Verzweigung pflegt überhaupt bei den Fäden sehr reichlich aufzutreten. Sie entsteht in der Weise, dass in der Mitte oder mehr am vordern Ende der einzelnen Zellen des Fadens eine Ausstülpung gebildet wird, welche heranwächst und dann durch eine Zellwand von der Mutterzelle abgegrenzt wird. Bisweilen kommt es vor, dass aus einer Fadenzelle mehrere Seitenzweige hervorgehen. Im allgemeinen entstehen die seitlichen Auszweigungen an den Fäden in fortschreitender Reihenfolge. Indes kommt es vor, dass weiter rückwärts eine Zelle des Prothalliumfadens tonnenförmig anschwillt und neue Auszweigungen hervorbringt.

Die als Seitenzweige aus den Hauptfäden der Prothallien hervorgehenden Gebilde sind nun entweder gleichwerthige Zellreihen, welche durch Quertheilung ihrer Scheitelzelle in die Länge wachsen und sich ebenfalls verzweigen, oder aber sie stellen Rhizoiden dar, die einer weiteren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0427-6

Entwickelung normal nicht fähig sind. Die Stellung der Rhizoiden, sowie der Umstand, dass bisweilen ein Zellfaden an seinem Ende in ein Rhizoid übergeht, lassen zur Genüge erkennen, dass zwischen ihnen und den übrigen Zellen des Prothalliums ein morphologischer Unterschied nicht besteht.

In den einfachsten Fällen, wie sie durch Goebels Arbeit für *Trichomanes diffusum*, durch Bower für *Trichomanes pyxidiferum* bekannt geworden sind, bleibt die vegetative Ausbildung der Prothallien auf die Production reichverzweigter Fäden beschränkt. Auch die Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane geht in der einfachsten Weise vor sich; die Antheridien entstehen als Seitenäste aus einer Fadenzelle. Erst wenn diese Prothallien sich zur Entwickelung weiblicher Geschlechtsorgane anschicken, tritt eine Complication des Aufbaues dadurch ein, dass an dem Prothalliumfaden ein Zellkörper gebildet wird, welcher die Archegonien trägt. Dieser als Archegoniophor bezeichnete Zellkörper, welcher meist nur aus wenigen Zellen besteht, geht entweder durch Auftreten verschieden gerichteter Theilungswände aus einer Zelle des Prothalliumfadens hervor, oder er bildet sich als seitliche Auszweigung an dem Faden.

Was nun die Form der Geschlechtsorgane bei *Trichomanes* anbetrifft, so ist dieselbe im Wesentlichen von der bei den übrigen Farnen gefundenen wenig verschieden. Die Antheridien sitzen als kugelrunde Köpfchen auf einer flachen Stielzelle. Die Aussenwand des Köpfchens wird von einer Schicht flacher, tafelförmiger Zellen gebildet. Innerhalb derselben liegt ein kugelförmiger Complex von Spermatozoiden-Mutterzellen, welche denen der übrigen Farne gleichen. Die Spermatozoiden gehen der Hauptsache nach aus der Kernsubstanz der Mutterzellen hervor. Ihr Austritt aus dem Antheridium erfolgt, wie Bower bei *Trichomanes pyxidiferum* beobachtete, durch einen Riss nahe dem Scheitel in der Antheridienwand. Die Archegonien stehen meist zu mehreren auf dem sie tragenden Zellpolster. Der Bauchtheil ist in das Polster eingesenkt. Der kurz cylindrische Hals besteht aus vier kurzen Zellreihen. Eine Bauchkanalzelle und eine Halskanalzelle sind vorhanden. Die Oeffnung des Archegonienhalses zum Zweck der Befruchtung erfolgt in der gewöhnlichen Weise.

Ueber die Zellfolge bei der Entstehung der Antheridien bei *Trichomanes* liegen nur wenige Beobachtungen vor, nach denen es scheint, als ob die Reihenfolge des Auftretens der Theilungswände hier überhaupt nicht constant ist. Reichlicheres Untersuchungsmaterial wird vielleicht später ein anderes Resultat herbeiführen. Die Wachsthumsvorgänge bei der Entwickelung der Archegonien verlaufen ähnlich wie diejenigen, welche für die übrigen Farne bekannt geworden sind. Der Vorgang der Befruchtung, sowie die erste Entwickelung des Embryo, sind bis jetzt weder bei den bisher geschilderten Prothallien, noch überhaupt bei einer Species der *Hymenophyllaceen* beobachtet worden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0428-2

Wie schon eingangs erwähnt wurde, sind durch die bisherigen Untersuchungen Prothallien erst von wenigen *Trichomanes*arten bekannt und beschrieben worden, wir müssen es aus diesem Grunde dahin gestellt sein lassen, ob die soeben besprochenen einfachen Formen überhaupt den einfachsten Typus der *Hymenophyllaceen*prothallien bezeichnen, ob nicht bei andern Arten die geschlechtliche Generation überhaupt jeder Ausbildung eines Zellkörpers entbehrt, so dass die weiblichen in gleicher Weise wie die männlichen Geschlechtsorgane einfach den Zellfäden als Seitenäste aufsitzen. Goebel setzt aus Gründen der Abstammungslehre einen solchen einfachen Typus voraus, womit freilich nicht gesagt ist, dass derselbe auch thatsächlich noch bei einer der jetztlebenden Arten vorhanden sein muss. Jedenfalls kommt die von Bower beobachtete und abgebildete Prothallienform, bei welcher der als Archegoniophor bezeichnete Zellkörper durch Zelltheilung aus einer einzigen, äusserlich unveränderten Fadenzelle hervorgeht, dem von Goebel postulirten einfachsten *Hymenophyllaceen*prothallium sehr nahe, wodurch die von diesem Autor ausgesprochene Ansicht eine erhöhte Bedeutung gewinnt.

Bei höher entwickelten Formen von *Trichomanes* erfahren die Prothallien eine Vergrösserung der assimilirenden Fläche. Im einfachsten Falle geschieht das, indem ein Faden in einem Theil seines Verlaufes durch Längstheilung seiner Zellen bandartig umgestaltet wird. In anderen Fällen sprossen aus den Fäden seitlich schmale, blattähnliche Zellflächen von lineal-lanzettlichem Umriss hervor, oder der ursprüngliche Zellfaden geht an seiner Spitze in eine spatelförmige Zellfläche über (Fig. 12). Auch diese letzteren seitlich oder terminal gestellten Flächen bekunden ihren Ursprung aus einem Zellfaden dadurch, dass sie an ihrer Spitze wieder in eine Zellreihe übergehen können. Das Wachsthum dieser Flächen wird, soweit bekannt, nicht durch eine Scheitelzelle vermittelt, sonders es geht durch häufige Theilungen in der meristematischen Region des vorderen Endes vor sich. Aus den Randzellen dieser Flächen sprossen Seitenäste und Rhizoiden hervor. Bemerkenswerth ist es, dass auch die Zellen in der Fläche neuen Zellfäden den Ursprung geben können, wie ich an einigen Prothallien von *Trichomanes holopterum* sicher beobachten konnte. Dieses Verhalten ist insofern von Bedeutung, als es eine Annäherung an dasjenige der Prothallien höherer Farne darstellt, bei denen stets Rhizoiden und Geschlechtsorgane auf der Fläche entspringen. Da Mettenius die erwähnte Thatsache für die von ihm beobachteten *Trichomanes*-Prothallien bestimmt in Abrede nimmt, so ist wohl anzunehmen, dass sie zu den selteneren Vorkommnissen gehört, vielleicht war sie bei dem mir vorliegenden Material durch Verletzung des Scheitels der Zellflächen veranlasst.

Hinsichtlich der Stellung der Geschlechtsorgane kommen bei den mit flächenförmigen Ausbreitungen versehenen *Trichomanes*prothallien einige

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0429-0

Verschiedenheiten vor. Die Antheridien stehen als seitliche Aeste an den Fäden oder an dem Rande der Zellflächen. Als Träger der Archegonien ist immer ein Zellkörper vorhanden. Derselbe entsteht entweder an den Fäden als seitliche Auszweigung, oder aber er geht aus einer dem Rande unmittelbar benachbarten Partie der Zellflächen hervor, indem in derselben Theilungswände parallel zur Oberfläche auftreten. Auf dem so entstandenen Archegoniophor stehen die Archegonien, wie Mettenius angiebt, sowohl auf der oberen als auch auf der unteren Seite. Die Form der Antheridien und Archegonien stimmt mit der vorhin für die einfachen Fadenprothallien geschilderten überein.

Eigenthümlich ist bei den Prothallien der *Trichomanes*arten die Bildung von Brutknospen, welche hier sehr häufig zu sein scheinen (Fig. 11 u. 13). Die Endzelle eines Fadens erzeugt als Sprossungen eine Anzahl kleiner flaschenförmiger Trägerzellen, an deren vorderem Ende eine reich mit Protoplasmainhalt versehene Zelle von Kugelform abgeschnürt wird. Diese Kugelzelle theilt sich dann zunächst durch eine Wand in eine rechte und eine linke Hälfte, welche sich etwas seitlich strecken und noch mehrmals gleichmässig durch gleichgerichtete Wände getheilt werden, so dass eine dem Stiel quer aufsitzende, halbmondförmige Zellreihe entsteht. Dieselbe entwickelt sich nach der Abtrennung von der Stielzelle weiter, indem sie Rhizoiden bildet und zu einem neuen Prothalliumfaden auswächst.

Es mag hier noch kurz auf einige abnorme Vorkommnisse hingewiesen werden, welche Bower an den Prothallien von *Trichomanes pyxidiferum* und *Trichomanes alatum* beobachtet hat. Er fand, dass bei diesen Arten Prothallien auch ohne Sporenkeimung aus der ungeschlechtlichen Farnpflanze hervorgehen können, indem entweder eine Sporangienanlage oder ein Zellcomplex des Receptaculum oder gar eine Zelle des Blattrandes oder aus der Nähe des Blattnerven vegetativ zum Prothallium auswächst (Fig. 13). Dieser Aposporie, welche ja auch bei andern Farnen, verschiedenen Varietäten von *Athyrium Filix femina, Polystichum angulare* und anderen vorkommt, steht bei denselben *Trichomanes*arten die Apogamie zur Seite, eine Erscheinung, welche darin besteht, dass aus den Prothallien ohne Befruchtungsvorgang, ja ohne Bildung geschlechtlicher Organe durch vegetative Sprossung eine normale Farnpflanze hervorgehen kann. In Gardeners' Chronicle 1886 p. 372 wird ein Exemplar von *Trichomanes Petersii* erwähnt und abgebildet, bei welchem aus der Basis des freien Theiles des Receptaculum ein kurzes Rhizom mit drei kleinen Wedeln hervorgewachsen ist. Wahrscheinlich handelt es sich in diesem Falle auch um Aposporie und Apogamie.

Die Keimung der Sporen von *Hymenophyllum* geht im Anfang in ähnlicher Weise vor sich, wie sie soeben für die *Trichomanes*arten beschrieben worden ist. Von den drei durch die ersten Theilungen erzeugten Zellen wachsen in der Regel zweie nur zu kurzen Fäden aus, welche mit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0430-1

einem Rhizoid abschliessen. Die dritte aber bildet zunächst einen kürzeren oder längeren Zellfaden, welcher endlich in eine Zellfläche übergeht. Die Zellfläche besitzt hier von Anfang an eine zweischneidige Scheitelzelle, welche indess nicht dauernd functionirt. Ihre Thätigkeit wird später durch Randzellwachsthum ersetzt. Indem an dem Scheitelende einer Prothalliumfläche die mittlere Partie des meristematischen Gewebes in den Ruhestand übergeht, während die seitlichen Zellcomplexe ihr Wachsthum fortsetzen, kommt eine Verzweigung zustande, welche als Gabelung der ursprünglichen Fläche aufgefasst werden kann. Ausserdem treten, wie Goebel gezeigt hat, namentlich an Prothallien, deren Scheitelregion verletzt worden ist, Adventivsprosse auf. Im erwachsenen Zustande stellen die Prothallien der *Hymenophyllen* einen bandförmigen wiederholt verzweigten Thallus dar, dessen Randzellen vielfach zu Rhizoiden ausgewachsen sind. Die Rhizoiden sowohl als ihre in dem Rande der Zellflächen gelegenen Tragzellen haben braungefärbte Wände.

Während nach Bower die von ihm untersuchten *Trichomanes*-Prothallien wahrscheinlich diöcisch sind, kommen bei den genauer bekannt gewordenen *Hymenophyllum*-Prothallien beiderlei Geschlechtsorgane auf derselben Pflanze oft nahe nebeneinander vor. Die Antheridien entstehen hier entweder auch als seitliche Auszweigungen an dem Rande oder nahe demselben auf der Unterseite der Prothallien. Bei *Hymenophyllum Tunbridgense* finden sie sich nach Janczewski's Angabe über die ganze untere Fläche zerstreut vor. Die Archegonien sind stets dem Rande genähert auf einem Zellpolster inserirt. Ihre Anlage erfolgt wohl ohne Ausnahme von einem vom Scheitelrande der Prothalliumfläche abgezweigten meristematischen Gewebe aus, welches auch nach der Ausbildung der ersten Archegonien noch weiter wachsen und sich sogar etwas verzweigen kann. Die Archegonien stehen auf der Unterseite der Prothallien, so dass hier hinsichtlich der Stellung der Geschlechtsorgane einige Uebereinstimmung mit den übrigen Farnen herrscht. Form und Entwickelung der Geschlechtsorgane bieten, soweit bekannt, auch hier nichts Auffälliges dar [1]).

Wie bei *Trichomanes*, so findet auch bei *Hymenophyllum*, wie Goebel an den von ihm untersuchten Arten constatirt hat, eine ausgiebige vegetative Vermehrung der Prothallien durch Brutknospen statt. Dieselben entspringen aus einer Zelle am Rande des bandartigen Prothalliums und entwickeln sich noch an dem Muttersprossen zu einer kleinen Zellfläche, welche eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt. Ausserdem tritt eine Vermehrung der Prothallien auch in der Weise ein, dass die Sprosse wie bei thallösen Lebermoosen von hinten her allmählich absterben, so dass die seitlichen Verzweigungen nach und nach isolirt werden und selbständig weiter wachsen.

---

1) Zur Entwickelung der Spermatozoen vergl. Carnoy, Biologie cellulaire. Lierre 1884 p. 227.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0431-7

Die Anatomie der Prothallien bietet bei den *Hymenophyllaceen* nichts Auffälliges dar. Die Wände, welche die einzelnen Zellen sowohl der Zellfäden als auch der Flächen von einander trennen, sind getüpfelt, so dass trotz der relativen Stärke der Wände ein Stoffverkehr leicht stattfinden kann. Der Zellinhalt besteht aus reichlichem Protoplasma mit grossem Zellkern und Chlorophyllkörnern.

Mit wenigen Worten möge noch die Pilzinfection bei den Rhizoiden der Prothallien erwähnt werden, deren Vorkommen Goebel eingehender untersucht hat. Bei der Unzulänglichkeit des Materials und der Schwierigkeit der Beobachtung gelang es indess nicht, Aufschluss über die biologische Bedeutung dieser Erscheinung zu gewinnen.

Der bedeutungsvollste Erfolg, welchen die Untersuchungen der *Hymenophyllaceen*-Prothallien bisher gehabt haben, liegt offenbar in den Resultaten der Arbeit Goebels ausgesprochen, welche klar und übersichtlich den phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Moosen und den Gefässkryptogamen vor Augen führen und damit die Lücke überbrücken, welche vorher zwischen diesen Formenkreisen in der Entwickelungsreihe der Archegoniaten bestand.

IV. Die ungeschlechtliche Generation.

a. Orientirung über Morphologie und Anatomie.

Die ungeschlechtliche Generation der *Hymenophyllaceen* zeigt auch bei den einfachsten Formen hinsichtlich ihres morphologischen Aufbaues immer den ausgesprochenen Charakter einer Gefässpflanze und weicht in keinem wesentlichen Merkmal von dem Typus ab, der aus der Betrachtung der übrigen Farnfamilien abgeleitet werden kann. Thallöse Formen, wie Beijerinck[1]) sie gesehen haben will, sind mir ebenso wenig vorgekommen wie irgend einem andern Botaniker, der sich mit dieser Familie beschäftigt hat. Die Gesetzmässigkeit in der morphologischen Ausbildung eines beblätterten Sprosses ist innerhalb derselben überall so bestimmt ausgesprochen, dass das Vorkommen thallusähnlicher Formen absolut ausgeschlossen erscheint. Als Beijerinck die jedem Einsichtigen absurd erscheinende Behauptung in die Welt setzte, hatte er wenigstens die Pflicht das Paradoxon in eingehender Untersuchung durch unzweifelhafte Thatsachen zu belegen. Da das bisher nirgends geschehen ist, so muss Beijerinck es sich gefallen lassen, seine Mittheilung als eine unüberlegte, durchaus unwissenschaftliche Aeusserung betrachtet zu sehen.

Wie schon erwähnt, besitzen alle *Hymenophyllaceen* eine typische Sprossachse, welche Blätter erzeugt und sich regelmässig verzweigt in der Weise, dass zu jedem Blatt ein Seitenspross gehört. Diese regelmässig auftretenden Seitensprosse stehen nicht immer in der Achsel ihres Trag-

1) Wurzelknospen und Nebenwurzeln p. 132.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0432-3

blattes, sondern, wie es ja auch für die Davallien bekannt ist, neben demselben oder etwas auf den Blattstielgrund hinauf gerückt. Ausserdem finden sich bei einigen *Hymenophyllaceen* blattbürtige Knospen. Bei *Trichomanes pinnatum* und einer Anzahl nahestehender Formen werden seitlich an der verlängerten Rhachis mancher Blätter Knospen entwickelt, welche in dem Stellungsverhältniss der Blattfiedern angeordnet sind, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Insertionspunkte durch die Streckung der Blattspindel weit auseinandergerückt sind. Aehnliche Bildungen kommen auch in andern Farnfamilien vor. Ein besonders schönes Beispiel bietet *Adiantum caudatum.* Die Mittelrippe der zierlichen Wedel wächst lang aus. Die äusserste Spitze drängt sich in eine Ritze des Felsen oder der Mauer oder in die Unebenheiten der Rinde des bewohnten Baumes hinein und bildet eine Knospe, aus welcher eine neue Pflanze hervorgeht. Die Abbildung, welche Hooker[2]) von dem *Adiantum caudatum* giebt, lässt eben erst die Anlage der Knospe an der Spitze der Rhachis erkennen. Besser zu übersehen ist das Verhältniss in der Abbildung Kerners[3]). Eine andere Art blattständiger Knospen treten bei *Trichomanes diffusum, Trichomanes proliferum* u. a. m. auf. Dort entspringen auf der Oberseite der Blätter aus der Mittelrippe Knospen, welche an ihrer kurzbleibenden Achse meist nur ein einziges Blatt entwickeln, das in gleicher Weise proliferiren kann. Prantl nimmt an, dass das erste und meist einzige Blatt der Knospe dem Mutterblatte gegenübersteht. Ich konnte an Alkoholmaterial von *Trichomanes diffusum* die Entwickelung dieser Knospen untersuchen. Die Stellung ist dort eine andere. Das Blatt der Knospe entspringt an der nach der Spitze des Mutterblattes hin gewendeten Seite der rudimentären Achse, so dass die Blattspreiten etagenartig übereinander stehen, wie etwa die Jahressprosse von *Hypnum splendens.* Die Knospen werden bei der Entwickelung des Blattes gleich am Vegetationspunkt angelegt. Wirkliche Adventivsprosse, d. h. solche, welche nachträglich aus Dauergewebe hervorgehen, fehlen gänzlich.

Neben einer Anzahl wurzelloser Formen finden wir unter den *Hymenophyllaceen* solche mit Adventivwurzeln, deren Stellung an der Achse keiner festen Regel zu folgen scheint. Hinsichtlich der Stellung der sonstigen seitlichen Organe sind zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder ist die Sprossachse dorsiventral gebaut. Die Blätter und mit ihnen die Seitensprosse enspringen seitlich an derselben je in zwei Zeilen, welche meist durch langgestreckte Internodien unterbrochen sind. Im andern Falle ist der Spross radiär beblättert und verzweigt und besitzt gestauchte Internodien. Die Form und Grösse der Blätter ist innerhalb der Familie ausserordentlich wechselnd. Neben vollständig einfachen kommen mehr-

---

2) Exotic flora II 104.

3) Pflanzenleben II p. 38. *Asplenium Edgeworthii.*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0433-9

fach gefiederte, fein zerschlitzte Blätter vor, neben zierlichen, von wenigen Millimetern Ausdehnung solche, deren Länge fast einen halben Meter beträgt. Entsprechend diesen Verhältnissen bietet auch die Nervatur der Blätter eine grosse Abwechselung. Ausser dem vollständig einfachen Mittelnerven der kleinsten Formen finden wir wiederholt dichotomisch verzweigte und reich gefiederte Blattnerven, sowie alle Uebergänge zwischen diesen Ausbildungsformen. Bei den Arten, deren Blätter eine mehrfach gefiederte Nervatur besitzen, hat man eine anadrome und eine katadrome Anordnung der Nerven unterschieden und für die Systematik nutzbar gemacht. Als anadrom werden nach Mettenius Vorgang die Nerven bezeichnet, wenn auf den Fiedern erster Ordnung der erste Seitenast und folglich alle ungeraden auf der der Blattspitze zugekehrten Seite stehen. Sind hingegen die ungeraden Fiedern zweiter Ordnung nach der Blattbasis zu gerichtet, so wird die Anordnung der Nerven als katadrom bezeichnet.

Bei einigen *Hymenophyllaceen* sind die sterilen und fertilen Blätter in ihrem Aufbau verschieden. *Trichomanes Spruceanum* z. B., welches Hooker [1]) abbildet, hat doppelt fiederspaltige Blätter. Die sterilen sind kurz gestielt. Die fertilen Blätter besitzen dagegen einen sehr langen Stiel. Der Umriss der Blattfläche ist bei den sterilen Blättern breit eirund, bei den fertilen länglich. Interessant ist die Heterophyllie bei *Trichomanes pinnatum* und den verwandten Arten. An Exemplaren von *Trichomanes pinnatum* ist bei einigen Blättern, wie bereits erwähnt, die Rhachis an der Spitze sehr verlängert und erzeugt Knospen. Die Fiedern solcher Blätter tragen wenige oder gar keine Sori. Sehr reichlich finden sich dagegen die Sori an Blättern, welche nicht proliferiren, sondern mit einem Endblättchen abschliessen. Die Zahl der Fiedern an diesen fertilen Blättern ist meist geringer als bei den proliferirenden, sie schwankt, ebenso wie auch die Länge des Endblättchens, innerhalb ziemlich weiter Grenzen. *Trichomanes pennatum* zeigt sehr ähnliches Verhalten. Bei einem Exemplar des Leipziger Herbariums besitzt ein fertiles Blatt nur zwei Paare seitlicher Fiederblättchen, das Endblättchen dagegen nimmt etwa zwei Drittheile von der Gesammtlänge der Blattfläche ein. Bei *Trichomanes Vittaria* hat das fertile Blatt überhaupt keine Seitenfiedern mehr, es besteht aus einem bandartigen Parenchymstreifen, welcher von einer starken Mittelrippe und zahlreichen parallelen Seitennerven durchzogen ist. Am Ende der letzteren stehen die Sori. *Trichomanes spicatum* und *botryoides* haben gar kein Parenchym an den fertilen Blättern, die Sori stehen auf kurzen Stielchen in zwei gegenüberstehenden Zeilen an der Rhachis. Den Uebergang zwischen *Trichomanes Vittaria* und den zuletzt genannten Formen bildet *Trichomanes elegans*, dessen fertile Blätter zwischen den die Sori

1) Cent. of ferns 81.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0434-5

tragenden Seitennerven noch ein schwaches Blattparenchym entwickeln. Die sterilen Blätter aller erwähnten Formen sind einfach gefiedert und zeigen mit einander im Bau grosse Uebereinstimmung. Diese Formenreihe ist geeignet, den Uebergang von isomorpher Blattbildung zur Heterophyllie in klarer Weise zu illustriren.

Die Sori finden sich bei den *Hymenophyllaceen* von einem Indusium eingehüllt an einem die Fortsetzung eines Blattnerven bildenden Receptaculum. Die Form der Indusien ist becher- oder schlauchförmig bei der Gattung *Trichomanes*, bei *Hymenophyllum* besteht das Indusium im allgemeinen aus zwei rundlich schalenförmigen, zusammengeneigten Klappen. Die Sporangien, deren Ring, wie aus der Systematik bekannt ist, wagerecht oder schief liegt, entstehen an dem Receptaculum in basipetaler Reihenfolge.

Der Stamm der *Hymenophyllaceen* — ich nehme immer *Loxsoma* aus, welches seinem ganzen Aufbaue nach eine besondere Stellung einzunehmen scheint und von den Systematikern neuerdings auch von den *Hymenophyllaceen* getrennt wird — besitzt ein centrales, collateral oder concentrisch gebautes Gefässbündel. Dasselbe ist umgeben von einer Endodermis, deren Radialwände auf Schnitten deutlich die für dieses Gewebe characteristische Wellung erkennen lassen. Die daran grenzenden Zellen der Rinde sind mehr oder weniger sclerenchymatisch ausgebildet, ihre verdickten Wände sind braungefärbt und getüpfelt. Nach aussen hin wird diese Sclerenchymscheide von einer oder mehreren Schichten zartwandiger weitlumiger Zellen überkleidet, deren äusserste die Epidermis darstellt, während die sonst noch vorhandenen als Aussenrinde bezeichnet werden. Eigenthümlich ist in dem Stamm der meisten *Trichomanes*arten das Vorkommen flach tafelförmiger Zellen, welche einen ihrer Innenwand anliegenden Kieselkörper enthalten. Gewöhnlich sind diese Zellen dem Sclerenchym nach aussen in Längsreihen aufgelagert, sie kommen aber auch bei einzelnen Arten unabhängig vom Sclerenchym vor. Mettenius, der zuerst auf dieselben aufmerksam machte, bezeichnet sie als Deckzellen oder Stegmata. Ihre Function und ihre biologische Bedeutung ist völlig unbekannt [1]).

Die bei einer grossen Anzahl von *Hymenophyllaceen* vorkommenden Adventivwurzeln besitzen einen centralen Bündelstrang mit Endodermis. Die Angabe Russows [2]), dass der Strang der Wurzel bei *Hymenophyllum* stets diarch sei, während bei *Trichomanes* immer andere Zahlenverhältnisse obwalten, ist schon von Prantl widerlegt worden. Die Rinde der Wurzeln besteht aus zwei Theilen, einer stark verdickten, sclerenchymatischen Innenrinde und einer wenigschichtigen Aussenrinde aus dünn-

1) Vergl. indes Kohl, Kalksalze etc. p. 297.
2) Vergleichende Untersuchungen p. 95 Anm. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0435-0

wandigen Parenchymzellen. Deckzellen sind in der Wurzel bisher nicht beobachtet worden.

Der Bau des Blattstiels und der Blattnerven ist demjenigen des Stammes entsprechend. Das Parenchym der Blätter ist meistens einschichtig, in selteneren Fällen treten zwei bis vier Schichten auf. Die Wände zwischen den Zellen des Blattparenchyms sind meist stark verdickt und von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt. Auf den freien Aussenflächen besonders in der Nähe des Blattrandes ist in vielen Fällen eine deutliche Faltung der Zellmembran zu erkennen, mit welcher gleichzeitig Tüpfelung der Aussenwände aufzutreten pflegt. Nach aussen sind die Zellwände des Blattparenchyms durch eine meist ausserordentlich zarte Cuticula überkleidet. Die Indusien bestehen in ihrem oberen Theile fast immer nur aus einer Zellschicht, deren Zellen denen der Blattfläche ähnlich sind, nur ist in manchen Fällen der obere Rand von ausserordentlich stark verdickten Zellen gebildet. Im untern Theil des Indusium treten gewöhnlich Sclerenchymzellen auf. Zu beiden Seiten, wo das Indusium mit dem Blattparenchym sich zusammensetzt, verläuft je ein dünnes Gefässbündel, welches sich von dem Bündel des den Sorus tragenden Nerven abzweigt. Das Receptaculum, welches die Fortsetzung dieses Nerven bildet, ist gleichfalls von einem Bündel durchzogen.

Von den vielgestaltigen Haargebilden, welche sich bei den *Hymenophyllaceen* finden, seien hier vorläufig als die häufigsten nur die folgenden erwähnt. Bei den wurzellosen Formen und auch bei einer Anzahl bewurzelter ist der Stamm dicht mit langen, braunen Haarwurzeln überkleidet. In der Nähe der Sprossvegetationsscheitel finden sich meist eigenartige Schleimhaare, welche von den Autoren als Paleae bezeichnet werden. Dieselben sind gewöhnlich etwas schief oder völlig seitlich inserirt. Die Blattfläche vieler Formen ist dicht mit Sternhaaren überkleidet. Am Blattrande mancher *Trichomanes*arten stehen Gruppen stark verdickter Dornhaare. Eine eingehendere Schilderung dieser Gebilde wird in einem späteren Abschnitt der Abhandlung gegeben werden.

Wir können hiermit die allgemeine Betrachtung abschliessen und uns speciellen Untersuchungen zuwenden.

b. Festigung und Schutzeinrichtungen.

Zu den einfachsten und allgemeinsten Bedingungen, welche die äusseren Umstände von den Gewächsen fordern, gehört offenbar der Besitz einer hinreichenden Festigkeit, um den Druck der eigenen Schwere zu ertragen und um mechanischen Einwirkungen von aussen her und den Angriffen parasitischer Organismen widerstehen zu können. Wir finden dementsprechend auch überall im Pflanzenreiche Einrichtungen verbreitet, welche die mechanische Festigkeit sowohl der einzelnen Zelle als auch des gesammten Zellenverbandes bewirken. Bei den höheren Pflanzen ist meistens

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0436-6

eine Arbeitstheilung unter den Geweben eingetreten. Eine besondere Gewebeart, die Epidermis, umkleidet die Pflanze und übernimmt den Schutz der einzelnen Zellen; eine andere Gewebeart, das mechanische System, giebt dem Pflanzenkörper die nöthige Festigkeit. Bei den einfachen histologischen Verhältnissen, wie sie bei den *Hymenophyllaceen* vorliegen, ist eine so weitgehende Arbeitstheilung nicht zu erwarten. Freilich, ein mechanisches System ist, wie wir sehen werden, auch hier vorhanden, aber ein eigenes epidermales Gewebe zum Schutz der einzelnen Zellen findet sich meistens nicht. Bei den zarten einschichtigen Blättern ist das selbstverständlich, aber auch bei den Formen, welche ein mehrschichtiges Blattparenchym besitzen, *Trichomanes reniforme*, *Hildebrandtii*, *membranaceum*, *Hymenophyllum scabrum* u. a. m. ist eine als Schutzorgan ausgebildete Epidermis nicht vorhanden. Am Stamme der *Hymenophyllaceen* findet sich freilich als äusserste Zellschicht ein different ausgebildetes Gewebe, dem wir wegen seiner Lage den Namen Epidermis nicht versagen können. Dasselbe wird in vielen Fällen aus ziemlich zartwandigen Zellen gebildet, welche schon deshalb nicht als Schutz für das darunter liegende Gewebe angesehen werden können, weil das letztere aus stark verdickten Sclerenchymzellen besteht, die eines Schutzes weit weniger bedürfen, als die Epidermiszellen selber. In anderen Fällen freilich, wie bei *Hymenophyllum caudiculatum* und *cruentum* und bei den meisten Adventivwurzeln der *Hymenophyllum*- und *Trichomanes*arten giebt diese Epidermis in der That eine schützende Hülle ab für die darunter liegenden wenigen Schichten eines grosszelligen, zartwandigen Rindenparenchyms. Die Zellen der Epidermis sind hier kleiner und besitzen stärkere Wände, als das zu schützende Rindengewebe.

Aus der allgemeinen anatomischen Betrachtung, welche wir vorhin bei den *Hymenophyllaceen* vorgenommen haben, wird erinnerlich sein, dass der Stamm und die Wurzel eine feste sclerenchymatische Rinde besitzen, wodurch im Allgemeinen ein Schutz für die im Innern dieser Organe gelegenen Zellgruppen gegeben ist. Es sind also hauptsächlich die Zellen des Blattparenchyms, für welche besondere Vorrichtungen zur Erreichung einer genügenden Festigkeit vorhanden sein müssen. Vor allen Dingen bedürfen die am meisten exponirten Zellen des Blattrandes eines Schutzes. Bei vielen *Trichomanes*arten, z. B. *Trichomanes lanceum* und einer grossen Zahl der zu der *Hemiphlebien*gruppe gehörigen Formen finden wir den Rand mit eigenthümlichen, starkverdickten Dornhaaren besetzt, welche einzeln oder zu Gruppen vereinigt zwischen den Endigungen der Blattnerven stehen (Figg. 2, 7, 18, 22). Diese Haare sind an ihrer Basis stark gekrümmt, so dass sie nicht von der Blattfläche abstehen. Sind die Haare einzeln gestellt, so entspringen sie in der Ebene der Blattfläche aus einer Randzelle und laufen gegen die Blattspitze hin gerichtet vollständig mit dem Rande parallel. In den zweizähligen Gruppen ist das eine Haar

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0437-2

gegen die Blattspitze, das andere gegen die Basis hin dem Blattrande angeschmiegt (Fig. 7). Sind noch mehr Haare in den Gruppen vorhanden, so sind einige derselben stets dem Blattrande angeschmiegt, während die übrigen sich dicht über die ihrer Basis benachbarte Partie des Blattes herneigen (Fig. 18). Besonders im Jugendzustande der Blätter, in welchem ein Schutz des noch zarten, unentwickelten Parenchyms sehr nöthig ist, stehen diese Schutzhaare, welche sich sehr frühzeitig entwickeln, so genähert, dass der ganze Blattrand und, wo mehrzählige Gruppen vorhanden sind, auch der grösste Theil der Blattfläche schützend überdeckt wird.

Als eine phylogenetisch mit diesen Gruppenhaaren des Blattrandes zusammenhängende Erscheinung müssen wir die eigenthümlichen eingerollten Schuppen am Blattrande von *Trichomanes membranaceum* auffassen, welche wie jene ausser anderer später zu besprechender Function sicher auch dem mechanischen Schutze des Blattrandes dienen (Fig. 24). Sie sind, wie die Gruppenhaare stets, zwischen den freien Enden zweier Blattnerven inserirt. Ueber die Bedeutung dieser Schuppen ist man lange Zeit im Unklaren gewesen. Nach Hooker [1]) sind dieselben small, peltate, umbilicated, pale brown, sessile, membranaceous scales, which appear to be either abortive involucres, or themselves young fructifications, and corresponding with the membranaceous lips of the involucres. Presl [2]) schreibt über sie: »Cuinam scopo haec organa marginalia e duabus squamis constructa ... inserviunt aut inservire possunt, plane ignoro. Jam in juvenilibus speciminibus soros nondum gerentibus fere in toto ambitu obveniunt, sed semper hucusque vacua visa sunt. Anne cum gemmis comparari possunt? In Hymenophyllacearum ordine unicum exemplum haecce organa sunt et ad indumentum, sicuti ad pilos, paleas etc. numerari non possunt«. Im Jahre 1845 hat K. Müller [3]) eine genauere Untersuchung der Morphologie und der Entwickelungsgeschichte dieser Organe vorgenommen, aus welcher wenigstens mit Sicherheit hervorgeht, dass dieselben weder jugendliche oder reducirte Indusien noch auch Brutknospen sind. Müller kam zu dem Resultat, dass diese Schuppen eine Lamellenbildung darstellen. Mettenius weist nun darauf hin, dass auch diese Ansicht nicht zu billigen sei, da die Schuppen niemals auf den Blattnerven stehen, wo doch nach sonstigen Erfahrungen die Lamellenbildungen vorwiegend aufzutreten pflegen. Er denkt sich die Schuppen in der Weise entstanden, dass alle Strahlen einer mehrzähligen Haargruppe, wie sie etwa bei *Trichomanes muscoides* sich findet, zu einer continuirlichen Schicht verbunden seien. Die Haare der Gruppen sind aber einzellig, während bei den Schuppen von *Trichomanes membranaceum* in radialer Richtung mehrere Zellen aufeinanderfolgen; auch würde bei der Ver-

1) Exotic flora vol. I 76. Vergleiche auch Martius, Ic. plant. crypt. Bras. p. 103.
2) *Hymenophyllaceen* p. 12.
3) Bot. Zeitg. III p. 577.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0438-8

einigung aller Strahlen einer vielzähligen Gruppe zunächst nur ein schildförmiges Gebilde entstehen, dessen halbkreisförmige Hälften über die Blattflächen hergeschlagen wären. Es hat indes wenig Werth den Einzelheiten der Entstehung nachzuforschen. Die Aehnlichkeit in der Insertion dieser Gebilde und der Haargruppen der dem *Trichomanes membranaceum* nahe verwandten Formen, sowie die Uebereinstimmung hinsichtlich der frühzeitigen Entwickelung geben uns Anlass, die Schuppen als eine Modification der Haargruppen anzusehen. Die Dicke der Zellwände in den Schuppen berechtigt uns ihnen die Function von Schutzorganen zuzuschreiben.

Es sei hier noch erwähnt, dass am Blattrande einiger *Hymenophyllaceen* eigenthümliche kurze Haare vorhanden sind, welche aus einer cylindrischen Stielzelle und einer keulenförmig angeschwollenen Endzelle bestehen. Vermuthlich liegen hier secernirende Organe vor, welche durch reichliche Schleimabsonderung ebenfalls einen Schutz für die Randzellen abgeben könnten. Ganz gleiche Haare kommen übrigens auch auf den Nerven der Blattunterseite sehr vieler *Hymenophyllum*- und *Trichomanes*arten vor (Fig. 6). Es ist das vielleicht nur der Ausdruck der Thatsache, dass die über die Blattfläche hervorragenden Parenchymzellen, welche die Nerven überkleiden, gleichfalls eines erhöhten Schutzes bedürfen. Ob die Keulenhaare etwa nur im jugendlichen Zustande des Blattes functioniren, das lässt sich selbstverständlich an dem Herbar- und Alcoholmaterial nicht entscheiden.

Bei der Mehrzahl der *Hymenophyllaceen* sind besondere Schutzvorrichtungen, wie die eben beschriebenen, am Blattrande nicht vorhanden. Die Zellen des Blattparenchyms selber aber zeigen einen Bau, welcher eine gewisse Festigkeit bedingt, ohne im übrigen die vegetativen Functionen wesentlich zu beeinträchtigen. Es finden sich nämlich an den Aussenwänden dieser Zellen Membranfaltungen vor, die für die Erhöhung der Festigkeit der Wand eine ähnliche Bedeutung haben müssen, wie die Wellung der Zinkblechplatten, welche gegenwärtig in der Architektur eine so ausgedehnte Anwendung finden. Mettenius, welcher genauer als irgend ein anderer Forscher die Structur der Zellwände bei den *Hymenophyllaceen* untersucht hat, giebt über diese Erscheinung eine Reihe beobachteter Einzelheiten an, welche indes für unsere Betrachtung keine weitere Bedeutung haben. Das Wesentliche ist in allen Fällen, dass die Zellwand eine Festigung erfährt, ohne dass ihre Durchlässigkeit für Licht, Luft und Wasser allzusehr herabgesetzt wird.

In ähnlicher Weise, wie es soeben für die Zellen des Blattrandes geschildert worden ist, wird auch vielfach den Zellen der Blattfläche durch Wellung der Wände eine höhere Festigkeit verliehen, wie ebenfalls Mettenius in seiner eingehenden Weise zuerst geschildert hat. Wir finden allerdings hier nicht auf den Aussenwänden die Wandfalten, sondern auf den Seitenwänden, welche die einzelnen Zellen trennen. Es

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0439-6

wird dadurch ein innigerer Verband der Zellen unter einander hergestellt. Die gefalteten Seitenwände bilden gewissermassen ein festes Maschenwerk, zwischen welchem die zartgebliebenen Aussenwände ausgespannt sind. In vielen Fällen tritt zugleich mit der Wandfaltung oder unabhängig von derselben in den Blattzellen eine Wandverdickung auf. Bisweilen erstreckt sich dieselbe gleichmässig über die ganze Fläche der Seitenwände, indem nur eine Anzahl eng umschriebener Wandstellen als Tüpfel unverdickt bleiben, häufiger aber ist sie eine partielle. Die Wandverdickungen treten dann als kräftige Leisten in den Kanten der Zellen auf, oder sie bilden einzelne senkrecht zur Blattfläche gestellte Balken in der Mitte der Seitenwände in ähnlicher Weise, wie es bei manchen Lebermoosen sich findet und neuerdings noch für die Blattzellen der *Colura ornata* von Goebel[1]) erwähnt worden ist. In einigen Fällen, wie z. B. Mettenius für *Trichomanes millefolium* angiebt, sind diese balkenförmigen Verdickungen der Seitenwände nur in einzelnen Zellkomplexen über die ganze Blattfläche zerstreut, gewöhnlich aber finden sie sich, wo sie überhaupt vorkommen, in jeder Zelle und sind auf den Wänden so vertheilt, dass die Verdickungen in benachbarten Zellen einander genau entsprechen. Als ein Beispiel besonderer Ausbildung möge bemerkt werden, dass bei einigen Arten eine Kieseleinlagerung in die verdickten Membranstellen vorkommt.

Wir sahen, dass die Wandverdickungen, welche die Festigung des Blattparenchyms bewirken, immer fast ausschliesslich auf die Seitenwände der Zellen beschränkt sind. Nach aussen hin ist der Zellinhalt von einer dünnen Membran überspannt, so dass der Lichtzutritt, der Gasaustausch und die direkte Wasseraufnahme in die Zelle durch diese Vorrichtungen nicht beeinträchtigt werden. Wenn in dieser Weise eine hinreichende Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Einwirkungen auf die einzelnen Zellen zustande kommt, ist damit ein Schutz gegen die Infection seitens parasitischer Organismen noch nicht gegeben. Es sind zwar in allen darauf hin geprüften Fällen die Zellen von einer zarten Cuticula überkleidet, dieselbe ist indes nicht immer im Stande das Eindringen von Pilzhyphen in die Zellen zu verhindern. Viele *Hymenophyllaceen* werden, da die Oberfläche ihrer Blätter infolge der eigenartigen Lebensweise, immer feucht ist, von epiphytischen Gewächsen bewohnt. Zarte Lebermoose, Algen und Pilze überziehen häufig die Blattfläche mit einer zusammenhängenden Kruste. Es ist unter den gegebenen Umständen kein Wunder, dass auch parasitische Pilze sehr leicht auf den Blättern zur Keimung kommen und, da die zarte Aussenwand ihrem Eindringen keinen grossen Widerstand entgegensetzt, auch in das Innere der Blattzellen ge-

---

1) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg Vol. IX.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0440-7

langen. Sehr häufig, besonders bei den kleinblättrigen Arten, habe ich Pilzhyphen in dem Blattgewebe gefunden. Manchmal waren die inficirten Zellen abgestorben und von ihren gesund gebliebenen Nachbarinnen durch gebräunte Wände geschieden. Es ist mir nicht gelungen zu ermitteln, ob die Bräunung der Wände mit einer eingreifenden Substanzveränderung etwa mit einer Verkorkung zusammenhing, indes darf das wohl als wahrscheinlich hingestellt werden. In einigen Fällen fand ich das ganze Blatt von Pilzfäden durchzogen. Ich habe nicht Gelegenheit genommen, die Verwandtschaft der hier vorkommenden Pilze festzustellen. In der Litteratur fand ich nur selten Notizen über diesen Gegenstand; so wurden z. B. *Sphaerella Trichomanes* Cooke, *Sphaerulina assurgeus* Cooke und *Cyphella filicola* Cooke als hierher gehörig bezeichnet. Sicher sind verschiedene Formenkreise oft in demselben Blatt vertreten. Mehr noch als die Zellen des Blattparenchyms sind die Haarwurzeln und die Epidermis des Stammes und der Adventivwurzeln der Pilzinfection ausgesetzt. Man braucht in diesen Organen nirgends lange nach Parasiten zu suchen. Einzelne Epidermiszellen fand ich bei einigen *Trichomanes*arten wohl in Folge der Pilzinfection kugelförmig aufgetrieben. Goebel schreibt, dass die Rhizoiden der *Hymenophyllaceen*prothallien von Pilzen bewohnt werden, ohne dass den Wirthen daraus ein ersichtlicher Nachtheil entsteht. Dasselbe mag wohl in manchen Fällen für die Haarwurzeln der geschlechtlichen Pflanzen gelten. Ob ein symbiotisches Verhältniss vorliegt, wie es bei den Mycorrhizen höherer Pflanzen angenommen wird, das ist hier ebensowenig zu entscheiden als bei den Prothallien.

Das mechanische System ist bei den *Hymenophyllaceen* meist gut entwickelt. In dem Stamm wie in den Wurzeln stellt dasselbe einen Hohlcylinder von starkverdickten Sclerenchymzellen dar, welcher der Oberfläche mehr oder weniger nahe gerückt ist (Fig. 3). In den Blättern bildet gewöhnlich eine Sclerenchymschicht beiderseits den Beleg der Gefässbündelstränge (Fig. 8). Ausserdem kommen auch im Anschluss an diese echten Blattnerven Sclerenchymstränge im Blatt einiger *Trichomanes*arten vor, welche von keinem Gefässbündel begleitet sind und aus diesem Grunde als Scheinnerven bezeichnet werden (Fig. 4).

Prantl hat alle *Trichomanes*formen, bei denen Scheinnerven auftreten, zu der Gattung *Hemiphlebium* vereinigt. Ob das vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus richtig ist, erscheint mir nicht sicher. Die Scheinnerven sind offenbar nichts anderes als durch Rückbildung auf den Sclerenchymstrang reducirte wirkliche Blattnerven. Das geht schon daraus hervor, dass sie in dem morphologischen Aufbau des Blattes in vielen Fällen die Stelle echter Nerven vertreten. Es kommt auch vor, dass ein echter Nerv in seinem weiteren Verlauf nach dem Blattrande zu in einen Scheinnerven übergeht. Die Rückbildung, welche zur Entstehung der Scheinnerven geführt hat, kann nun ganz gut in verschiedenen Ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0441-3

wickelungsreihen vor sich gegangen sein, so dass ein Theil dieser Formen phylogenetisch zu einer anderen Gruppe gehören würde als der andere. Bevor indes über diese Frage durch eine neue systematische Untersuchung Licht verbreitet wird, können wir Prantls Gattung als Gruppe in dem Genus *Trichomanes* gelten lassen.

Die *Hemiphlebien*gruppe enthält die kleinsten und zierlichsten Farnpflanzen, welche überhaupt bekannt sind. Hinsichtlich der systematischen Bezeichnung der hierher gehörigen Formen herrscht in der Litteratur wie in den Herbarien ein wirres Durcheinander. Ich werde im Folgenden hin und wieder Gelegenheit haben, Formen aus diesem Kreise zu citiren. Um mich dem Leser verständlich machen zu können, lasse ich hier eine kleine Tabelle folgen, aus welcher für jede hierher gehörige Form der von mir für dieselbe gebrauchte Name leicht ersehen werden kann. Es sind von mir in mehreren Fällen unter einem Namen Formen vereinigt, welche bisher als eigene Species galten. Besonders ist das in solchen Fällen geschehen, in denen die Speciesunterschiede mir als innerhalb der Species variabele Eigenschaften erschienen. Die Auffindung einer kleinen unbestimmten Form war mir Veranlassung, vorzugsweise die *Hemiphlebien* mit Dornhaaren am Blattrande in systematischer Beziehung genau zu untersuchen. Material für diese Untersuchung war hinreichend vorhanden. Ich habe alle in der Litteratur genannten hierher gehörigen Formen meist in mehreren gut bestimmten Exemplaren prüfen können, mit alleiniger Ausnahme von *Trichomanes Robinsoni* Baker, welches deshalb in der Tabelle in Parenthesi aufgeführt ist.

Gen. **Trichomanes.**

Scheinnerven vorhanden.

§ *Hemiphlebium.*

A. Blattrand mit Gruppen von Dornhaaren oder mit Schuppen besetzt.
I. Mittelrippe deutlich das Blatt bis zur Spitze durchziehend.
a) Dornhaare am Blattrande nur zu 1—3 in einer Gruppe.
1) Indusium deutlich zweilippig. Lippen fast so breit als lang.
α) Blatt ganzrandig.
Trichomanes microphyllum n. sp.
β) Blatt tief ausgebuchtet oder gespalten.
aa) Blatt im Umriss rundlich, fiederspaltig, die Lappen rundlich ausgebuchtet.
Trichomanes muscoides.
[bb) Blatt im Umriss länglich, fiederförmig, buchtig gelappt, eichenblattähnlich.
Trichomanes Robinsoni Baker.]
(2 Indusium schwach zweilippig. Lippen schmal.
Blatt einfach ganzrandig oder schwach buchtig ausgeschweift.
Trichomanes Petersii A. Gr.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0442-9

b) Dornhaare am Blattrande bis zu 10 in einer Gruppe.

1) Nervatur fast fächerförmig, die Seitennerven gehen unter sehr spitzem Winkel vom Hauptnerven aus. Blatt einfach, ganzrandig oder unregelmässig gelappt.

Trichomanes pusillum.

2) Nervatur deutlich fiederförmig, Blätter regelmässig zertheilt.

Trichomanes Krausii.

II. Mittelrippe nicht deutlich hervortretend, Nervatur fächerförmig.

a) Blattrand mit vielzähligen Haargruppen besetzt.

Trichomanes punctatum.

b) Blattrand mit Spiralschuppen besetzt.

Trichomanes membranaceum L.

B. Blattrand kahl.

I. Blattrand nicht von einem Nerven umsäumt.

a) Blätter alle oder zum Theil schildförmig.

1) Blattparenchym einschichtig.

Trichomanes peltatum.

2) Blattparenchym mehrschichtig.

Trichomanes Hildebrandtii.

b) Blätter nicht schildförmig.

[Trichomanes sublimbatum.]
[Tr. Kapplerianum Sturm.]
[Tr. Henzaianum Parish.]
[Tr. Godmani Hook.]
[Tr. Motleyi V. d. B.]

II. Blatt mit Randnerven.

a) Blätter fast sitzend, an der Basis keilförmig verschmälert. Mittelnerv bis in die Blattspitze deutlich.

Trichomanes Hookeri.

b) Blätter ziemlich lang gestielt, fächerförmig.

Trichomanes cuspidatum.

Die einfachste von allen in der Tabelle genannten Formen ist die zuerst aufgeführte, eine neue Species, deren Beschreibung hier folgen möge.

Trichomanes microphyllum Ghgn. (Fig. 2). Stamm kriechend, behaart, dorsiventral zweizeilig beblättert; Blätter gestielt, einfach, oval bis lanzettlich, durchschnittlich 7 mm lang und 2½ mm breit, ganzrandig oder schwach ausgeschweift, der Rand mit zweizähligen Dornhaargruppen und mit einzelnen kleinen Drüsenhaaren besetzt; Nervatur des Blattes fiederförmig, Scheinnerven zahlreich, nur die Mittelrippe enthält ein Gefässbündel; stets nur ein einziger Sorus an der Spitze des Blattes, Indusium cylindrisch, an der Basis verschmälert, der Rand breit zweilippig, Lippen mit starkverdickten Zellen gesäumt. Receptaculum verlängert. Heimat Comoren, Insel St. Johanna.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0443-4

Ich fand diese durch die Einfachheit aller Verhältnisse ausgezeichnete Species in einem grösseren Rasen von *Trichomanes cuspidatum* des Marburger Herbariums, welcher im Jahre 1875 von Hildebrandt an dem angegebenen Standort am Boden im Waldesschatten gesammelt worden war.

Ausser den geschilderten Scheinnerven kommen in den Blättern der *Hemiphlebien* und hin und wieder auch bei anderen Species noch ähnliche Gebilde vor, welche Prantl als Streifen bezeichnet. Dieselben unterscheiden sich von den Scheinnerven wesentlich nur durch ihre Lage im Blattparenchym, nach welcher sie nicht als zur Architektur des Blattes gehörig bezeichnet werden können. In selteneren Fällen bestehen die Streifen nur aus Deckzellen oder auch bloss aus rechteckigen Parenchymzellen, welche zu kurzen Reihen verbunden sind. Die Streifen sind entweder regellos in der Blattfläche vertheilt, oder sie umsäumen den Rand des Blattes, bisweilen im Anschluss an die regelmässige Nervatur. Ich halte auch die Streifen für rückgebildete Nerven, wenn wir auch ihre Beziehung zu dem vereinfachten Blattbau nicht mehr erkennen können. Ob die im Parenchym zerstreuten, einzelnen Streifen für die Festigung des Blattes eine nennenswerthe Bedeutung besitzen, ist wohl in Zweifel zu ziehen. Meistens sind gerade diejenigen Blätter, in denen die Streifen am häufigsten auftreten, so klein, dass an ihre Biegungsfestigkeit nur sehr geringe Ansprüche gestellt werden können. Diese Streifen sind eben verkümmernde Organe. Die Streifen des Blattrandes hingegen müssen für das Blatt entschieden einen Vortheil bieten, da sie dasselbe vor dem Einreissen schützen.

Wir finden bei den *Hymenophyllaceen* noch andere Bauverhältnisse des Blattrandes, welche den Blättern einen gleichen Nutzen gewähren. So sind z. B. bei *Hymenophyllum Neesii*, welches Mettenius abbildet, und bei andern Arten die Zellreihen in der Nähe des Blattrandes mit auffallend stark verdickten Wänden versehen. Ein exquisites Beispiel für diese Form der Wandverstärkung bietet eine kleine *Hymenophyllacee*, welche im Münchener Herbar als *Hymenophyllum Cheesemani* Baker bestimmt ist [1]). Der zierliche Farn hat am Rande der kleinen, meist dichotomisch getheilten Blätter einen breiten Saum von parenchymatischen Zellen, deren Wände stark verdickt und dunkelbraun gefärbt sind. In regelmässigen Abständen entspringen aus diesem Saum Haare, welche je eine Reihe ebensolcher Zellen darstellen und welche dem Blattrande dicht angeschmiegt sind. Die Wände der braunen Zellen sind getüpfelt. Die Zellen der Blattfläche haben hier abweichend von allen sonst beobachteten Fällen zarte, unverdickte Wände. Wären diese Zellen, wie es bei den übrigen *Hymenophyllaceen* der Fall ist, auf ihre eigene Festigkeit ange-

1) Vergl. Just Jahresber. 1876 p. 344 Nr. 24 und Hooker's Icones plantarum Vol. XVII Pl. 1614 *Hym.* Armstrongii.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0444-0

wiesen, so würde die Blattfläche wohl nicht ausgebreitet bleiben, sondern sich zusammenfalten und bei der geringsten Inanspruchnahme ihrer Festigkeit zerreissen. Der starke Saum von Randzellen hält aber das zarte Gewebe wie in einem festen Rahmen glatt ausgespannt und schützt es vor Zerstörung. Bei einer Reihe von Formen werden die Zellen des Blattrandes durch eine Wand parallel zur Blattfläche getheilt, so dass ein festerer Saum entsteht. Diese Erscheinung tritt gewöhnlich in den Winkeln zwischen den einzelnen Fiederabschnitten am ersten und ausgeprägtesten auf, es ist diese Stelle des Blattrandes dem Einreissen besonders leicht ausgesetzt. Einen analogen Fall ungleichmässiger Ausbildung der verschiedenen Randstellen finden wir bei *Trichomanes Krausii*, bei welchem die in den Winkeln stehenden Gruppen von Dornhaaren sechs- bis zehnzählig sind, während im Uebrigen meist nur zwei oder drei Strahlen in einer Gruppe stehen. Bei *Trichomanes reniformis*, dessen Blatt aus vier Zellschichten gebildet wird, ist der Rand von einem Polster von Zellen eingenommen, welche etwas gestreckt sind und stark verdickte Wände haben. Ganz ähnliche Schutzeinrichtungen finden wir in vielen andern Pflanzenfamilien, bei den zarten Blättern der Moose, der Selaginellen, z. B. *Selaginella apodum*, *S. cuspidatum*, ferner bei *Adiantum tenerum* u. a. m.

Die Indusien müssen wir als Schutzorgane der Sori ansehen. Bei den *Hymenophyllaceen* mit einschichtigem Blattparenchym ist der Indusienrand gleichfalls einschichtig. Im unteren Theil pflegt in den Indusien bei *Trichomanes* ein von Parenchym beiderseits überkleideter Sclerenchymmantel aufzutreten. Am weitesten hinaufreichend fand ich denselben bei *Trichomanes microphyllum* und bei verwandten kleinsten Formen. Dort war ausserdem der Saum der Indusienlippen von parenchymatischen Zellen gebildet, deren Innenwände ganz enorm stark verdickt waren (Fig. 3a).

Es fiel mir auf, dass bei den getrockneten Exemplaren in den Herbarien die zweilippigen Indusien überall weitgeöffnet waren. Entsprechend meiner Auffassung, dass das Indusium ein Schutzorgan des Sorus ist, vermuthete ich vielmehr, dass die Lippen im normalen Zustande den Sporangienstand dicht umhüllen. Um einen Aufschluss über die natürliche Stellung der Indusienlippen zu bekommen, behandelte ich ein fertiles Blatt von *Trichomanes microphyllum* mit wenig erwärmter Kalilauge. Der Erfolg war, dass sich die Lippen des Indusium, welche anfangs völlig zurückgeschlagen gewesen waren, allmählich streckten und oben fast zusammenschlossen. Als ich das Blatt darauf auswusch und in Alcohol legte, trat infolge der Wasserentziehung alsbald wieder eine Rückwärtskrümmung der Lippen ein. Das Spiel liess sich noch einige Male wiederholen. Es scheint danach, als ob die Lippen des Indusium hier ähnlich wie das Peristom der Mooskapsel hygroskopisch seien [1]). Selbstverständlich lässt sich ein sicherer Schluss auf diesen Versuch nicht basiren.

1) Vergl. hierzu auch Hooker Ic. pl. Vol. XVII Pl 1619 fig. 3 u. 4.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0445-6

Der Vegetationspunkt des Sprosses ist bei den *Hymenophyllaceen* auffallend wenig geschützt. Bei den radiär gebauten Formen, deren Internodien gestaucht sind, ist er natürlich von der Blattrosette eingehüllt und von jungen Blattanlagen überragt. Bei den dorsiventralen Arten aber, besonders bei den wurzellosen, bei welchen die Blattanlagen erst ziemlich weit vom Vegetationspunkt ein kräftiges Wachsthum entwickeln, liegt der Stammscheitel ohne Hülle frei. Es bilden sich hier unmittelbar hinter dem wachsenden Scheitel eigenartige Drüsenhaare aus, welche sich über den Vegetationspunkt herneigen und wohl durch Schleimabsonderung aus ihren keulenförmigen Endzellen einen Schutz für denselben bilden (Fig. 14). Bei *Trichomanes peltatum*, *Trichomanes Hildebrandtii* und andern mehr bestehen diese Drüsenhaare aus längeren Zellreihen. In anderen Fällen sind sie einzellig oder es ist ausser der keulenförmigen Endzelle nur eine einzige Stielzelle vorhanden, welche wie z. B. bei *Trichomanes pusillum* mit körnigen Wandverdickungen versehen und etwas schief angeheftet ist. Bei andern Arten endlich ist die Befestigungsstelle des Stieles ganz auf die Längsseite des Haares, wohl gar auf die zweite oder dritte Zelle der Reihe verschoben. Diese letzteren Formen gleichen in ihrem Jugendstadium den vorhin geschilderten; das an der schief befestigten Stielzelle über die Insertionsstelle vorgezogene Ende wächst dann später lang aus und theilt sich durch eine oder zwei Querwände. Die schildförmige Befestigung dieser Haare ist der Grund gewesen, weshalb die älteren Autoren dieselben als Paleae bezeichnet haben. Wir finden sie, freilich nicht so zahlreich, auch an der jungen Blattanlage. An älteren Theilen sind die Paleae gewöhnlich nicht mehr vorhanden. Haarähnliche Paleae sind auch bei einigen *Polypodiaceen* vorhanden, welche Kuhn[1]) zu der Gruppe *Chaetopterides* vereinigt hat. In den meisten Farnfamilien sind die jungen, in Wachsthum begriffenen Blätter und Blattabschnitte, deren Gewebe noch zart und empfindlich ist, durch Einrollung vor Verletzung geschützt. Unter den *Hymenophyllaceen* besitzen viele Formen gleichfalls diese Schutzvorrichtung, andern aber fehlt sie (Fig. 16 u. 22). Die schildförmigen Blätter von *Trichomanes Hildebrandtii* und *peltatum* breiten sich an ihrem ganzen Umfange fortwachsend von Anfang an flächenförmig aus (Fig. 1). Bei den *Hemiphlebien* sind die Blätter gleichfalls nicht eingerollt; sie zeigen zunächst vorwiegendes Längenwachsthum. Die Lamina ist z. B. bei *Trichomanes Petersii* zuerst nur durch einen sehr schmalen Flügelsaum zu beiden Seiten der Mittelrippe angedeutet, so dass die Blattanlage von einem jungen Seitenspross kaum zu unterscheiden ist. Erst wenn die Mittelrippe nahezu ihre definitive Länge erreicht hat, beginnt das Flächenwachsthum und die Anlage der Nerven höherer Ordnung. Gerade im Gegensatz dazu steht das Verhalten der jungen Blätter bei *Hymeno-*

---

1) V. d. Deckens Reisen III. Bd. 3. Abth. 1879 p. 7.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0446-2

phyllum caudiculatum (Fig. 22). Die Spitze ist hier stark eingerollt und entwickelt sich sehr langsam. Die Blattfläche, das Parenchym zu beiden Seiten des Nerven, wird sehr früh ausgebildet, so dass alle Theile bis dicht unter die fortwachsenden Spitzen schon vollständig ausgewachsen sind. Das Blatt kann frühzeitig seine assimilatorische Thätigkeit beginnen und, wenn ihm genügende Feuchtigkeit und Nährstoffe zur Verfügung stehen, die zu seiner weiteren Entwickelung nöthigen Baustoffe selber produciren. Es wird dadurch von der Energie der Stoffzufuhr vom Stamme her im gewissen Grade unabhängig. Die wechselnde Grösse der Blätter und das Auswachsen einzelner Blattzipfel zu schwanzförmigen Bändern mögen mit diesem Umstande in Zusammenhang stehen.

c. Aufnahme und Leitung von Stoffen.

Wir haben manche *Hymenophyllaceen* ihrer Lebensweise nach als Wasserpflanzen (im weiteren Sinne) bezeichnet. Dieselben bethätigen diesen Character auch in ihrem anatomischen Bau. Wir finden bei ihnen Einrichtungen, welche die directe Wasseraufnahme in die Zellen des Blattes ermöglichen. Sehr wesentlich ist es, dass die Blattoberflächen leicht benetzbar sind. Bei den meisten Gewächsen nehmen die Blattflächen das Wasser nicht so leicht an; ja auf den Blättern der Palmen, der Ficusarten, der Aralien und Nelumbien, um aus der Menge einige Beispiele anzuführen, bleibt das Wasser in rundlichen Tropfen auf den Blättern liegen wie Quecksilber auf einer Glasplatte und wird durch die geringste Bewegung abgeschüttelt. Bie Blätter der *Hymenophyllaceen* aber, soweit ich dieselben im lebenden Zustande gesehen habe, nehmen das Wasser sehr leicht an und haben deshalb unter richtigen Culturbedingungen immer eine feuchte Oberfläche. Lässt man ein Blatt von *Trichomanes peltatum* an seiner Oberfläche trocken werden und legt alsdann mit einem Glasstab einen Wassertropfen auf dieselbe, so wird der Tropfen leicht angenommen und breitet sich über eine grössere Fläche aus.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, dass die Zellen des Blattparenchyms zur Festigung ihres Gewebes hauptsächlich nur auf den Seitenwänden Wandverdickungen besitzen. Die Aussenwände bleiben zart und durchlässig. Ausserdem treten sowohl an den Zellen des Blattrandes als auch an denjenigen der Fläche Tüpfel auf, d. h. dünnere Membranstellen, welche die osmotischen Vorgänge erleichtern. Zellen, welche eine grosse mechanische Leistung auszurichten haben, sind bei den *Hymenophyllaceen*, wie wir in einigen Fällen gesehen haben, äusserst stark durch Wandverdickungen befestigt. Immer aber finden wir in diesen Zellen eine Communication mit der umgebenden Feuchtigkeit durch dünn gebliebene Wandstellen vermittelt. So sind die Indusienlippen mancher Arten am Rande von Zellen eingefasst, welche durch breite Verdickungsschichten auf den Innenwänden ganz ausserordentlich, fast steinzellenartig

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0447-8

verstärkt sind. Alle Aussenwände aber, die obere und untere und ebenso die den Rand bildende, sind unverdickt geblieben (Fig. 3 a). Ein zweiter ganz characteristischer Fall liegt in den Dornhaaren vor, welche wir als Schutzvorrichtung am Blattrande einer Anzahl von *Hemiphlebien* kennen gelernt haben. Die Dornhaare sind an der dem Blattrande zugekehrten Seite meist so stark verdickt, dass die Innengrenze der Verdickungsschicht über die Mittellinie des Haares hinausgeht (Fig. 7). Die entgegengesetzte Wandseite des Haares bleibt zart. Bei den schneckenförmig gerollten Schuppen am Blattrande von *Trichomanes membranaceum* ist die Wandverdickung in den verschiedenen Zellreihen verschieden stark. Die Zellen, welche den Rand der Schuppe bilden, sind an ihrem vordern Ende wenig verstärkt. Diejenigen aber, welche zunächst um den Insertionspunkt der Schuppen gruppirt sind, haben ringsum stark verdickte Wände, also abweichend von den bisher betrachteten Fällen sind hier auch die Aussenwände mit starken Verdickungsschichten belegt. Trotzdem sind diese Zellen nicht von der Wasserzufuhr von aussen her abgeschnitten. Bei aufmerksamer Betrachtung der Zellen von der Fläche her, natürlich unter Anwendung einer hinreichend starken Vergrösserung, finden wir auf denselben gewöhnlich eine Längsreihe von Kreisen mit röthlich erscheinendem Mittelpunkt, welche der Flächenansicht von gehöften Tüpfeln täuschend ähnlich sehen (Fig. 9). Der Querschnitt lehrt, dass hier in der That Tüpfel die Verdickungsschichten durchbrechen, deren Kanal ringsum von einer Zone stärkster Wandverdickung umgeben ist (Fig. 10). In einigen Fällen liess der Querschnitt an der Tüpfelendigung einen schmalen Spalt zwischen der Zellwand und den Verdickungsschichten erkennen, so dass es schien, als ob der Tüpfelkanal in einen linsenförmigen Hohlraum mündete. In anderen Fällen war ein solcher Hohlraum nicht vorhanden.

Es giebt, wie schon Mettenius eingehend nachgewiesen hat, eine ganze Reihe von völlig wurzellosen *Trichomanes*arten. Hierzu gehören alle *Hemiphlebien* ausser dem *Trichomanes muscoides*, welches nach Mettenius' Angaben in sehr seltenen Fällen Adventivwurzeln bildet. Auch *Trichomanes membranaceum*, welches bisweilen für bewurzelt gehalten wird [1]), scheint mir wurzellos zu sein. Die wurzelähnlichen Organe am Stamm dieser Art sind Sprosse, die sich ihrerseits regelmässig diametral zweizeilig verzweigen. Obgleich die Blätter an diesen wurzelähnlichen Sprossen vollständig unterdrückt sind, lässt doch die Regelmässigkeit der Verzweigung, welche sich derjenigen der Hauptachse vollkommen anschliesst, schon auf die Sprossnatur dieser Organe schliessen. Ausserdem sind die Vegetationsscheitel nicht von einer Wurzelhaube bedeckt, sondern von einzelligen Paleae umhüllt. Solche wurzelähnlichen Sprosse kommen

1) Vergl. Russow, Vergleichende Untersuchungen betr. die Histologie der Leitbündelcryptogamen. Mém. de l'Acad. d. Sc. st. Petersbourg. VII. Série Tome XIX. Nr. 1. 1872. p. 95.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0448-3

in verschiedenem Grade der Ausbildung bei einer ganzen Reihe von Formen vor. *Trichomanes membranaceum* stellt einen extremen Fall dar, da hier die Blätter an den umgebildeten Sprossen gänzlich fehlen. In anderen Fällen, z. B. bei *Trichomanes peltatum* und *Krausii* sind Blattrudimente noch deutlich nachweisbar. Es wäre denkbar, dass diese Blattrudimente entwicklungsfähig bleiben und, falls der umgebildete Spross durch das Absterben älterer Theile isolirt wird, zu Blättern auswachsen.

Ueber die physiologische Bedeutung der wurzelähnlichen Sprosse kann wohl kein Zweifel bestehen. Sie kriechen nach allen Richtungen im Substrat oder auf demselben hin, befestigen die Pflanze und führen derselben Nährstoffe zu, welche in Lösung von ihren Haarwurzeln aus der Umgebung aufgenommen werden. Gewöhnlich trägt an den wurzelähnlichen Sprossen jede Epidermiszelle eine Haarwurzel. Diese Gebilde kommen in reichlichem Masse bei allen Formen vor, welche keine echten Wurzeln besitzen. Sie überkleiden nicht bloss die Sprossachse, sondern auch die Blattstiele (Fig. 2 u. 21), ja sie kommen oft, z. B. bei *Trichomanes Hildebrandtii* (Fig. 5) regelmässig, auch auf der Blattunterseite vor, wenn dieselbe dem Substrat genähert ist. Uebrigens sind die Haarwurzeln nicht auf die wurzellosen *Hymenophyllaceen* beschränkt, sie finden sich auch am Stamm und Blattstiel mancher bewurzelten Form, nur den radiär gebauten Arten scheinen sie zu fehlen, man müsste denn wie Prantl die auf den Wurzeln stehenden Wurzelhaare mit diesen Gebilden in einen Begriff zusammenfassen. Prantl will, »um den unlogischen Namen Haarwurzeln für die *Rhizinen* des Stammes auszumerzen«, die hier auftretenden Haarwurzeln und Wurzelhaare, ferner die ähnlichen Gebilde an den Prothallien und bei Thallophyten alle mit dem Gesammtnamen Rhizinen bezeichnen. Soll etwa damit ausgedrückt sein, dass diese Dinge morphologisch gleichwerthig sind? Ich muss gestehen, dass mir der Name Haarwurzel für die braunen Haare, welche auf der Oberfläche des Stammes stehen, wenigstens nicht unlogischer erscheint als der Name Rhizinen. Wer die Sache kennt, wird sich bei jedem Namen das richtige vorstellen, wer sie nicht kennt, dem wird durch das Wort Rhizinen auch nicht mehr geholfen sein als durch das Wort Haarwurzeln.

Da die Blattzellen der *Hymenophyllaceen* zur directen Wasseraufnahme eingerichtet sind, so könnte es scheinen, als ob durch diese Einrichtung eine Wasserleitung innerhalb der Pflanzen überflüssig wird. In der That bei den einfachsten wurzellosen Formen sind die Gefässbündel so reducirt, dass eine irgendwie ausgiebige, für die ganze Pflanze genügende Wasserleitung in denselben nicht wohl angenommen werden kann. Ich will hier zum Belege die einfachsten Fälle, welche mir vorgekommen sind, etwas näher schildern.

Trichomanes microphyllum besitzt einen fadendünnen Stamm mit dem denkbar einfachsten Gefässbündel (Fig. 3). Wir finden auf dem Querschnitt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0449-2

nur eine einzige, sehr enge Tracheide, welche von vier bis fünf Cambiformzellen umgeben ist. Eine im Querschnitt aus etwa fünf oder sechs Zellen bestehende Endodermis mit gewellten Radialwänden grenzt das Bündel gegen die Stammrinde ab. Die Zellen der letzteren sind in der Nähe des Bündels ziemlich dünnwandig, nehmen aber nach aussen hin schnell an Wandstärke und an prosenchymatischer Zuspitzung zu. Im Blattstiel und in der Mittelrippe des Blattes sind die Gefässbündel ebenso einfach wie im Stamm. Die seitlichen Nerven des Blattes enthalten überhaupt kein Bündel, sind also Scheinnerven. *Trichomanes pusillum*, eine nahestehende Form, besitzt fast gleich einfache Bündel in Stamm und Blatt, nur sind vielleicht die Tracheiden ein wenig länger und infolge dessen an ihren zugespitzten Enden weiter neben einander geschoben, so dass man auf dem Querschnitt häufiger zwei Tracheiden trifft. Uebrigens sind im Blatt von *Trichomanes pusillum* auch einige der seitlichen Nerven mit Bündeln ausgestattet. Damit steht jedenfalls in Zusammenhang, dass wir hier häufiger an einem Blatt mehrere Sori treffen, während bei *Trichomanes microphyllum* constant nur ein einziger an jedem Blatt vorhanden ist. Die Stammbündel der beiden soeben beschriebenen Arten sind die einfachsten, welche ich überhaupt gesehen habe, höchstens finden sich wohl in den Blattnerven höherer Ordnung bei einigen nahestehenden Arten gleiche Verhältnisse wieder (Fig. 5 u. 8). Im Uebrigen besitzen alle hierher gehörigen Formen in ihren Stammbündeln auch Phloëmzellen mit verdickten stark lichtbrechenden Wänden. Gewöhnlich ist bei den *Hemiphlebien* die Zahl derselben gering. Sie liegen nur auf der dorsalen, vom Substrat abgekehrten Seite der einen oder der wenigen Tracheiden, welche der Querschnitt aufweist, so dass wir diese Bündel als collateral bezeichnen müssen. Alle *Hemiphlebien*, deren Blattrand mit Dornhaaren besetzt ist, zeigen gleiche Einfachheit des Stammbündels; selbst bei *Trichomanes Krausii*, das oft ziemlich starke Blätter entwickelt, kommt das Stammbündel nicht wesentlich über das geschilderte Stadium hinaus. Von den *Hemiphlebien* ohne Dornhaare zeigt *Trichomanes peltatum* gleichfalls nur einen einfachen Tracheidenstrang, die übrigen Formen *Trichomanes cuspidatum*, *Hookeri* etc. haben meist mehrere Tracheiden neben einander in ihrem Stammbündel. Dasselbe ist auch bei *Trichomanes membranaceum* der Fall. *Trichomanes Hildebrandtii* endlich, das meines Erachtens zu den *Hemiphlebien* gestellt werden muss, bildet hinsichtlich des Baues seines Stammbündels einen Uebergang zu den complicirter gebauten Formen. Sein Bündel ist noch ausgeprägt collateral. Die Zahl der Tracheiden beträgt auf dem Querschnitt etwa 10, die Bastzellen liegen zu einem Streifen vereinigt, welcher im Querschnitt halbmondförmig um die Gruppe der Tracheiden herumgreift. Zwischen den beiden Hauptelementen des Bündels und um dieselben liegen zahlreiche Cambiformzellen. Die Schutzscheide ist deutlich ausgeprägt. Indem nun bei höher ausgebildeten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0450-3

Formen der Phloemstreifen des Bündels die Tracheidengruppe vollständig umschliesst, entstehen die concentrischen Bündel, die in verschiedener Stärke bei der Mehrzahl der *Hymenophyllaceen* vorhanden sind.

So haben wir denn gesehen, dass alle *Hymenophyllaceen* auch die allereinfachsten Arten Leitbündel besitzen. Es wird also auch eine Stoffleitung in den Pflanzen vor sich gehen. Versuchen wir darüber Aufschluss zu erlangen, welche Bedeutung diese Leitung für das Leben der Pflanzen hat. Dass es sich nicht um eine Zufuhr von Wasser und Nährstoffen in das assimilirende Gewebe handelt, zeigt sich bei den *Hemiphlebien* ganz deutlich. Dort sind gerade diejenigen Nerven, welche sich von dem Hauptnerven abzweigend in dem Blattparenchym vertheilen, denen also eine Versorgung dieser Zellen obliegen müsste, verkümmert und durch den Verlust des Leitbündels für diese Function untauglich geworden. Aus der näheren Betrachtung der Verhältnisse bei den *Hemiphlebien* können wir ausser dieser negativen Erkenntniss aber auch einen Aufschluss über die Function gewinnen, welche hier die Gefässbündel haben. Wir sehen nämlich, dass in keinem Falle ein Sorus an einem Scheinnerven gebildet wird. Stets führt ein Leitbündel zu der Ursprungsstelle desselben hin. Durch das umhüllende Indusium ist das Receptaculum an der directen Wasseraufnahme verhindert. Da in demselben fortgesetzt Wachsthums- und Entwickelungsvorgänge stattfinden, so ist in ihm offenbar ein gesteigertes Wasserbedürfniss vorhanden, welches durch die Zuleitung aus den benachbarten Zellen des Indusiums vielleicht nicht hinreichend befriedigt wird. Es ist also wohl möglich, dass das Receptaculum das für die physiologischen Processe in seinen Zellen nöthige Wasser wenigstens theilweise durch das Gefässbündel bezieht. Wichtiger ist es indess wohl noch, dass durch das Bündel die für das Wachsthum erforderlichen Baustoffe, welche durch die Assimilation in dem Blattparenchym erzeugt worden sind, dem Entstehungsorte der Sori zugeführt werden, da ja hier eine Production der Baustoffe aus anorganischen Substanzen nicht stattfinden kann. Es giebt noch andere Theile an der Pflanze, welche die zu ihrem Aufbau nöthigen Stoffe nicht selbst erzeugen oder aus ihrer nächsten Umgebung beziehen können. Das sind die Sprossscheitel und die Blätter in ihren ersten Jugendstadien. Auch für sie wird das Gefässbündel als Zufuhrweg für Assimilationspruducte eine hohe Bedeutung haben. Das hier gesagte gilt nicht nur für die *Hemiphlebien*, die Receptacula, die Sprossscheitel und die jungen Blattanlagen werden in jedem Falle auf die Stoffzufuhr durch die Gefässbündel angewiesen sein.

Wie gelangen nun die Assimilationsproducte in die Leitbündel hinein? Das Bündel des Stammes und des Blattstiels ist ringsum von einer sclerenchymatisch ausgebildeten Rindenschicht eingehüllt. In den Blattnerven dagegen wird das Bündel meist nur oben und unten von einem Sclerenchymstreifen bedeckt, während seitlich zwischen den Zellen des Blattparenchyms und dem Bündel eine Stoffleitung leicht erfolgen kann (Fig. 8).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0451-9

Bei *Hymenophyllum scabrum* greifen die sclerenchymatischen Bündelbelege seitlich um das Bündel herum. Sie schliessen aber nicht zu einem continuirlichen Cylinder zusammen, sondern lassen beiderseits einen schmalen Spalt für parenchymatische Zellen frei. Es bleibt also auch hier ein Weg für den Stoffverkehr zwischen Blattparenchym und Gefässbündel offen. Ein ähnliches Verhalten zeigen sehr viele der grösseren Formen. Wo aber wie bei *Hymenophyllum Malingii* (Fig. 25) die Leitbahnen des Blattes ringsherum von stark verdickten Elementen eingeschlossen sind, dort wird durch zahlreiche weite Poren in den verdickten Zellwänden der Uebertritt von Stoffen aus dem assimilirenden Gewebe in die Gefässbündel ermöglicht.

In den chlorophyllhaltigen Blattzellen sind die Wände, wo eine irgendwie bedeutende Wandverdickung auftritt, von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt. Dass diese Tüpfel nicht lediglich einen Stoffaustausch zwischen den nächstliegenden Zellen, sondern eine Wanderung der Stoffe in einer bestimmten Richtung vermitteln, lässt sich auch daraus ersehen, dass dieselben bei einer Anzahl von Formen, z. B. *Trichomanes microphyllum*, *pusillum*, *punctatum* u. a. m. nach den verschiedenen Richtungen hin verschieden zahlreich sind. Die Wände, welche zu der Richtung vom Blattrande nach dem Nerven hin senkrecht stehen, sind auffallend viel reichlicher getüpfelt als diejenigen, welche parallel zu dieser Richtung verlaufen. Oft sind ausserdem die Blattzellen in dieser Stromrichtung etwas gestreckt und in regelmässigen Reihen angeordnet. Als exquisites Beispiel für dieses Verhalten kann das Blatt von *Hymenophyllum Smithii* angeführt werden (Fig. 23).

Wenn wir kurz noch einmal die geschilderten Verhältnisse überblicken, so kommen wir zu dem Resultat, dass bei den *Hymenophyllaceen* eine Saftströmung in der Richtung vom Blattrande gegen den Blattnerv hin und durch die Leitbahnen zu den im Wachsthum begriffenen Theilen der Pflanze, zu den Sprossscheiteln, den Blattanlagen und den Entwickelungsstellen der Sporangien stattfindet. Bei den kleinen Formen mit stark reducirten und sehr einfachen Bündeln mag dieser Strom der einzige oder doch der überwiegende sein. Sie leben meist im Moose kriechend oder dem Substrat etwa der Oberfläche eines bewachsenen Baumstammes angeschmiegt. Das Wasser, welches die Blätter dieser kleinen Pflänzchen hier benetzt und von ihnen aufgesaugt wird, enthält sicher Nährstoffe in ausreichender Menge in Lösung, so dass eine Zufuhr anorganischer Stoffe aus dem Substrat durch Vermittelnng des Sprosses kaum erforderlich sein dürfte. Anders ist das bei den Arten, welche grössere vom Substrat sich erhebende Blätter ausbilden. Dort steht dem Blattparenchym nur Regen- oder Thauwasser zur direkten Aufnahme zur Verfügung, es müssen also vom Substrat her Nährstoffe in das assimilirende Gewebe geleitet werden. Wir finden daher bei solchen Formen stärkere Gefässbündel mit gut entwickelten Tracheiden vor. Die Aufnahme der Stoffe aus dem Boden erfolgt durch die Adventivwurzeln und wo diese fehlen in erster Linie durch die Haarwurzeln des auf oder in dem Substrat hinkriechenden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0452-4

Sprosses. Es ist leicht zu ersehen, weshalb es keine radiär gebauten *Hymenophyllaceen* ohne Wurzeln giebt. Der gedrungene Stamm erhebt sich vom Substrat, könnte also auch bei reichlichster Bekleidung mit Haarwurzeln nicht die Aufnahme von anorganischen Substanzen aus dem Boden vermitteln.

d. Belichtung und Durchlüftung.

Der Belichtung sind die im Urwalde unter dem dichten undurchdringlichen Laubdache wachsenden *Hymenophyllaceen* nur in schwachem Grade ausgesetzt. In den meist einschichtigen Blättern ist das Chlorophyll direct dem diffusen Licht des Waldesschattens zugänglich. Die Chlorophyllkörner sind meistens gross und soweit es nach der Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials geschlossen werden kann, den Aussenwänden angelagert. Diese Wände sind gewöhnlich etwas uhrglasartig nach aussen gewölbt. Oft erreicht die Vorwölbung eine beträchtliche Höhe. Bei mehreren Arten, *Trichomanes auriculatum*, *Hymenophyllum Karstenianum*, *speciosum*, *plumosum* und *Malingii* constatirt Mettenius eine papillenförmige Ausstülpung der äusseren Wände des Blattparenchyms, welche über die Seitenwände der Zellen ebenso hoch oder höher hinaufragt als die Höhe dieser Wände beträgt. Es kommt so eine starke Flächenvergrösserung in den Zellen zustande, welche die Ausbildung möglichst vieler Chlorophyllkörner in den Zellen gestattet. *Hymenophyllum Malingii* ist eine sehr eigenthümliche Form. Dieselbe bildet gar keine Blattfläche aus. Die Assimilation ist einfach auf die parenchymatischen Zellen beschränkt, welche die fiederförmig verzweigten Blattnerven überkleiden. Jede dieser Zellen ist zu einer langen cylindrischen Papille ausgewachsen (Fig. 25), deren Wand dicht mit Chlorophyllkörnern belegt ist. Die Papillen auf der stärker beleuchteten Blattoberseite sind etwas länger als diejenigen der Unterseite.

Die Formen, deren Blattfläche aus mehreren Zelllagen besteht, führen das Chlorophyll fast ausschliesslich in den Zellen der äussersten Schichten. Bei *Trichomanes reniformis* enthalten sowohl die Zellen der Blattoberseite als diejenigen der Unterseite die Chlorophyllkörner; ebenso ist es bei *Hymenophyllum dilatatum* und *scabrum*. Die Blätter sind, sei es durch die Länge des Blattstiels, sei es durch die aufrechte Stellung, so gerichtet, dass das Licht beide Seiten derselben treffen kann. *Trichomanes Hildebrandtii* hingegen, dessen Blätter ebenfalls aus mehreren Zellschichten zusammengesetzt sind (Fig. 5), besitzen Chlorophyllkörner nur in der äussersten Zellschicht der Blattoberseite. Dieser Umstand steht mit dem Wuchs der interessanten Form im engsten Zusammenhang. Da in der Litteratur nur spärlich Angaben über *Trichomanes Hildebrandtii* vorhanden zu sein scheinen [1]), — mir ist keine einzige zu Gesicht gekommen, — so will

1) In Just. Jahresbericht ist angegeben A. Braun, Die von J. M. Hildebrandt auf der Comoreninsel Johanna gesammelten Gefässkryptogamen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0453-0

ich diese Form, soweit es das Material erlaubt, hier etwas eingehender beschreiben.

Trichomanes Hildebrandtii Kuhn (Fig. 1) ist im Jahre 1875 von Hildebrandt auf St. Johanna, einer Insel der Comorengruppe gesammelt worden, wo es im schattigen Walde an Baumstämmen bei 600 bis 800 Meter Meereshöhe vorkommt. Durch gütige Mittheilung des Herrn Rektor Rensch in Berlin, welcher seiner Zeit die von Hildebrandt gesammelten Pflanzen vertheilt hat, erfuhr ich, dass unter den damals erbeuteten Exemplaren nur zwei fructificirende vorhanden gewesen sind, von denen das eine in das Berliner Herbarium, das andere in Privatbesitz überging. Das Exemplar des Berliner Herbariums scheint verloren gegangen zu sein, wenigstens wurde mir von dort auf meine Anfrage mitgetheilt, dass *Trichomanes Hildebrandtii* Kuhn nicht vorhanden sei. Das in Privatbesitz befindliche Exemplar war mir nicht zugänglich. Ich bin also bei meiner Beschreibung auf die sterilen Exemplare des Marburger Herbariums angewiesen. Die interessante Art besitzt einen kriechenden Stamm, welcher vom Rücken nach der Bauchseite etwas zusammengedrückt ist, sein Querschnitt ist also nicht kreisförmig, sondern oval. — Abflachung der Achsen kommt auch sonst im Pflanzenreiche häufig vor, z. B. bei den Phyllocladien mancher Stammsucculenten. In derselben Weise wie bei *Trichomanes Hildebrandtii* findet sie sich bei *Pothos celatocaulis* [1]), einer tropischen Aroidee, welche seit einigen Jahren in europäischen Gärten cultivirt wird. Die Pflanze wächst gleich dem *Trichomanes* der Oberfläche eines Baumstammes dicht angeschmiegt. Der Spross wird von den breiten, starren Blättern völlig überdeckt. Interessant ist auch die Abflachung des Stammes bei *Polypodium Schomburghianum*, welches Goebel [2]) in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen erwähnt. Der Stamm ist hier vielmals breiter als dick und flachrinnenförmig der Oberfläche des Baumstammes angeschmiegt. Er schützt die zarten Würzelchen der Unterseite und ist auch wohl imstande, Nährstoffe und Feuchtigkeit festzuhalten. —

Adventivwurzeln fehlen dem *Trichomanes Hildebrandtii*, wenigstens an allen Stücken des Marburger Herbariums. Die Unterseite des Stammes ist dicht mit Haarwurzeln bedeckt. Die Blätter stehen scheinbar in einer Linie auf dem Rücken des Stammes. Dass es sich indes auch hier um eine dorsiventral zweizeilige Beblätterung handelt, deren Zeilen nur sehr genähers sind, schliesse ich aus der Stellung der Seitensprosse. Dieselben entspringen je einer neben jedem Blatte abwechselnd rechts und links, so dass sie in zwei gegenüberstehenden Zeilen auf den Flanken des Hauptsprosses stehen. Die Blätter sind ungestielt und schildförmig. Die Nerven verlaufen von der Anheftungsstelle des Blattes aus radial zur Peripherie

1) Flore des serres. 1880. p. 133.
2) a. a. O. p. 228.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0454-6

und gabeln sich wiederholt. Auf der Unterseite der Nerven stehen zahlreiche Haarwurzeln (Fig. 5). Die Blätter sind der Rinde des von der Pflanze bewohnten Baumes dicht angeschmiegt. Sie sind in der Jugend völlig kreisrund, ihre Anheftungsstelle liegt genau in der Mitte der Fläche. Sobald sie mit den benachbarten Blättern in Berührung kommen, treten Unregelmässigkeiten ein, die für uns ein besonderes Interesse haben. Ueberall nämlich, wo ein Blatt von einem andern überdeckt wird, stellt es bald das Wachsthum ein, auch das überdeckende Blatt wird an der betreffenden Stelle in der Weiterentwicklung gehemmt. An den Stellen, wo der Blattrand nicht mit den Nachbarblättern zusammentrifft, wächst er gleichmässig aus, so dass statt der Kreisform eine unregelmässig lappige Gestalt des Blattes zustande kommt. Wir haben hier offenbar einen Fall vor uns, in welchem die Form eines pflanzlichen Organes durch äussere Umstände direct beeinflusst wird, und dieser Einfluss lässt sich hier ziemlich leicht übersehen. Die von einem andern Blatt überdeckten Theile des Blattrandes sind ungenügend beleuchtet, so dass in ihren Zellen die Production von Baustoffen beeinträchtigt wird. An dem überdeckenden Blatte aber ist die betreffende Stelle gleichfalls nicht imstande, ihr Wachsthum weiter zu führen, weil sie durch das überdeckte Blatt von dem Substrat abgeschnitten ist. Das obere Blatt bildet an der Berührungsstelle gar keine Haarwurzeln auf seinen Nerven aus. Von den Blättern, welche mir vorlagen, mass das grösste in der Richtung quer zum Spross über 9 cm, während seine Ausdehnung in der Richtung des Stammes beiderseits durch die Nachbarblätter sehr beeinträchtigt war.

Hinsichtlich des anatomischen Baues von *Trichomanes Hildebrandtii* ist schon bei anderer Gelegenheit erwähnt worden, dass das Bündel des Stammes collateral ist. Die Blattnerven sind sehr einfach gebaut, sie zeigen auf dem Querschnitt oft nur eine Tracheide. Ein Beleg von Sclerenchym ist nur auf der Oberseite vorhanden (Fig. 5). Da die Blätter mit ihrer Unterseite dem Substrate angeschmiegt sind, so ist eine mechanische Schutzvorrichtung für das Bündel oder zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit des Blattes an dieser Seite nicht erforderlich. Eine Zahl der letzten Gabelzweige der Nervatur besteht bei den Exemplaren des Marburger Herbariums aus Scheinnerven. Da nirgends Sori vorhanden, die Blätter also wohl auch noch nicht ausgewachsen sind, so wäre denkbar, dass die Ausbildung eines Bündels noch nachträglich auch in diesen Gabelästen auftreten könnte. Indes ist das nach Form und Grösse der unter den Sclerenchymsträngen der Scheinnerven liegenden Zellen nicht anzunehmen. Ich habe daher kein Bedenken getragen, das *Trichomanes Hildebrandtii* als zur Gruppe der *Hemiphlebien* gehörig zu bezeichnen, mit dessen Mitgliedern es auch sonst einige Uebereinstimmung zeigt. Erwähnenswerth ist noch das Vorkommen der Stegmata bei dem *Trichomanes Hildebrandtii.* Dieselben liegen sowohl oberhalb der Bündel als

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0455-2

Deckzellen der Sclerenchymstränge, als auch an der Blattunterseite, wo kein Sclerenchym vorhanden ist. Deckzellen kommen unabhängig vom Sclerenchym auch sonst noch bei den *Hymenophyllaceen* vor, z. B. bei *Trichomanes elegans*, *Trichomanes diversifrons*, wo Reihen von Deckzellen in dem Blattparenchym als Scheinnerven auftreten.

Kohl nimmt an, dass die Function der Deckzellen in der Regulirung des Wasserverkehrs zwischen den Bastzellen und den Intercellularräumen bestehe. Da bei den *Hymenophyllaceen* meistens keine Intercellularräume, bisweilen auch nicht einmal Sclerenchymzellen in der Nähe der Stegmata liegen, so kann die von Kohl ausgesprochene Ansicht hier keine Geltung haben.

Trichomanes Hildebrandtii gehört zu den epiphytischen Formen. Die epiphytische Lebensweise, welche bei den *Hymenophyllaceen* ausserordentlich häufig gefunden wird, ist für die Pflanzen hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse des Urwaldes offenbar von Vortheil. Die Pflanzen werden durch dieselbe der Lichtquelle näher gerückt und können ihre assimilirenden Flächen besser dem Lichte darbieten. Die flach schildförmige Ausbildung der Blätter muss dabei für *Trichomanes Hildebrandtii* von besonderem Vortheil sein.

Es ist mir zweifelhaft, ob nicht in der Litteratur bisweilen *Trichomanes Hildebrandtii* mit *Tr. peltatum* verwechselt worden ist, oder ob nicht gar eine dritte nahestehende Species existirt. So findet sich z. B. bei Moseley[1]) in seinem Bericht über die Flora der Admiralitätsinseln folgende Stelle: »On one of these treetrunks I found also a very curious fern, *Trichomanes peltatum*. The fronds of the fern are orbicular in form and adhere in rows (as connected by the slender rhizome) to the bark. They are pressed absolutely flat against the bark, so as to look like an adhering crust, and have all the appearance of a Riccia or some such form, for which, indeed, I took them when I gathered the specimens by cutting off flakes of the bark. Diese Schilderung passt viel besser zu *Trichomanes Hildebrandtii* als zu dem kleinen zierlichen *Trichomanes peltatum*, dessen Blätter, wenn schildförmig, meist etwas trichterartig sind, so dass krause Räschen entstehen, für welche ich die Bezeichnung pressed absolutely flat against the bark ebenso ungeeignet finde als den Vergleich mit einer Riccia. Die Entwickelung der schildförmigen Blätter bei *Trichomanes Hildebrandtii* habe ich nicht verfolgen können, bei *Trichomanes peltatum* verläuft dieselbe ähnlich wie sie für die Blätter höherer Pflanzen von Goebel[2]) geschildert worden ist. Uebrigens sind bei dieser Species nicht alle Blätter schildförmig ausgebildet und bei den schildförmigen liegt die Anheftungsstelle des sehr kurzen Blattstiels sehr häufig dem Rande der

1) Challenger Expedition. Linn. Journ. — Botany, Vol. XV p. 79.
2) Entwicklungsgeschichte p. 234.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0456-7

Blattfläche mehr oder weniger genähert. Die Ansicht Fourniers[1]), dass die nicht schildförmigen Blätter von *Trichomanes peltatum* Jugendstadien seien, ist schon von Luerssen[2]) richtig gestellt worden. Ich sah ganz nahe hinter dem Stammscheitel junge Blätter schildförmig ausgebildet, während weiter rückwärts marginal befestigte Blätter mit schidförmigen gemischt standen. Die Ausbildung der einzelnen seitlichen Organe ist überhaupt bei *Trichomanes peltatum* eine sehr ungleichmässige. Ein Sprossstück, welches ich untersuchte (Fig. 26), besass an der Hauptachse sechs Blätter. Das älteste (Bl. 1) war fast ausgewachsen, von stattlicher Grösse und schildförmig. Die Befestigungsstelle des Stieles war dem vorderen Rande sehr genähert. Neben dem Blatt entsprang ein kurzer Seitenspross, der nahe an der Spitze ein noch unentwickeltes Blatt trug. Das nächstjüngere Blatt des Hauptsprosses (Bl. 2) war ganz in der Ausbildung zurückgeblieben und kaum noch als Höckerchen mit keilförmiger Scheitelzelle zu erkennen. Neben dem Höckerchen entsprang ein Seitenspross mit zwei Blättern, von denen das jüngere schildförmige und central befestigte das ältere an Grösse vielmal übertraf. Das dritte Blatt (Bl. 3) des Hauptsprosses war sehr kurz gestielt und besass eine schildförmige Lamina, deren Durchmesser einen halben Millimeter noch nicht erreichte. Ein Seitenspross war hier wie bei den folgenden Blättern noch nicht entwickelt. Das nächste Blatt (Bl. 4) hatte die verhältnissmässig stattliche Grösse von fast $^1/_2$ cm. Darauf folgte wieder ein höckerförmiges Rudiment (Bl. 5) und endlich als jüngstes Blatt (Bl. 6) eine Anlage mit $1^1/_2$ mm langem Stiel und noch schwach entwickelter, schief schildförmiger Lamina. Auch in der Maximalgrösse der Blätter scheint *Trichomanes peltatum*, vorausgesetzt dass nicht verschiedene Species vorliegen, sehr zu variiren. Baker[3]) giebt an, dass die Blätter $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Zoll Durchmesser haben. Die Specimina, welche ich gesehen habe, besassen fertile, also ausgewachsene Blätter, deren grösste Ausdehnung höchstens 1 cm betrug, d. i. noch nicht einen halben Zoll, und Luerssen[4]) erwähnt einen ganzen Rasen von *Trichomanes peltatum*, welcher nur $1^1/_2$ cm mass.

Das Blatt von *Trichomanes peltatum* ist zart und durchscheinend, eine Eigenschaft, welche sehr vielen Blättern bei den *Hymenophyllaceen* zukommt, und welche für bie Durchleuchtung des Blattes sicher von hoher Bedeutung ist. Die durchscheinenden Blätter sind ein Merkmal, welches die *Hymenophyllaceen* mit manchen echten Wasserpflanzen gemeinschaftlich besitzen, z. B. *Elodea* und *Potamogeton*. Da die Oberfläche des Wassers einen grossen Theil der auffallenden Lichtstrahlen reflectirt, so erhalten die submersen Pflanzen nur ein abgeschwächtes Licht, ihre

1) Filices Novae-Caledoniae. An. sci. nat. 5 série XVIII. p. 253.
2) Bot. Centralbl. XI p. 28.
3) Linn. Soc. Journ. bot. Vol. IX.
4) a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0457-3

Belichtungsverhältnisse sind also im Allgemeinen denen der *Hymenophyllaceen* im Urwalde ähnlich. H. Schenk[1]) nimmt sogar an, dass auch den Wasserpflanzen nur diffuses Licht zur Verfügung steht. Diese Ansicht ist indes wohl nur zutreffend für stark verunreinigtes Wasser, wie es etwa in einem Sumpfe vorkommt, oder für Tümpel, deren Oberfläche dicht mit Lemna und anderen Schwimmpflanzen bedeckt ist. Im klaren Wasser werfen die Gegenstände bei Sonnenschein einen scharfen Schatten. Eine weitere Aehnlichkeit im Bau der *Hymenophyllaceen* und der Wasserpflanzen ist die sehr häufig auftretende, weitgehende Zertheilung der Blattfläche in zarte Zipfel. Durch dieselbe wird die Gesammtaussenfläche der Blattzellen wesentlich vergrössert. Diese Einrichtung hat bei den *Hymenophyllaceen* für die Assimilation eine ähnliche Bedeutung, wie das papillenartige Auswachsen der Blattzellen, welches oben erwähnt worden ist.

Haben wir im Vorstehenden hin und wieder auf die Uebereinstimmung in der Structur der *Hymenophyllaceen* und der echten Wasserpflanzen hinweisen können, so dürfen wir jetzt nicht vergessen, auf einen scharfen Unterschied zwischen denselben aufmerksam zu machen. Die submersen Gewächse sind von der directen Berührung mit der atmosphärischen Luft abgeschnitten, wir finden daher bei ihnen besondere Einrichtungen, welche zu diesem Umstande in Beziehung stehen. Dahin gehört als gewöhnlichster Fall die Ausbildung weiter Intercellularräume. Die in der Luft wachsenden *Hymenophyllaceen* besitzen dagegen nur sehr enge oder zum Theil überhaupt keine Intercellularräume, auch in mehrschichtigen Blättern schliessen die Zellen überall lückenlos zusammen. Wo in dickeren Sprossen und Wurzeln enge Intercellularen vorhanden sind, da treten dieselben doch nicht mit der atmosphärischen Luft durch Spaltöffnungen oder Lenticellen in Verbindung, sie bilden also offenbar kein Durchlüftungssystem. Anders ist das bei dem den *Hymenophyllaceen* nahe stehenden *Loxsoma*. Dasselbe besitzt in seinen Blättern Spaltöffnungen und ein zusammenhängendes System von Zwischenzellräumen. Das Material, welches ich von *Loxsoma* besass, konnte ich nicht verwenden, um die eigenartigen Bauverhältnisse dieser in mancher Hinsicht interessanten Form zu studiren; ich muss diese Aufgabe verschieben, bis sich eine günstigere Gelegenheit bietet.

e. Wasserversorgung.

Die Verhältnisse der Wasserversorgung sind im Urwalde im Allgemeinen sehr günstig. Durch das wechselnde Spiel der meteorologischen Erscheinungen wird allnächtlich eine gründliche Durchfeuchtung des ganzen Waldes herbeigeführt. Die dem Waldboden durch den herabtropfenden Nachtthau zugeführte Nässe reicht für den Bedarf der im

1) Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0458-9

Boden wurzelnden Pflanzen aus. Bei den Epiphyten, welche durch ihre Lebensweise von dem Waldboden abgeschnitten sind, finden wir Einrichtungen, welche in anderer Weise eine hinreichende Wasserversorgung vermitteln. Goebel hat in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen für eine ganze Reihe von epiphytischen Gewächsen aus den verschiedensten Familien solche Einrichtungen beschrieben. Wir werden sehen, dass deren ähnliche auch bei den epiphytischen *Hymenophyllaceen* vorhanden sind. Es handelt sich dabei in der Mehrzahl der Fälle darum, dass das Wasser des Thaues oder Regens von den Pflanzen durch irgendwelche besondere Baueinrichtungen aufgesammelt und festgehalten wird.

Die einfachsten Vorrichtungen dieser Art finden wir in der Haarbekleidung der Organe. Schon der dichte Filz von Haarwurzeln, welcher bei den Arten ohne Adventivwurzeln und auch bei vielen bewurzelten Formen den Spross und die Blattstiele überzieht, ist im Stande eine ziemliche Menge Wassers festzuhalten (Fig. 2 u. 21). Ich fand in dem Haarwurzelfilz bei *Tr. Krausii, punctatum, muscoides* und vielen andern häufig eine ganze Flora von Diatomeen und Süsswasseralgen angesiedelt, ein Beweis, dass in demselben während des Lebens der Pflanze dauernd Wasser vorhanden gewesen sein muss. Auch die Gruppen von stark verdickten Dornhaaren, mit welchen, wie früher geschildert wurde, der Blattrand bei einer Anzahl von *Hemiphlebien* besetzt ist, werden gemäss ihrem Bau und ihrer Anordnung als Wasserfangeinrichtung dienen, welche besonders dem jungen Blatte wesentliche Vortheile gewährt (Fig. 18). Am letzteren sind die Haargruppen einander so nahe gerückt, dass sie seitlich übereinander greifen und so ein festes maschiges Gitterwerk dicht über der Blattfläche bilden, zwischen welchen eine hinreichende Wassermenge fest gehalten werden kann. Die Schuppen am Blattrande von *Trichomanes membranaceum* schliessen zwischen ihren Windungen schmale Spalten ein, in denen der Blattrand liegt (Fig. 24). Er wird dadurch nicht nur gegen mechanische Angriffe geschützt, sondern auch mit Wasser versorgt. Bei der Benetzung wird nämlich das Wasser capillar in die schmalen Spalten hineingezogen und vor Verdunstung geschützt lange festgehalten werden, so dass die Zellen des Blattrandes immer von Feuchtigkeit umhüllt sind.

Eine dichte Bekleidung mit sternförmigen Haaren finden wir auf den Blättern sehr vieler *Hymenophyllen* vor. Als Beispiele seien *Hymenophyllum Sieberi, speciosum, Raddianum, hirsutum* genannt. Bei anderen Arten sind diese Haarbildungen auf den Blattrand und die Nerven beschränkt, z. B. bei *Hymenophyllum Lyallii, ciliatum, subtilissimum.* Die Strahlzellen der Sternhaare sind parallel zur Blattfläche an einer Stielzelle befestigt und bilden dicht gestellt, indem sie seitlich über einander greifen, einen filzigen Ueberzug, unter welchem das die Blätter benetzende Wasser gesammelt und wenn nicht am Verdunsten, so doch am Abtropfen verhindert wird. In manchen Fällen kommen die Sternhaare in Verbindung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0459-7

mit andern Wasserfangeinrichtungen vor. Ich führe als Beispiel *Hymenophyllum Malingii* an. Wir haben früher gesehen, dass die Parenchymzellen dieser Art lang papillenförmig auswachsen. Die schmalen Spalten zwischen den einzelnen Papillen saugen, da die Oberfläche im lebenden Zustande jedenfalls leicht benetzbar ist, Wasser an und halten dasselbe vermöge der Capillarität fest. Die Sternhaare sind nun so gestellt, dass ihre Strahlen gerade dicht oberhalb der Papillenkuppen ausgebreitet sind (Fig. 25). Offenbar wird dadurch die Fähigkeit des Blattes, Wasser längere Zeit festzuhalten, noch vermehrt. Aehnliche Verhältnisse finden sich, wenn auch nicht so characteristisch ausgeprägt, ferner bei *Hymenophyllum speciosum* und *Karstenianum*. Bei *Hymenophyllum Fusugasugense* und einigen verwandten Formen kommen mit den Sternhaaren zugleich Lamellen auf den Blättern vor, deren Vorhandensein mir gleichfalls mit der Wasserversorgung zusammenzuhängen scheint. Die Lamellen sind flügelartige Auswüchse des die Blattnerven bedeckenden Gewebes, welche in der Textur dem Blattparenchym gleichen. Hinsichtlich der Zahl und Stellung der Lamellen kommen einige Verschiedenheiten vor. Karsten[1]) unterscheidet danach die ihm bekannten hierher gehörenden Formen in folgender Weise:

A. *Segmentis liberis.*

H(ymenophyllum) Fusugasugense Krst. parenchymate laevi, nervis utrinque alatis.

H. tomentosum Knz. parenchymate laevi, nervis supra alatis.

H. plumosum Klf. parenchymate papilloso.

B. *Segmentis adnatis.*

H. lobato-alatum Kl. nervis subtus alatis.

H. pyramidatum Desv. foliis lineari-lanceolatis, nervis utrinque alatis.

H. sericeum Sw. foliis elongato-oblongis, basi angustatis, nervis utrinque alatis, indusiis longissime ciliatis.

H. Cubense Sturm, foliis elongata-oblongis, basi angustatis, nervis utrinque alatis, indusiis breviter ciliatis.

Ausser den in dieser Tabelle genannten Arten sind mir noch zwei bekannt geworden, bei denen sich eine Lamellenbildung findet: *Hymenophyllum dipteroneurum* A. Braun und *Trichomanes Martiusii*, welch letzteres in den Herbarien manchmal mit *Trichomanes crispum* L. verwechselt wird. Alle diese Formen, — wohl auch *Hymenophyllum dipteroneurum*, dessen Standort unbekannt ist —, haben in ihrer Lebensweise das Gemeinsame, dass sie lange, schmale, gefiederte Blätter ausbilden, welche von Felsen oder Baumästen herabhängen. Das von oben an dem Blattstiel herabrieselnde Wasser wird nun zwischen den Lamellen aufgefangen werden und sich in den von ihnen gebildeten schmalen Rinnen

1) Flora Columbiae t. II. p. 108. Vergl. auch Sturm in Bot. Zeitg. 1859 p. 297.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0460-8

längs der Nerven des Blattes vertheilen. Die Spalten zwischen den Lamellen sind wenigstens in der Tiefe so schmal, dass sie capillar wirken müssen. Bei *Hymenophyllum dipteroneurum* schien es mir, als ob die Lamellen sich je nach der Menge des aufgefangenen Wassers an einander legen oder von einender entfernen können. Um diese Erscheinung sicher constatiren zu können, müsste man lebendes Material besitzen. Uebrigens bedeutet die Lamellenbildung zugleich auch eine Vermehrung des assimilirenden Gewebes; als solche werden wohl lediglich die lokalen, hautartigen Auswüchse der Blattfläche aufzufassen sein, welche entfernt von den Nerven, z. B. bei *Hymenophyllum cristatum, Jamesonii* u. a. m. auftreten. Die Lamellen finden sich gut entwickelt meist nur an älteren Blättern oder doch an den älteren Theilen der Blätter. Die jungen noch im Wachsthum begriffenen Blatttheile sind stark eingerollt und dicht mit Haaren überkleidet. Die Haare entwickeln sich sehr früh; da sie auf den jugendlichen Partien der Blätter noch dicht zusammengedrängt stehen, so sind sie wohl geeignet, diesen Theilen einen ausreichenden Wasservorrath zu sichern. Ueberhaupt kann man an den Blattanlagen der *Hymenophyllaceen* ganz allgemein constatiren, dass die Haarbildungen sehr früh auftreten und sich schnell entwickeln. Gewöhnlich findet man die Blattprimordien in einen dichten pinselförmigen Schopf langer Haare versteckt, so dass eine stete Benetzung des jungen Organes dadurch völlig gesichert erscheint (Fig. 17).

Nicht immer spielen Haargebilde bei der Wasserspeicherung der *Hymenophyllaceen* eine Rolle. Die Blätter von *Trichomanes Hildebrandtii* sind der Rinde eines Baumes flach angepresst. Die Blattnerven springen auf der Unterseite etwas vor, so dass der Umriss des Blattquerschnittes an der Unterseite bogenförmig ausgeschweift ist (Fig. 5). Das Parenchym zwischen den einzelnen Nervensträngen liegt der Baumrinde also nicht unmittelbar an; es sind kleine flache Längsspalten zwischen der Rinde und dem Blatt vorhanden, in denen das eingedrungene Thau- oder Regenwasser capillar festgehalten wird. Bei dieser Form tritt vielleicht noch eine andere wasserspeichernde Einrichtung in Function. Wir haben gesehen, dass das Chlorophyll nur in der oberen Zelllage des mehrschichtigen Blattes enthalten ist. Die nach unten hin gelegenen Schichten bestehen aus weiten Zellen mit geringem Plasmainhalt, deren Wände von Tüpfelkanälen durchbrochen sind. Es ist wohl möglich, dass diese Zellen Wasser und Nährstoffe aufspeichern, und dass bei eintretender Trockenheit die assimilirenden Zellen eine Zeit lang von hier aus versorgt werden können. Bei *Trichomanes reniforme* und bei *Hymenophyllum dilatatum* und *scabrum* sind zwischen den chlorophyllhaltigen Zellschichten der Ober- und Unterseite des Blattes ebenfalls solche grosslumigen Zellen vorhanden, welche den Eindruck eines Wassergewebes machen. Wir hätten also hier eine Speicherung der Feuchtigkeit im Innern des Blattes. Bei vielen *Hymeno-*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0461-4

phyllaceen, z. B. *Trichomanes lucens, apiifolium, cellulosum, longisetum trichoideum, Pluma; Hymenophyllum crispatum, Zollingeri* u. a. m. finden wir die Blattfläche in feine Zipfel zertheilt. Auch diese Einrichtung kann zum Wasserfang dienen. Sieht man ein durch den Sprühregen eines Springbrunnens feucht erhaltenes Cultur-Exemplar von *Trichomanes radicans* darauf hin an, so findet sich, dass zwischen den übereinander greifenden Zipfeln des Blattes Wassertropfen festgehalten werden, welche auch nicht verschwinden, wenn der benetzende Sprühregen zeitweilig unterbrochen wird. Ein besonders deutliches Beispiel für die wassersammelnde Function zerschlitzter Blätter bietet *Trichomanes sibthorpioides* Bory dar. Bei einem aufgeweichten Exemplar ist die vielzerschlitzte Blattfläche, welche ausgebreitet nierenförmigen Umriss hat, tutenförmig aufgerollt, wobei die einzelnen Zipfel seitlich etwas übereinander geschoben sind (Fig. 19). In der Trockenheit dagegen sind alle Zipfel des Blattes zu einem dichten Pinsel zusammen gedrängt (Fig. 20). Das Spiel dieser Wasserfangvorrichtung wird bei der lebenden Pflanze etwa folgenderweise verlaufen. Wird das eintrocknende, pinselförmig zusammengedrängte Blatt durch Thau oder Regen benetzt, so saugt es das Wasser in die Hohlräume zwischen den Zipfeln ein. Es dehnt sich allmählich aus, bis es die tutenförmige Gestalt wieder erlangt hat. Schwindet das Wasser durch Verbrauch und Verdunstung, so rücken die Blattzipfel allmählich wieder zusammen und halten die Feuchtigkeit bis zum letzten Rest eng umschlossen, indem die Transpiration durch die Oberflächenverringerung auf ein Minimum herabgesetzt wird.

Die Eigenthümlichkeit zwischen den feinzertheilten Blattzipfeln Wasser zu speichern, ist nicht auf die *Hymenophyllaceen* beschränkt. Goebel[1]) erwähnt in seiner Arbeit über epiphytische Farne und Muscineen ein Lebermoos *Trichocolea*. Bei demselben ist das Stämmchen von einem durch die Blattzipfel gebildeten System capillarer Hohlräume umgeben. Unter den Farnen können ausserdem als hierher gehörig einige *Todea*-arten genannt werden. *Todea superba* z. B. besitzt im Grossen und Ganzen denselben anatomischen Blattbau, wie etwa *Hymenophyllum dilatatum*. Es sind nur wenige Zellschichten vorhanden, Spaltöffnungen fehlen. Die Zartheit der Zellaussenwände, sowie der Umstand, dass die Pflanze nur im feuchten Raum und bei steter Benetzung gedeiht, machen es wahrscheinlich, dass hier ebenfalls das Wasser direct von den Zellen der Blätter aufgenommen wird. Die Blattfläche ist vielfach zertheilt und kraus. Die Wirksamkeit dieser Einrichtung für die Wasserspeicherung ist so bedeutend, dass jedes Blatt etwa sein eigenes Gewicht an Wasser äusserlich festzuhalten vermag.

Bei einer Anzahl stattlicher *Hymenophyllen* mit zertheilten Blättern ist das Blattparenchym stark gekräuselt, so dass zwischen den umgefalteten

1) Morphol. u. biologische Studien I. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. Vol. VII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0462-0

Randpartien und der mittleren Blattfläche schmale Hohlräume gebildet werden, in denen in Folge der Capillarität Feuchtigkeit festgehalten wird (Fig. 15). Beispiele für diese Erscheinung bieten ausser anderen *Hymenophyllum amoenum*, *flexuosum*, *fimbriatum*, *undulatum*, *imbricatum*, *crispum*, *quadrifidum*. Im jugendlichen Zustande der Blätter entstehen bei diesen Formen durch die Kräuselung der Blattfläche an der eingerollten Spitze eine Anzahl von Falten und Oehrchen, welche oftmals, z. B. bei *Hymenophyllum dichotomum* (Fig. 16), mit den Wassersäcken einiger Lebermoose der Form nach grosse Aehnlichkeit haben.

Die formenreiche Familie der *Hymenophyllaceen* bietet gewiss noch viele interessante biologische Erscheinungen dar, deren Erkennung und Untersuchung das Material nicht zuliess. Vielleicht erlaubt mir ein Besuch in der Heimat der *Hymenophyllaceen* früher oder später, manche in den vorstehenden Blättern ausgesprochene Vermuthung zu bestätigen oder zu berichtigen, auf manche offen gebliebene Frage die richtige Antwort zu finden.

Schluss.

Die *Hymenophyllaceen* sind von älteren Systematikern wohl als eine den Uebergang von den Moosen zu den Farnen vermittelnde Familie angesehen worden. Van den Bosch trennt sie als *Bryopterides* ganz von den eigentlichen Farnen ab. Presl erkennt zwar an, dass dieselben in ihrem Bau mit den echten Farnen die grösste Analogie zeigen, indes kommt auch er zu dem Schluss, dass sie wegen ihrer morphologischen und anatomischen Eigenthümlichkeiten »von den *Filicaceen* ziemlich weit entfernt sind, und als ein Verbindungsglied mit den Moosen und Lebermoosen angesehen werden müssen«. Mettenius räumt, wie vor ihm schon Linné, Swartz und Wildenow den *Hymenophyllaceen* die niedrigste Stufe unter den Farnen ein [1]). Auch Prantl vertritt die gleiche Anschauung. Er hält die *Hymenophyllaceen* für diejenige Entwickelungsreihe, »welche unter den vom Urtypus der Farne ausstrahlenden Reihen den verhältnissmässig niedrigsten Höhepunkt der Entwickelung erreicht hat«. Sehen wir uns nun einmal die *Hymenophyllaceen* daraufhin an, was uns berechtigen könnte, dieselben als dem Urtypus der Farnreihe wesentlich näherstehend zu betrachten als die übrigen Familien der Farne.

Ich habe schon früher Gelegenheit genommen zu betonen, dass die *Hymenophyllaceen* überall, auch in ihren einfachsten Formen, den Character typischer Gefässpflanzen zeigen. Dieser Character spricht sich selbstverständlich nicht allein in dem Vorhandensein von Gefässbündeln aus, sondern auch der morphologische Aufbau zeigt in allen wesentlichen Punkten die-

1) Aehnlich verfährt Trevisan, welcher die Hymenophyllaceen als *Bryofilicales* ans Ende der Farnreihe stellt. Bull. de la soc. royale de bot. Belgique tom. XVI p. 4.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0463-6

selben Verhältnisse, wie bei den übrigen Gefässpflanzen. Wir finden einen regelmässig beblätterten und verzweigten Spross, hoch entwickelte Blätter mit einer in bestimmter Gesetzmässigkeit vertheilten Nervatur, Sporangien, welche bis auf das rein äusserliche Merkmal der Orientirung des Annulus denen der übrigen Farne gleichen. Einzig könnte das Fehlen der Wurzeln bei gewissen *Tsichomanes*arten als eine Abweichung der morphologischen Ausbildung aufzufassen sein. Wir wissen indes nicht, ob die hierher gehörigen Formen wirklich in jedem Entwickelungsstadium wurzellos sind. Keimpflanzen der als wurzellos bezeichneten Species sind bisher nicht beobachtet worden. Bei den übrigen Arten wird, soweit Beobachtungen vorliegen, bei der Keimung eine Wurzel ausgebildet. Für *Hymenophyllum Tunbridgense* haben Janzewski und Rostafinski das Vorhandensein einer Keimwurzel am Embryo constatirt. Dieselbe geht freilich bald zu Grunde. Goebel giebt an, dass alle von ihm beobachteten Keimlinge von *Hymenophyllaceen* eine Keimwurzel besassen. An einer Keimpflanze von *Trichomanes alatum*, welche ich zu beobachten Gelegenheit fand, war ebenfalls eine deutliche Keimwurzel ausgebildet (Fig. 17). Ich habe Ursache zu der Vermuthung, dass auch diejenigen *Trichomanes*arten, bei welchen normal keine Adventivwurzeln auftreten, eine Keimwurzel entwickeln. Wenn aber auch wirklich gar keine Wurzel angelegt würde, so könnten wir daraus noch keineswegs den Schluss ziehen, dass diese wurzellosen Formen dem Urtypus der Entwickelungsreihe näher stehen. Wir finden den gänzlichen Mangel der Wurzeln z. B. auch in einer hochentwickelten Familie der Samenpflanzen wieder. Wie Goebel[1]) nachgewiesen hat, bilden die *Utricularien* weder bei der Keimung noch in der späteren Entwickelung Wurzeln aus.

Es zeigt sich also, dass uns die Morphologie nicht zu der Folgerung zwingt, dass diese Familie gegenüber den anderen Farnen eine grössere Ursprünglichkeit besitzt. Noch weniger können die anatomischen Eigenthümlichkeiten der Familie einen solchen Schluss bedingen. Die Einfachheit des Blattparenchyms, den Mangel einer Epidermis, theilen die *Hymenophyllaceen* mit einigen Formen aus anderen Familien, z. B. mit *Todea superba* und *pellucida*. Das zarte Blatt von *Selaginella cuspidata* kann insofern zum Vergleiche herangezogen werden, als dasselbe nur in der Nähe der Mittelrippe Spaltöffnungen besitzt, während die dem Rande genäherten Partien in ihrem Baue dem Blattgewebe der *Hymenophyllaceen* sehr ähnlich sind. Die gleichen Verhältnisse finden sich auch bei *Lycopodium linifolium* L., welches wie die *Hymenophyllaceen* epiphytisch in schattigen Wäldern Westindiens lebt. Auch *Adiantum delicatulum* möge hier erwähnt werden. Nach der Abbildung, welche Martius[2]) giebt,

1) Morphologische und biologische Studien. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. IX.

2) Icon. plant. crypt. Bras. p. 103.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0464-2

scheint es, als ob nur bestimmt umgrenzte Blatttheile dieser Pflanze mit einer Spaltöffnungen führenden Epidermis versehen sind, während andere mit ihnen abwechselnde Partien ganz den Bau der *Hymenophyllaceen*-blätter besitzen. Leider fehlte es mir an Material, um das *Adiantum* hinsichtlich des erwähnten Verhältnisses genauer untersuchen zu können. Endlich sei noch darauf hingewiesen, dass auch eine ganze Anzahl von Wasserpflanzen aus höheren Familien, *Potamogeton*, *Elodea* u. a. m. in dem Mangel einer Epidermis im physiologischen Sinne mit den *Hymenophyllaceen* übereinstimmen. Dasselbe ist auch bezüglich der Einfachheit in der Ausbildung der Gefässbündel der Fall.

Man könnte zu der Ansicht gelangen, dass freilich wohl die Einfachheiten im Bau der *Hymenophyllaceen*, der Mangel der Wurzeln bei manchen Formen, das ausnahmslose Fehlen einer Epidermis mit Spaltöffnungen u. a. m. bei höherstehenden Pflanzen Analoga finden; während aber hier solche Structureigenthümlichkeiten vereinzelt als Rückbildungen auftreten, seien dieselben bei den *Hymenophyllaceen* ursprünglich. Mit einiger Phantasie liesse sich dieser Gedanke anschaulich erörtern. Wir finden bei den einfachsten Formen statt der Wurzeln wurzelähnliche Sprosse, welche an ihrer äussersten Spitze von haarähnlichen Paleae überwölbt und in ihrer ganzen Ausdehnung von Haarwurzeln bedeckt sind. Denken wir uns, dass die Entstehung der Paleae durch die fortschreitende Entwickelung aus den Scheitelsegmenten in die Scheitelzelle selbst verlegt werde, so sehen wir aus dem ursprünglichen wurzelähnlichen Spross eine echte Wurzel mit Haube und Wurzelhaaren hervorgehen; der Umstand, dass das Stützblatt der wurzelähnlichen Sprosse bei einigen Formen unterdrückt wird, lässt uns auch vermuthen, wie die an die Blattstellung gebundene, regelmässige Anordnung dieser Gebilde in die von der Blattstellung unabhängige Anordnung der Adventivwurzeln übergegangen sein mag. — Es ist wohl möglich, dass die Umbildung der Sprosse zu Wurzeln im Laufe der phylogenetischen Entwickelung einmal in ähnlicher Weise vor sich gegangen ist. Wurzelähnliche Sprosse finden sich auch bei *Haplomitrium Hookeri*, bei *Sendtnera Sauteriana*, ferner bei *Psilotum* u. a. m. — Innerhalb der Familie der *Hymenophyllaceen* in ihrem gegenwärtigen Bestande haben wir aber diesen Umwandlungsprocess nicht zu suchen. Schon der Umstand, dass von manchen in jeder andern Beziehung verwandtschaftlich sehr nahe stehenden Arten die einen wurzellos, die andern mit typischen Wurzeln versehen sind, lässt die Annahme gewagt erscheinen, dass ein so auffälliger Unterschied in dem Grade der morphologischen Differenzirung vorliegen sollte. Einen strikten Beweis gegen diese Annahme liefert eine von Mettenius mitgetheilte Thatsache. Die Hemiphlebien sind alle ohne Adventivwurzeln, nur bei dem im übrigen von den nächstverwandten Species nicht wesentlich verschiedenen *Trichomanes muscoides* fand Mettenius unter hunderten von untersuchten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0465-7

Exemplaren eine wirkliche Adventivwurzel. Wenn man nicht annehmen will, dass der phylogenetische Uebergang von den wurzellosen zu den bewurzelten Formen sich unvermittelt und sprungweise vollzogen habe, so kann das gelegentliche Auftreten einer echten Wurzel bei dem *Trichomanes muscoides* nur angesehen werden als ein Wiederauftreten einer in früherer Epoche erworbenen Eigenschaft, welche durch den eigenartigen Entwickelungsgang, den die Art eingeschlagen hat, zurückgedrängt worden war. Es folgt daraus, dass *Trichomanes muscoides* und die ihm nahestehenden Hemiphlebien von einer bewurzelten Stammform abzuleiten sind. Insofern es sich hier um das Aufgeben complicirterer Structurverhältnisse und um eine Rückkehr zu einfacherem Bau handelt, können wir diese Formen und mit ihnen alle wurzellosen Arten der Famllie als Rückbildungen auffassen. Für die meisten wurzellosen Formen wird diese Annahme noch durch eine andere Thatsache bestätigt, nämlich durch das Vorkommen der Scheinnerven. Wie in einem früheren Abschnitt gezeigt wurde, existiren zwischen den allereinfachsten Formen der Scheinnerven und den echten Blattnerven alle Uebergänge. Manche in ihrem Basaltheil vollständige Blattnerven gehen nach der Spitze zu allmählich in Scheinnerven über, indem das Gefässbündel nach kurzem Verlaufe aufhört, so dass nur der Sclerenchymbeleg mit seinen Deckzellen und endlich in einigen Fällen gar nur die letzteren allein jederseits von einer Parenchymschicht überkleidet den Nervenstrang fortsetzen. Neben den mit dem Hauptnerven des Blattes in unmittelbarer Berührung stehenden Scheinnerven finden sich solche, die nur durch eine oder wenige Parenchymzellen von dem Verbande mit der Mittelrippe abgeschnitten sind, und so fort alle Uebergänge bis zu den ganz abgesondert im Blattparenchym zerstreuten kurzen Streifen, welche bisweilen nur aus einer einzigen Sclerenchymzelle mit oder ohne Deckzellen gebildet werden. Diese Streifen für in Entstehung begriffene Blattnerven zu erklären, dürfte wohl niemandem in den Sinn kommen schon aus dem einen Grunde nicht, weil sie mit der vorhandenen Nervatur des Blattes nicht im Zusammenhang stehen. Wir haben also hier in der Rückbildung begriffene Organe vor uns, welche bekunden, dass die einfachsten *Hymenophyllaceen* von complicirter gebauten Formen abstammend zur Vereinfachung des morphologischen Baues fortgeschritten sind, was so wohl in der Unterdrückung der Wurzelbildung als in der Vereinfachung der Blattform und der Reduction der Leitbündel zum Ausdruck kommt.

Wie steht es nun mit dem allen *Hymenophyllaceen* eigenthümlichen Mangel der Spaltöffnungen. Dürfen wir vielleicht dieses Merkmal als eine ursprüngliche Eigenschaft ansehen, dürfen wir annehmen, dass die *Hymenophyllaceen* auf einer so niedern Stufe der Entwickelung stehen, dass es bei ihnen überhaupt noch nicht zur Ausbildung einer Epidermis mit Spaltöffnungen gekommen ist. Die Möglichkeit der Annahme, dass

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0466-3

auch die anatomische Einfachheit des Blattbaues durch Rückbildung entstanden sei, ist schon oben durch den Hinweis auf spaltöffnungslose Blüthenpflanzen dargethan worden. Die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, dass *Loxsoma*, dessen nahe Verwandtschaft mit den *Hymenophyllaceen* durch die Anlage der Sori und die Form der Sporangien hinreichend dokumentirt ist, wohlentwickelte Spaltöffnungen besitzt. Wir brauchen uns indes nicht damit aufzuhalten, den bündigen Machweis zu liefern, es genügt für uns, gezeigt zu haben, dass gerade die einfachsten Formen in der Familie, die *Hemiphlebien* und ihre nächsten Verwandten, sicher in einem vom Complicirten zum Einfacheren fortschreitenden Entwickelungsgange sich befinden. Die neueren Bestrebungen, die Anatomie der Systematik dienstbar zu machen, haben überdies gezeigt, wie inconstant anatomische Merkmale sind, und wie wenig dieselben bei der Beurtheilung des phylogenetischen Entwicklungsstadiums und der Stellung einer Pflanze im System ins Gewicht fallen können gegenüber den aus der Morphologie und Entwicklungsgeschichte entnommenen Merkmalen. Die letzteren aber, der regelmässige Aufbau der Sprosse, die Art der Sorusbildung, die Entwickelung und Form der Sporangien, die Sporenbildung und ferner das Vorhandensein einer Wurzelanlage beim Embryo in allen beobachteten Fällen weisen mit Bestimmtheit darauf hin, dass die *Hymenophyllaceen* den *Polypodiaceen* wenigstens ebenso nahe stehen als irgend eine andere Familie der homosporen Leptosporangiaten, und uns in ihrem Bau keinerlei Anhaltspunkte bieten, welche den Gang der Differenzirung von der Moosfrucht zur einfachsten Farnpflanze anzudeuten gestatten. Die rein äusserliche Aehnlichkeit, welche Prantl zwischen dem *Hymenophyllaceen*-Sorus und der *Anthoceros*-Kapsel findet, die entfernte Uebereinstimmung, welche etwa zwischen dem Indusienrande von *Trichomanes hispidulum* und dem Peristom gewisser Laubmoose besteht, dürfte den mitgetheilten Thatsachen gegenüber wohl kaum irgendwelche Bedeutung behalten; jedenfalls trägt sie nicht zur Erklärung des Entwicklungsganges bei.

Wollen wir uns über den Gang der Differenzirung eine Vorstellung machen, so können wir uns dabei nur auf Analogieschlüsse stützen. Die Erfahrungen haben gelehrt, dass die Variation der Arten, aus welcher ja die phylogenetische Fortentwickelung resultirt, aus innern, uns unbekannten Ursachen in bestimmten Richtungen fortschreitet. In der Formenreihe der Algen sehen wir vom Einfachen zum Höherentwickelten fortschreitend auf stielrunde Formen flächenartig verbreiterte folgen. Eine allmählich auftretende regelmässige Gliederung des Thallus leitet hinüber zu der Differenzirung in Achse und seitliche Organe. Ebenso sehen wir bei den Lebermoosen auf die unregelmässig thallosen Formen regelmässigere folgen, welche uns durch die Uebergangsformen der *Blasia*, *Fossombronia*, *Androcryphia*, *Petalophyllum* zu den foliosen Arten führen. Bei den

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0467-9

Laubmoosen finden wir statt des dichotomischen monopodialen Aufbau der Sprosse, zugleich sehen wir auch in dem anatomischen Bau des Sprosses Wandlungen sich vollziehen, welche auf die Entwickelung von Leitbündeln hindeuten. Aehnlich wie in diesen Formenreihen wird auch bei den Farnen der Uebergang von thallöser Urform zu der Höhe der gegenwärtigen Entwickelung sich vollzogen haben. Das ist alles, was wir darüber sagen können. Die Einzelheiten dieser Entwickelung mit mehr oder minder reicher Phantasie zu construiren, kann nicht die Aufgabe der exacten Wissenschaft sein.

Figurenerklärung.

Tafel XIV.

Fig. 1. *Trichomanes Hildebrandtii* Kuhn. Habitusbild in natürl. Grösse.
Fig. 2. *Trichomanes microphyllum* Ghgn. Habitusbild vergrössert.
Fig. 3. » » Stammquerschnitt.
Fig. 3a. » » Zellcomplex vom Rande des Indusium.

Tafel XV.

Fig. 4. *Trichomanes membranaceum* L. Blattquerschnitt.
Fig. 5. *Trichomanes Hildebrandtii* Kuhn. Blattquerschnitt.
Fig. 6. *Trichomanes microphyllum* Ghgn. Drüsenhaar von der Blattunterseite.
Fig. 7. » » Dornhaargruppe am Blattrande.
Fig. 8. *Trichomanes membranaceum* L. Querschnitt des Blattnerven.
Fig. 9. » » Zellcomplex von einer Schuppe des Blattrandes.
Fig. 10. » » Querschnitt einer Zelle der Schuppe.
Fig. 11. *Trichomanes alatum* Sw. Brutknospenbildung an der Spitze eines Prothalliumfadens.
Fig. 12. *Trichomanes holopterum* Kze. Prothallium ohne Geschlechtsorgane.
Fig. 13. *Trichomanes alatum* Sw. Theil eines Blattes, aus dessen Rand ein Prothallium hervorsprosst (Aposporie).

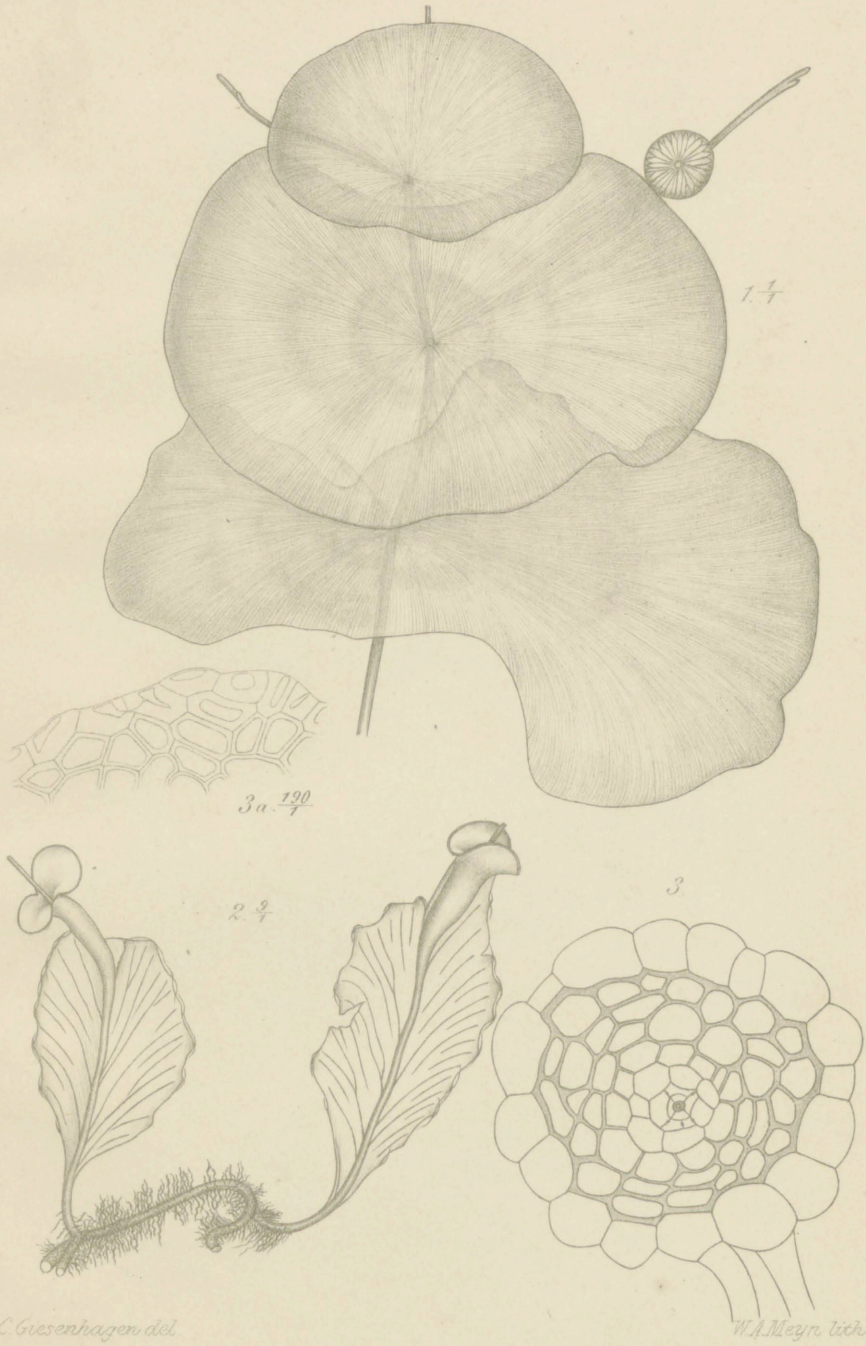
Tafel XVI.

Fig. 14. *Trichomanes peltatum* Bak. Sprossscheitel.
Fig. 15. *Hymenophyllum flexuosum* All. Cunn. Theil des Blattes schwach vergrössert.
Fig. 16. *Trichomanes dichotomum* Kze. Junges Blatt.
Fig. 17. *Trichomanes alatum* Sw. Keimpflanze. Pr = Prothallium, W = Wurzel, Bl = Blatt.
Fig. 18. *Trichomanes punctatum.* Junges Blatt.
Fig. 19. *Trichomanes sibthorpioides* Bory. Befeuchtetes Blatt.
Fig. 20. Dasselbe im trocknen Zustande.

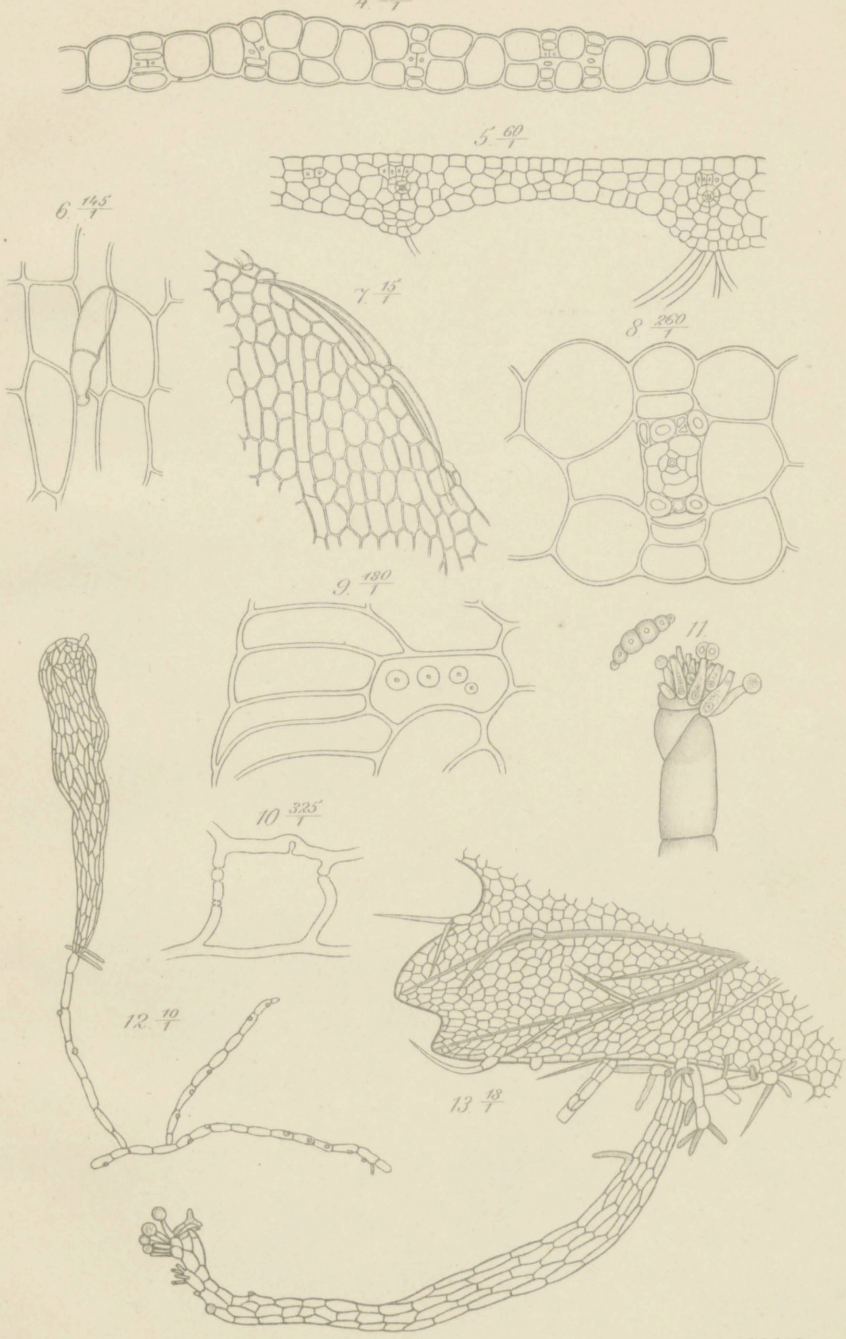
Tafel XVII.

Fig. 21. *Trichomanes Petersii* A. Gray. Bl. 1 und 2 Blätter des Hauptsprosses. Ax. 1 und 2 die zugehörigen Seitensprosse.
Fig. 22. *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. a, b, c jugendliche Entwicklungsstadien des Blattes.
Fig. 23. *Hymenophyllum Smithii.* Blattabschnitt.
Fig. 24. *Trichomanes membranaceum* L. Schuppe vom Blattrande.
Fig. 25. *Hymenophyllum Malingii.* Blattquerschnitt. St. = Sternhaar.
Fig. 26. *Trichomanes peltatum.* Bl. 1—6 Blätter des Hauptsprosses.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0468-5

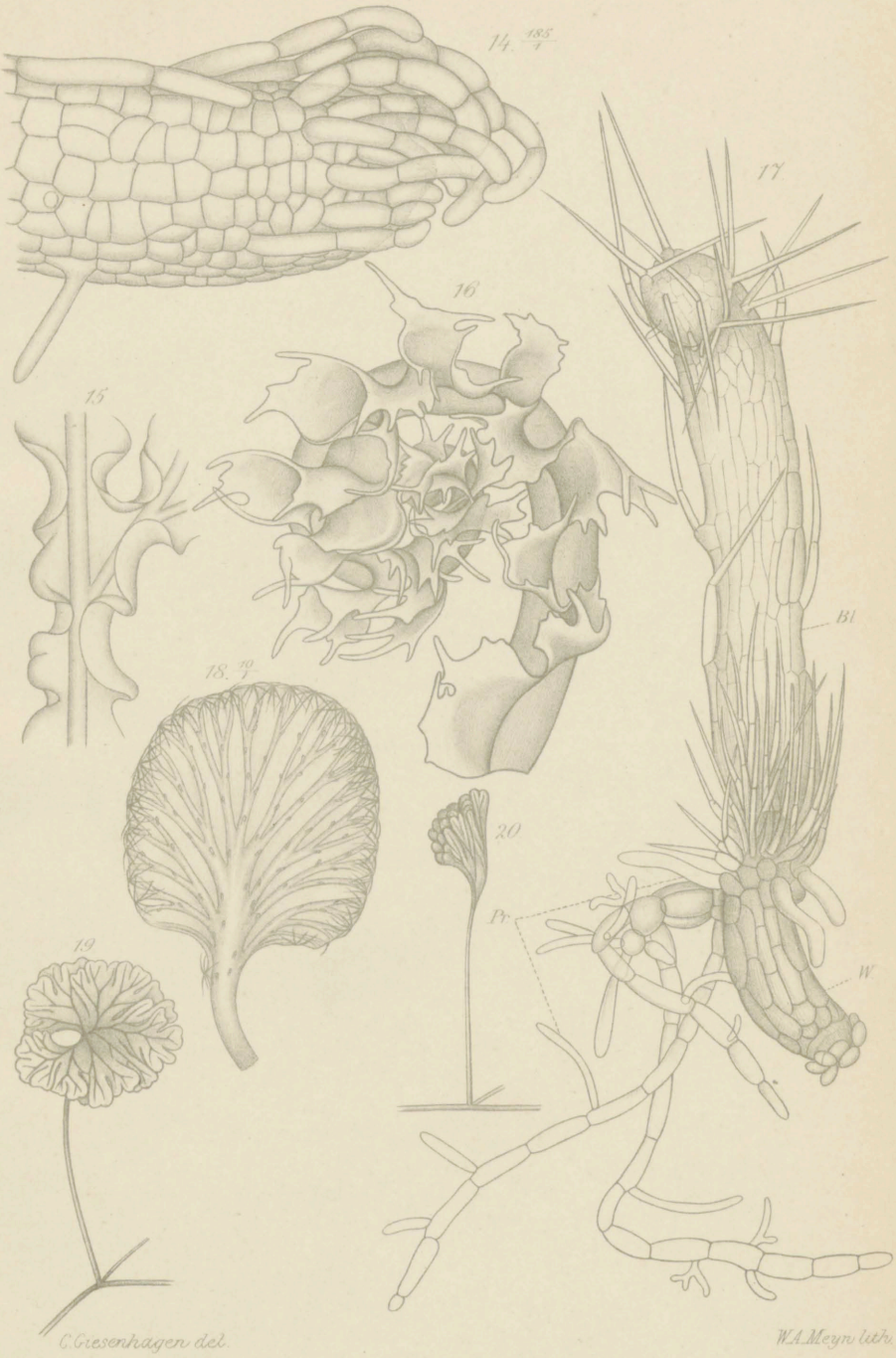


Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0521-7



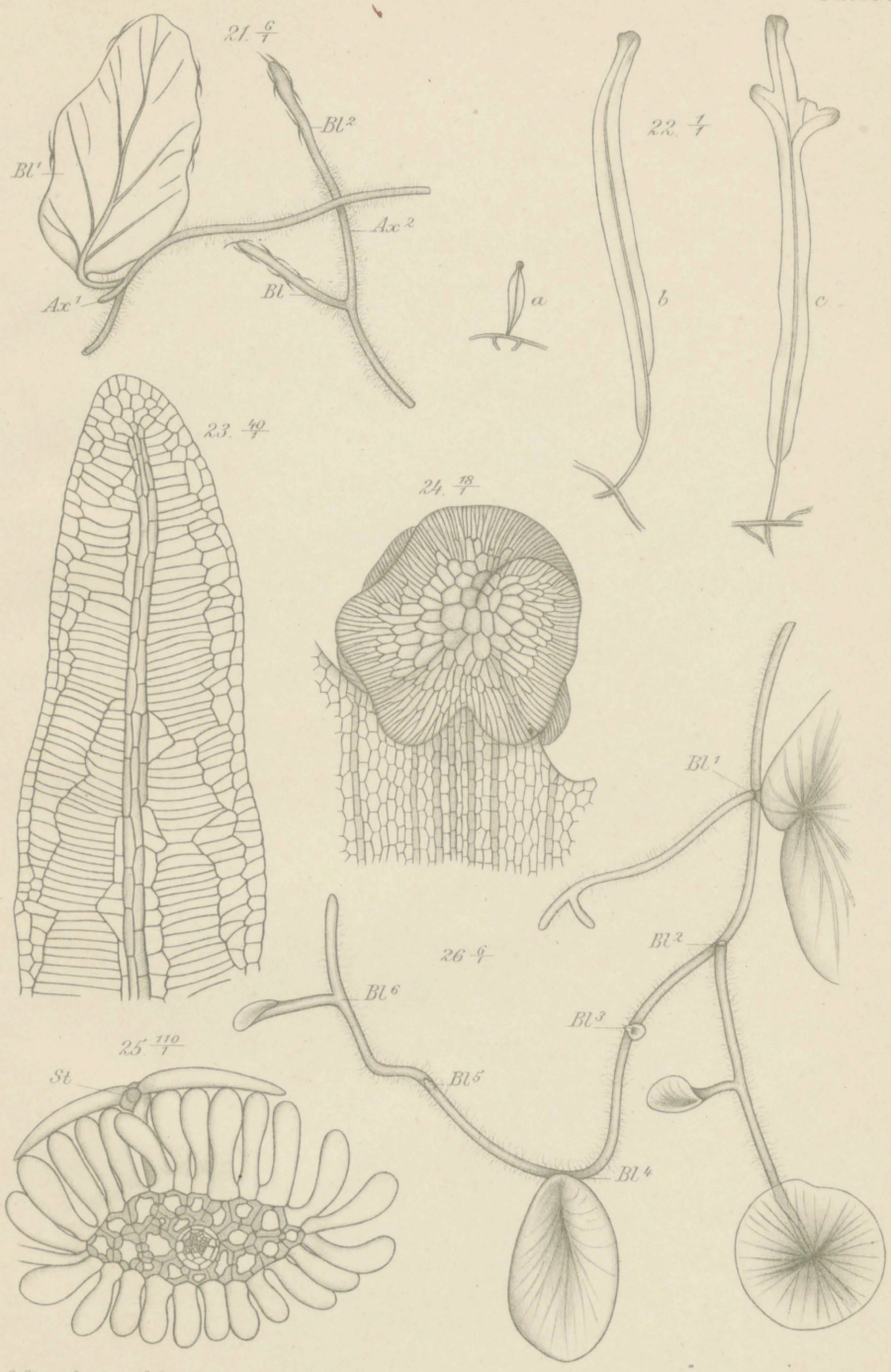
C. Giesenhagen del. W.A. Meyn lith.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0522-3



C. Gresenhagen del. W.A. Meyn lith.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0523-9



C. Giesenhagen del.

W. A. Meyn lith. Berlin.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05168-0524-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: 73

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen C.

Artikel/Article: Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg, VIII. C. Griesenhagen: Die Hymenophyllaceen. 421-464