Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis.

Von **Adolf Sperlich.**

Hierzu Tafel III und IV.

Über den morphologischen Wert der blattlosen Ausläufer von Nephrolepis finden wir bei den älteren Botanikern geteilte Ansichten. Die Franzosen Brogniart und Trécul halten diese Organe für echte Wurzeln, die Deutschen Kunze und Hofmeister ganz im Gegensatze für echte Sprosse, de Bary und Russow erweisen sich als Vermittler, insofern die Ausläufer von Nephrolepis von den Letztgenannten als Sprosse mit Wurzelcharakteren angesprochen werden. Überschaut man die Merkmale der genannten Organe, so wird die Teilung der Meinungen sofort verständlich, denn in der Tat finden sich hier Charaktere der Wurzel mit Merkmalen der Achse vereinigt, und es hing, wie in solchen Fällen meistens, die Ansicht des Forschers vom persönlichen Empfinden der größeren Bedeutung dieser oder jener Merkmale ab.

Die eingehende morphologische und anatomische Untersuchung, welche Lachmann[1]) den in Frage kommenden Ausläufern von Nephrolepis angedeihen ließ, kräftigte die Ansicht, daß diese Organe als Sprosse zu deuten sind, und tatsächlich kann diese Auffassung heute als die fast allgemein gültige bezeichnet werden[2]).

In dem im Jahre 1905 erschienenen I. Teile der „Vergleichenden Morphologie der Pflanzen" von J. Velenovský[3]) nimmt man indes neuerlich Bedenken gegen die echte Sproßnatur der Ausläufer wahr,

---

1) Lachmann, Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. des sciences, Paris 1885, Tome CI, S. 603 ff.

Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères. Lyon 1889, Verlag der Assoc. typograph. F. Plan, S. 146 ff. In der an zweiter Stelle genannten Arbeit findet man auf Seite 146—148 eine ausführliche Behandlung der Kontroverse mit Angabe der einschlägigen Literatur.

2) Goebel schreibt in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen I". (Marburg 1889): „An der Sproßnatur der teilweise als „Wurzeln" bezeichneten Ausläufer kann kein Zweifel sein." S. 203, Fußnote.

3) Prag, Verlag Řivnáč, 1905.

wiewohl auch Velenovský in einer früheren Publikation[1]) sich für die Achsennatur der genannten Organe ausgesprochen hat. Nach der jetzigen Auffassung Velenovskýs wäre den Ausläufern von Nephrolepis dieselbe Bedeutung zuzuschreiben wie den Wurzelträgern von Selaginella; sie seien wie diese, schreibt Velenovský, Meristemauswüchse der Achse, aus welcher sie hervorkommen, und noch zu eben dieser Achse gehörig[2]).

Für den neuen morphologischen Begriff führt nun der genannte Autor bei Nephrolepis den Namen „Achsenträger" ein in Übereinstimmung mit „Wurzelträger" bei den Selaginellen. Was Velenovský veranlaßt, die Ausläufer von Nephrolepis Achsenträger zu benennen, ist die Tatsache, daß die Ausläuferspitze mit einem Male Blätter zu bilden beginnt, mithin der blattlose Ausläufer zu einer regelrechten beblätterten Achse wird und als solche weiterwächst.

Bei der Betrachtung der Abbildungen von Nephrolepis tuberosa, die Velenovský[3]) gibt, fällt sofort auf, daß nur ein Teil der Ausläufer berücksichtigt wird: die bald mehr bald weniger horizontal knapp ober oder unter dem Boden dahinkriechenden Stolonen. Für diese mag auch, die Richtigkeit der Velenovskýschen Auffassung vorausgesetzt, der Name „Achsenträger" entsprechend sein. Es haben jedoch schon die älteren Autoren neben diesen eben erwähnten Ausläufern, die von Lachmann „stolons aériennes", Luftstolonen, genannt werden, eine zweite Art von Ausläufern unterschieden, welche meist in den Boden hineinwachsen, reichlich Wurzeln erzeugen und sich mitunter durch eine kräftigere Verzweigung von den Luftstolonen unterscheiden. Lachmann nennt diese Art Ausläufer „stolons souterraines" und bemerkt, daß auch sie mitunter durch entsprechende Wachstumskrümmungen zu Luftstolonen werden können. Gerade die Untersuchung der Bodenstolonen war es übrigens, die Trécul, welcher den Wurzelcharakter der Nephrolepisausläufer seinerzeit gegen Lachmanns Auffassung zu behaupten versuchte[4]), zu dem Ausspruche veranlaßt hat:

---

1) Velenovský, Poznámky ku morfologii rhizomů kapradin, Bemerkungen zur Morphologie der Farnrhizome. Sitzungsber. der königl. Akad. der Wissensch., Prag 1890, S. 171, 172.

2) Vergleichende Morphologie, S. 233.

3) Bemerkungen zur Morphol. der Farnrhizome, Taf. V, Fig. 7; Vergleichende Morphologie, S. 232.

4) Trécul, Nature radiculaire des stolons des Nephrolepis. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. des sciences, Paris 1885, Tom. CI, S. 915 ff.

Sind die Ausläufer keine Wurzeln, so hat die Mutterachse von Nephrolepis überhaupt keine Wurzeln.

Für diese Bodenstolonen aber, die sich, wie später gezeigt werden wird, weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich von den Luftstolonen unterscheiden, paßt der Name „Achsenträger" in den meisten Fällen ganz und gar nicht, und es würde, da Luft- und Bodenstolo tatsächlich morphologisch dasselbe sind, dieser Name einem nicht alle möglichen Fälle in sich fassenden und daher nicht ganz richtigen Begriffe entsprechen.

Von allen in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zu Innsbruck kultivierten Nephrolepispflanzen gedeiht eine aus dem Botanischen Garten in Hamburg bezogene N. tuberosa Presl.[1]) am besten. An diesem reichlich Ausläufer und Tochterpflanzen bildenden Exemplare verfolgte ich durch mehrere Monate die Bildung und die weitere Entwicklung der Stolonen und möchte nun meine diesbezüglichen Beobachtungen mitteilen und die mitgeteilten Tatsachen durch Bilder veranschaulichen. Gerade die Wiedergabe der letzteren scheint mir deswegen wertvoll, weil sich in der Literatur, soweit sie mir bekannt, bis heute keine vollkommen entsprechende Darstellung der unterirdischen Organe von Nephrolepis vorfindet. Es ergaben sich bei mikroskopischer Untersuchung überdies einzelne Ergänzungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ausläufer, die gleichzeitig mitgeteilt werden.

Gleich an dieser Stelle sei bemerkt, daß sich alle Beobachtungen auf eine Bodenpflanze beziehen, denn es darf nicht außeracht gelassen werden, daß sich Nephrolepis als Epiphyt, den veränderten Lebensbedingungen entsprechend, in manchem wesentlich anders verhalten wird.

Will die Ausläuferspitze mit der Blattbildung beginnen, so verrät sie diese Tendenz in den meisten Fällen schon vorher durch eine

1) Diese als Nephrolepis tuberosa Presl. von Hamburg eingesandte Pflanze hat bis heute an keinem Ausläufer die bekannten blattlosen Knollen, die ebenfalls von Lachmann eingehend untersucht und a. a. O. beschrieben wurden, gebildet. Da für Nephrolepis tuberosa die Knollenbildung allgemein angegeben wird, lag die Vermutung nahe, daß es sich im vorliegenden Falle um eine unrichtige oder verwechselte Etikette handeln könnte. Herr Oberlandesgerichtsrat Dr. H. Christ in Basel, dem ein mit reifen Sori versehener Wedel dieser Pflanze vom Institutsvorstande, Prof. Heinricher, zur Bestimmung gesandt wurde, fand indes an dem eingesandten Wedel alle Merkmale der Nephrolepis cordifolia (L) Presl. = Nephrolepis tuberosa (Bory Willd) Presl. und teilte mit, daß er die Pflanze mit keiner anderen Nephrolepisart identifizieren könne.

Immerhin kann, wie ich glaube, falls es sich nicht einmal herausstellt, daß das Individuum unter anderen Bedingungen zur Knollenbildung schreitet, die Pflanze zum mindesten als eine besondere Form der Nephrolepis tuberosa angesehen werden.

reichere Anlage von Seitenzweigen. Diese Seitenzweige, in Vier-, Fünf- oder Sechszahl dicht nebeneinander angelegt, zeigen zunächst ein ungemein träges Wachstum; selbst von den erst nach ihnen angelegten ersten Blättern werden sie im Längenwachstum überflügelt, so daß ihre Anwesenheit gewöhnlich erst bemerkbar wird, wenn die Spreuschuppen, welche die Vegetationsspitze des Ausläufers oder von jetzt ab eigentlich die Vegetationsspitze der jungen Pflanze dicht umhüllen, durch Präparation entfernt sind. Auf Tafel III zeigt Figur 2 die von den paleae bedeckte junge Pflanze, welche an der Spitze eines kurzen Seitenstolo mit ihrer Entwicklung begonnen hat. Nur zwei aus dem Spreuschuppenpelze herauslugende Seitenhöcker sind bemerkbar. Deutlicher zeigt die daneben befindliche Figur 3, welche eine junge Pflanze nach Abtragung der paleae darstellt, die vor der Blattbildung angelegten Seitenzweige. Es lassen sich unschwer an der Figur sechs dicht nebeneinander liegende Seitenhöcker (st_2—st_7) wahrnehmen, der weiter entfernt gelegene, zuerst angelegte Seitenzweig (st_1) nicht mitgerechnet. Diese vor dem ersten Wedel am Vegetationspunkte angelegten Seitenhöcker setzen gewöhnlich erst dann mit einem intensiveren Wachstume ein, wenn das erste Blatt so weit vorgeschritten, daß die ältesten Fiederblättchen vollständig entfaltet sind. Die Stolonen sind nun offenbar positiv geotropisch, denn sie wachsen alle, wenn nicht Hindernisse in den Weg treten, senkrecht nach abwärts, wie dies auf Tafel III in Figur 4 schön ersichtlich ist. Erst der Stolo st_6, der nach den zwei ersten Blättern am Vegetationspunkte angelegt worden ist, zeigt eine andere Beeinflussung von seiten der Schwerkraft; er nimmt den Anlauf, horizontal weiterzuwachsen und wird im späteren Verlaufe zu einem langen, am Boden hinkriechenden Ausläufer. Wie sich die zuerst angelegten, positiv geotropischen Stolonen weiter entwickeln, zeigt Figur 5. Es sind an ihrer ganzen Peripherie zahlreiche Wurzeln hervorgewachsen, die auf dem Bilde nicht alle erscheinen, da beim Ausstechen der Pflanze Beschädigungen des Wurzelwerkes schwer vermieden werden können. Überdies nimmt man an ihnen da und dort einen Seitenhöcker wahr (in der Figur *sh*), der nach meinen Beobachtungen selten weiterwächst. Bei knollenbildenden Nephrolepispflanzen entwickeln sich derartige Seitenhöcker zu den bekannten, bis zur Größe eines Taubeneies heranwachsenden Knollen, die übrigens auch an Luftstolonen angelegt werden können[1]).

1) Über die Bedeutung dieser Knollen finden sich in der Literatur zwei Ansichten. Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen I), schreibt auf Grund seiner Experimente mit Nephrolepispflanzen und seiner Untersuchung des Wassergehaltes

Das Spitzenwachstum der senkrecht nach abwärts strebenden Stolonen wird, wenn die Ausläufer die aus Figur 5 ersichtliche Länge erreicht haben, neuerlich ein träges, ja es kann mitunter kaum mehr ein Wachstum festgestellt werden. Von dieser Tatsache kann man sich leicht überzeugen, wenn man die Vegetationsspitze eines Bodenstolo im angegebenen Entwicklungsstadium mit der Vegetationsspitze eines sich am Boden dahinschlängelnden Ausläufers vergleicht. Diese ist schlank, meist nach der einen oder anderen Seite gekrümmt, ihre Scheitelzelle weist stets eben gebildete Segmente auf, die angelegten Wurzeln zeigen noch in einer Entfernung von $^1/_2$ cm und darüber keine vollständige Differenzierung in den Geweben; jene hingegen hat ein breites Ende, ihre Scheitelzelle erhebt sich oft kaum merklich über das Niveau der sie umgebenden Zellen, die Gewebedifferenzierung ist schon in den jüngsten Segmenten sehr weit vorgeschritten, und in einer Entfernung von nicht ganz 1 mm vom Scheitel kann man Wurzeln von 1,5—2 cm Länge mit vollendeter Gewebedifferenzierung antreffen. Zur Veranschaulichung des Gesagten mögen die Figuren 9, 10 und 6 auf Tafel III und Figur 5 auf Tafel IV dienen. Figur 9, Tafel II stellt die schlanke, schwach nach aufwärts gekrümmte

---

der Knollen, S. 204: „Die Knollen werden also der Hauptsache nach als Wasserspeicher zu betrachten sein und stellen eine eigentümliche Form derselben dar, womit die Fähigkeit des Farnes, auch an trockenen Standorten zu wachsen, zusammenhängt.“ Bei Velenovský (Vergleichende Morphologie der Pflanzen I.) treffen wir eine andere Ansicht an, denn er sagt S. 233: „Insbesondere die Knollen von Nephrolepis tuberosa enthalten reichliche Reservestoffe und dienen wie die Knollen der Phanerogamen zur vegetativen Vermehrung. Wenn sie in ein geeignetes Substrat geraten, so sprossen sie aus der Scheitelknospe in einen neuen beblätterten Stamm.“ Was die Reservestoffe anbelangt, so kann hervorgehoben werden, daß die Zellen der jungen Knolle (Längsdurchmesser derselben bis zu 7 mm) mit Stärkekörnern dicht gefüllt sind. Die ausgewachsenen Knollen enthalten zwar, wie schon Lachmann (Contrib. à l'hist. nat. de la racine des Fougères, S. 156) bemerkt hat, nur kleine Stärkekörner in spärlicher Anzahl, doch ist der Zuckergehalt dieser Knollen jedenfalls ein bedeutender. Ich konnte sowohl im Schnitte auf dem Objektträger als auch im wässrigen Auszuge gepreßter Knollen reichlich kupferreduzierende Substanzen feststellen. Es ist wohl anzunehmen, daß die Knollen je nach den Verhältnissen des Standortes und den übrigen Lebensbedingungen der Pflanze bald mehr als Wasserspeicher, bald mehr der vegetativen Vermehrung dienen werden. Daß der Gehalt an Zucker für die Anziehung und das Festhalten von Wasser im vorliegenden Falle von großer Bedeutung ist, darf als in hohem Maße wahrscheinlich angenommen werden. Vergl. in dieser Beziehung A. Wagner: Über einen Fall besonderer Lebensenergie bei Fourcroya gigantea Vent. Berichte des naturw.-medizin. Vereins in Innsbruck 1902—03, S. 6 u. 17 des Separatabdr.

Über Regenerationsversuche mit Nephrolepisknollen wird Prof. Heinricher demnächst eine Mitteilung publizieren.

Spitze eines Luftstolo, Figur 10 die breite Spitze eines Bodenstolo dar, in Figur 6 erblickt man ganz nahe am Vegetationspunkte (*v*) des Bodenstolo kräftig entwickelte, die Stolospitze weit überragende Wurzeln, und Figur 5 auf Tafel IV soll den Zustand des Vegetationspunktes eines am Ende des kräftigen Wachstums angelangten Bodenstolo stärker vergrößert illustrieren.

Unter Umständen hört aber das beschleunigtere Wachstum der Bodenstolonen nach Erreichung der in Figur 5, Tafel III abgebildeten Länge nicht auf; es wächst vielmehr das Organ weiter, von jetzt ab jedoch nicht mehr streng in der Richtung der Schwerkraft. Scheinbar ohne Gesetz krümmt es sich dahin und dorthin, ja bisweilen schräg nach aufwärts und gelangt mitunter bei fortgesetztem Wachstum neuerdings an die Erdoberfläche, um sich dann als Luftstolo mehr minder wagrecht weiterzuschlängeln und Tochterpflanzen zu erzeugen, wie schon Lachmann hervorgehoben hat. Es ist wohl schwer festzustellen, unter welchen Umständen im einzelnen Falle eine derartige Umstimmung des ursprünglich positiv geotropischen Organs erfolgt, es gelang mir indes, durch ein Experiment leicht diese Umstimmung hervorzurufen.

Ein kräftig entwickelter, weit ausgreifender Ausläufer, dessen Seitenzweige sich vielfach zu Tochterpflanzen entwickelt hatten, wurde knapp neben der Abzweigung eines Seitenstolo, der zu einer beblätterten Achse umgewandelt war, dekapitiert. Es währte nicht lange, und die ursprünglich positiv geotropischen, vor den ersten Blättern angelegten Stolonen der neben der Dekapitationsstelle befindlichen Tochterpflanze verließen ihre eingeschlagene, der Schwerkraftsrichtung parallele Richtung, um sich immer mehr und mehr der Horizontallage zu nähern und endlich in dieser weiterzuwachsen. Gleichzeitig wurden die nach den ersten Wedeln angelegten Ausläufer dieser Pflanze zu intensivem Wachstume angeregt, während dieselben unter gewöhnlichen Umständen erst dann mit größerer Beschleunigung zu wachsen beginnen, wenn die Pflanze genügend gekräftigt ist, drei bis vier Wedel entfaltet hat, und das Wurzelwerk für reichlichere Wasserzufuhr und Nahrung aus dem Boden sorgt.

Figur 1 auf Tafel III stellt einen der zu dem beschriebenen Experimente verwendeten Ausläufer dar. *d* ist die Dekapitationsstelle. Die Stolonen der Tochterpflanze pf_6 konnten leider nicht in ihrer natürlichen Lage photographiert werden[1]); sie erscheinen im Bilde teilweise

---

1) Zu diesem Zwecke wäre eine größere Anzahl von Klemmen nötig gewesen, was die Klarheit und Gefälligkeit des Bildes stark beeinträchtigt hätte.

vertikal nach abwärts gerichtet, was nicht zutrifft. Sehr gut hingegen sind einige geotropische Krümmungen des ältesten Wedels (*w*) bemerkbar, der durch die Wachstumsbewegungen der Stolonen immer wieder aus seiner Ruhelage gebracht wurde, da der lockere Boden, in welchem die Kultur erfolgte, die ausgewachsenen Teile der Pflanze nicht festhalten konnte. In Figur 7, Tafel III ist diese Pflanze in natürlicher Größe wiedergegeben (*d* die Dekapitationsstelle). Man beobachtet deutlich die nunmehr weit ausgreifenden, ursprünglich jedoch positiv geotropischen Stolonen (st_1—st_4) und überdies das kräftige Hervorwachsen der nach den ersten Blättern angelegten Ausläufer (st_5—st_7).

Durch dieses Experiment ist jedenfalls ein Umstand, der die Änderung in der Wachstumsrichtung der Bodenstolonen mit sich bringt, festgestellt. Wir sehen, daß die Pflanze, wenn einer ihrer kräftigen Ausläufer der Vegetationsspitze beraubt wird — ein Fall, der auch in der Natur sehr häufig eintreten kann —, für ihre weitere vegetative Vermehrung und Ausbreitung dadurch Sorge trägt, daß ursprünglich der Befestigung und Nahrungsaufnahme dienende Organe einer Tochterpflanze, die Bodenstolonen derselben, gleichsam von dieser Funktion enthoben und in den Dienst der Mutterpflanze gestellt werden.

Durch ein zweites Experiment trachtete ich, die an der Grenze des kräftigen Wachstums angelangten Bodenstolonen zu erneuter Beschleunigung anzuregen. Ein starker, mehrere Tochterpflanzen mit positiv geotropischen Bodenstolonen tragender Ausläufer wurde, nachdem die einzelnen Tochterpflanzen mit größtmöglicher Vorsicht aus dem Boden gehoben und hiebei genau darauf gesehen worden war, daß alle Vegetationsspitzen der Stolonen und eine Anzahl von Wurzeln unverletzt blieben, um 90° um seine Längsachse gedreht, und hiedurch die Bodenstolonen und die weiter entwickelten Wedel einiger Tochterpflanzen in eine horizontale Lage gebracht. Die Stolonen und Wurzeln wurden hierauf mit lockerem Mulme reichlich bedeckt. Daß diese Torsion dem horizontalen Ausläufer der Mutterpflanze in Anbetracht seiner großen Länge nicht schaden konnte, war vorauszusehen, und in der Tat arbeitete die Spitze desselben wie vor der Drehung munter fort. Die Wedel der Tochterpflanzen reagierten sehr bald; sie hatten sich fast alle schon während der nächsten Tage aufwärts gekrümmt, an den Stolonen hingegen war selbst nach einer Woche keinerlei Wachstum bemerkbar. Nach zwei Wochen zeigten die Stolonen ein bedenkliches Aussehen, und nach Verlauf einer weiteren Woche konnte die fertige Desorganisation der Organe konstatiert werden. Während der ganzen Versuchsdauer wuchsen die Wedel der Tochterpflanzen und die nach den ersten Blättern

angelegten Stolonen (diese meist senkrecht nach abwärts) unbeeinträchtigt weiter. Im späteren Verlaufe wurden freilich die Tochterpflanzen, die für ihre weitere Entwicklung zum größten Teile auf die Zufuhr von Wasser und Nährstoffen aus der Mutterpflanze angewiesen waren, von gleichalterigen und jüngeren Pflanzen mit unversehrten Bodenstolonen überholt. Das Resultat dieses Experimentes war also ein negatives. Aber gerade als solches ist es von Wert, denn wir sehen, daß die Bodenstolonen nach Ausbildung eines kräftigen Wurzelwerkes sich nicht allgemein wenigstens zu weiterem Wachstume zwingen lassen, daß demnach für die ursprünglich positiv geotropischen Bodenstolonen die Herstellung einer reichen Bewurzelung Hauptaufgabe ist, eine Aufgabe, welche nach Erreichung einer bestimmten Länge des Organs als vollkommen gelöst betrachtet werden kann. Daß Bodenstolonen nach Vollendung dieser Aufgabe unter Umständen sich zu weiterer Arbeit anschicken, ist schon oben des Näheren erörtert worden.

Aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich, daß bei der auf dem Erdboden zur Entwicklung gelangenden Tochterpflanze von Nephrolepis die Bildung von 4—6 dicht nebeneinander angelegten Stolonen der Blattbildung vorangeht, und daß diese Stolonen (mitunter auch einzelne nach dem ersten Wedel angelegte Ausläufer) im weiteren Verlaufe der Entwicklung zunächst streng positiv geotropisch in den Erdboden wachsen, um hier zahlreiche Wurzeln zu erzeugen. Erst nachdem die Tochterpflanze durch die Tätigkeit der Bodenstolonen genügend im Erdreiche verankert, und dieses zur Nahrungsquelle für die Pflanze gemacht, damit aber auch die völlige Unabhängigkeit der Tochter- von der Mutterpflanze hergestellt wurde, beginnen jüngere zwischen den Wedeln der Pflanze angelegte Stolonen mit einem beschleunigteren Wachstume und zwar meist in horizontaler Richtung (Luftstolonen). Leider war es mir bis heute nicht möglich, die Bildung und das Wachstum der Stolonen an einer aus dem Prothallium sich entwickelnden Pflanze zu verfolgen, doch scheint es mir nach allem sehr wahrscheinlich, daß auch die Keimpflanze von Nephrolepis, sofern sie auf dem Erdboden zur Entwicklung gelangt, zunächst neben den Blättern und Wurzeln positiv geotropische Bodenstolonen erzeugt, um erst durch diese genügend erstarkt mit den bekannten mehr oder weniger horizontal wachsenden Ausläufern auf Eroberung eines größeren Verbreitungsbezirkes auszugehen[1]). Ich habe zurzeit eine große Zahl schöner Prothallien aus

1) Über die Bildung von Stolonen an der aus dem Prothallium sich entwickelnden Keimpflanze finde ich nur bei Velenovský eine Bemerkung. Der genannte Forscher schreibt (Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 234):

den Sporen der Versuchspflanze gezogen und hoffe, daß mir diese Kultur die weitere Verfolgung der in Frage kommenden Verhältnisse gestatten wird.

Das bisher Beobachtete zeigt jedoch schon zur Genüge, daß vegetative Vermehrung oder das „Tragen von Achsen" nicht die alleinige Aufgabe der blattlosen Ausläufer von Nephrolepis ist, daß dieselben vielmehr bei Bodenpflanzen zunächst für die Bewurzelung und Verankerung des jugendlichen Individuums zu sorgen haben. Wollte man mit Velenovský die Ansicht teilen, daß die blattlosen Ausläufer von Nephrolepis als Organe sui generis zu betrachten sind, dann wäre für diese, die Bewurzelung besorgenden Stolonen jedenfalls statt des nicht zutreffenden Namens „Achsenträger" die Bezeichnung „Wurzelträger" einzuführen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch zwei Tatsachen kurz erwähnen:

1. Auch die Seitenzweige eines horizontal wachsenden Luftstolo der Mutterachse können direkt in den Erdboden hineinwachsen und reichlich Wurzeln erzeugen; dadurch wird wahrscheinlich der Pflanze die Möglichkeit geboten, eine an Nährstoffen oder Wasser reichere Stelle des Bodens im Interesse des ganzen Stockes gründlich auszunützen, ohne erst an dieser Stelle eine Tochterpflanze zu entwickeln, was ja immer zunächst einen größeren Materialverbrauch für die Mutterpflanze bedeuten würde. Derartige direkt vom Ausläufer der Mutterpflanze aus in den Boden gewachsene Stolonen sind st_1 und st_2 in Figur 1, Tafel III.

2. Der Umstand, daß die Hauptbewurzelung der Pflanze durch die wurzelbildende Tätigkeit der Bodenstolonen erfolgt, hindert die blattbildende Achse nicht, überdies auch noch selbst Wurzeln zu treiben, wie das Figur 5 auf Tafel III (*wu*) deutlich zeigt.

Wurzelbildung und Verzweigung der Ausläufer.

Da die Farnwurzeln zumeist in allernächster Nähe des Achsenvegetationspunktes angelegt werden, und infolgedessen sehr häufig ein Durchwachsen schon gebildeter Gewebe von seiten der jungen Wurzel,

---

„Die junge Keimpflanze von N. tuberosa besitzt ein normales, ziemlich dicht mit Blättern bedecktes Rhizom, aus welchem erst im fortgeschrittenen Alter die dünnen blattlosen Ausläufer sprossen."

Ich halte es nun sehr für möglich, daß dem Hervorsprossen der genannten dünnen blattlosen Ausläufer auch bei der Keimpflanze die Bildung von Bodenstolonen vorausgeht, die vielleicht bisher übersehen worden sind.

wie solches bei den Phanerogamen gewöhnlich ist, nicht notwendig wird, war bei oberflächlicher Betrachtung die Meinung möglich, daß die Wurzeln bei den Farnen in vielen Fällen exogene Bildungen seien [1]). Es ist das Verdienst Lachmanns [2]), auf Grund der Untersuchung von Achsenspitzen verschiedener Farne nachgewiesen zu haben, daß die Wurzelmutterzelle am Vegetationspunkte in jener Meristemschichte zur Ausbildung gelangt, aus welcher sich in der Folge der Perizykl und die Endodermis differenzieren, daß mithin die Wurzel bei den untersuchten Farnen den gleichen Ursprung nimmt wie bei den Samenpflanzen. Unter den von Lachmann untersuchten Objekten finden wir auch die Spitzen der Stolonen von Nephrolepis. In der Tat können wir besonders an der Spitze der im früheren Abschnitte näher besprochenen Bodenstolonen während der Zeit des intensivsten Wachstums derselben stets eine große Zahl von Wurzelanlagen nah beisammen in den verschiedensten Stadien der Entwicklung antreffen. Auch die Luftstolonen treiben Wurzeln, doch ihrer Aufgabe gemäß nur in geringer Zahl.

Nach Lachmann werden die von der Scheitelzelle der Nephrolepisstolonen abgeschnittenen Segmente durch tangentale Teilungswände in drei Arten von Initialen zerlegt. Aus den zu äußerst gelegenen Initialen entstehen in der Folge Epidermis und Rinde, aus den in der Mitte gelegenen Initialen Perizykl und Endodermis, aus den innersten die verschiedenen Gewebselemente des zentralen Gefäßbündels. Die Wurzelmutterzelle bildet sich sehr bald aus einer der mittleren Initialzellen und ist als solche durch die erste Haubenkalotte leicht erkenntlich. Während sich nun an Stellen, wo keine Wurzel angelegt ist, die äußersten Initialzellen durch weitere tangentale Teilungen allmählich zu Epidermis und Rinde differenzieren, bleiben diese äußersten Initialen in der Nähe der Wurzelanlage einschichtig und bedecken in der Folge eine Zeit lang die hervorwachsende junge Wurzel vollständig. Ich habe die von Lachmann beschriebenen Verhältnisse nachuntersucht und bis auf die Bildung der Wurzelhaube bestätigt gefunden.

Die Vegetationsspitze der Nephrolepisausläufer erinnert infolge der in den Segmenten vor den Periklinen erscheinenden Antiklinen

---

1) Wirklich exogenen Ursprungs sind nach Kny (Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides; Nova acta Acad. Leop., Bd. XXXVII) die Wurzeln von Ceratopteris; vergl. diesbezüglich auch Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 181.

2) Lachmann, Sur l'origine des racines latérales dans les Fougères (Compt. rend. des séanc. de l'acad. d. scienc., Paris 1887, Tome CV, pag. 135 ff.).

sehr an die Vegetationsspitze der Equisetumachse. Verfolgen wir nun die unter dem Vegetationspunkte auftretenden tangentalen Teilungen an der Hand der Figur 3 auf Tafel IV.

Die Periklinen p_1 und p_2, wovon die letztere zeitlich nach der ersten entsteht, teilen die durch Antiklinen gebildeten Segmentteile zunächst in zwei Arten von Initialen: nach innen Initialen für die Gewebe des zentralen Gefäßbündels (g), nach außen Zellen ($e + r$), welche durch die später auftretende Perikline p_3 neuerdings in zwei Arten von Initialen zerlegt werden. Aus den nach innen gelegenen Produkten dieser neuerlichen Zerlegung (e) entstehen in der Folge die Bündelscheide und die Endodermis, aus den nach außen gelegenen Teilungsprodukten (r) die Rinde und Epidermis. Die in einzelnen gelungenen Präparaten nicht unschwer verfolgbaren, aus der Initiale e stammenden Zellen sind in der Figur der größeren Deutlichkeit wegen durch Schattierung hervorgehoben. In der Tat liegt die Wurzelmutterzelle (w) stets im Bereiche dieser Zellen. Während aber Lachmann, wie oben erwähnt, angibt, daß sich die Rindeninitialen in der Nähe der Wurzelanlage nicht tangental weiter teilen, sondern einschichtig bleiben, geht aus der Figur deutlich hervor, daß auch r durch eine weitere Perikline (p_4) geteilt wurde, und daß die ersten Kalotten der Wurzelhaube (K) durch Zellwände, die in Rindeninitialen auftreten, gebildet sind. Damit ist aber eine weitere Übereinstimmung der Farnwurzelanlage mit den Verhältnissen, die wir bei den Phanerogamen antreffen, gefunden; denn auch bei diesen entstehen die ersten Kalotten der Wurzelhaube zumeist durch Teilungen in den zu innerst gelegenen Schichten des Rindengewebes.

Zwei weitere Stadien der Wurzelentwicklung finden sich in Fig. 4 der Tafel IV dargestellt. Die durch die Tätigkeit der Wurzelscheitelzelle entstehenden Zellen sind äußerst schwer von den in steter Teilung begriffenen Rindenzellen des wurzelbildenden Ausläufers abzugrenzen, im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird eine Abgrenzung ganz unmöglich, und schon in einer Entfernung von 1—2 mm von der Spitze ist die Anwesenheit einer Seitenwurzel innerhalb des Rindengewebes des Stolo eigentlich nur an dem Gefäßbündel erkenntlich (vergl. die Figuren 9 und 10 auf Tafel III). Infolge ungleicher Streckung der zentralen und peripheren Gewebe des Ausläufers nimmt das Wurzelgefäßbündel durch die Rinde des Stolo hindurch späterhin einen mehr oder weniger schiefen Verlauf (Figur 9, Tafel III); mitunter konnte ich in älteren Partien der Ausläufer den Wurzelstrang in einer Länge

von beiläufig $^1/_2$ cm nach Art eines Blattspurstranges nahezu parallel mit dem Zentralzylinder der Achse verlaufend beobachten.

Über die Verzweigung der blattlosen Ausläufer lesen wir bei Velenovský[1]: „Die Rhizome[2]) von Nephrolepis verzweigen sich reichlich, aber in dieser Verzweigung kann man kein System entdecken, weder was den Ort, noch auch was die Zeit anbelangt. Die Seitenzweige entstehen exogen, wo und wann immer, häufig nebeneinander, manchmal wieder ganz neue und junge Zweige an dem alten Rhizomteil unter alten, schon entwickelten Zweigen. Es hat den Anschein, daß jedes Bruchstück die Fähigkeit besitzt, zu einem Seitenzweige aufzuwachsen, welcher sich eventuell in eine beblätterte Achse zu verwandeln vermag, und daß auf diese vegetative Weise die Vermehrung am Standorte hauptsächlich erfolgt".

Diese Angabe könnte, obwohl sie den Tatsachen in vielen Punkten entspricht, dennoch leicht eine falsche Vorstellung über die Anlage der Seitenzweige bei Nephrolepis wecken. Wenn Velenovský schreibt, die Seitenzweige entstünden wo und wann immer, junge, ganz neue Seitenzweige sproßten unter alten, schon entwickelten Zweigen hervor, jedes Bruchstück des Ausläufers oder der Achse besäße die Fähigkeit zur Seitenverzweigung, so wird man wohl sofort auf den Gedanken gelenkt, daß diese Seitenorgane adventive Bildungen der Achse sein müssen. Dem ist aber nicht so. Alle Seitenzweige entstehen wie die Wurzeln am Vegetationspunkte und zwar in der von Lachmann[3]) angegebenen Weise: Eine Zelle der äußersten Initialschichte (*r* in Fig. 3, Taf. IV) wird zunächst größer als die umgebenden Zellen und erhält durch stärkeres Flächenwachstum und Hervorwölbung der Außenmembran die Gestalt eines mit der kleineren Basis nach innen schauenden Pyramidenstutzes. Durch entsprechend schiefe Zellwände bildet sich sehr bald aus dieser Zelle die dreiseitige Scheitelzelle des Seitenzweiges. Diese Scheitelzelle setzt aber nur in den seltensten Fällen gleich nach ihrer Bildung mit einer lebhaften Tätigkeit ein. Geschieht dies, dann kann man sehr bald an der Spitze des Ausläufers eine kleine Gabel beobachten, wie Figur 1 auf Tafel IV zeigt. Die beiden Vegetationspunkte können von jetzt ab gleichmäßig fortarbeiten, und die Folge davon ist die dichotome Verzweigung der Nephrolepisausläufer, die schon Lachmann[4])

1) Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 233.
2) Diesen Ausdruck benützt Velenovský oft auch für die blattlosen Ausläufer.
3) Contribution à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 155.
4) A. a. O. pag. 150.

erwähnt, und die auf beiden Zeichnungen Velenovskýs[1]) zu beobachten ist. Die meisten am Vegetationspunkte seitlich auftretenden Scheitelzellen teilen jedoch das eben erwähnte Schicksal nicht. Ihre Tätigkeit beschränkt sich zunächst bloß auf die Herstellung von einigen wenigen Segmenten, um die Scheitelzelle im Niveau der Ausläuferperipherie zu erhalten. Die innere Ausgestaltung der gebildeten Segmente hält indes mit der Gewebedifferenzierung in der Hauptachse gleichen Schritt. Das kurze Gefäßbündel des Seitenorgans ist stets ebensoweit differenziert wie der Zentralzylinder der Mutterachse an der Stelle der betreffenden Abzweigung. Erst in der Folge richtet sich dann die Entwicklung der angelegten Seitenzweige nach dem jeweiligen Bedürfnisse der Pflanze. Einzelne wachsen, wie wir im vorhergehenden Abschnitte gesehen, in den Boden, um Wurzeln zu bilden, andere sistieren ihr Längenwachstum sehr bald, so daß sie wie kleine Höcker oder Organstummel an der Peripherie der Ausläufer bemerkbar werden, wieder andere können zu den bekannten Knollen werden, andere endlich beginnen bald früher bald später mit der Blattbildung und werden demnach zu Tochterpflanzen. Doch selbst in ganz alten Stücken von Stolonen findet man noch vollkommen ruhende Seitenknospen. Bei Untersuchung derartiger Stücke mit freiem Auge oder besser mit einer Lupe gewahrt man kleine mit Spreuschuppen dichter bewachsene Punkte. Ein Schnitt, in der Region eines solchen Punktes der Längsachse nach durch das Objekt geführt, zeigt bei mikroskopischer Betrachtung das in Figur 2, Tafel IV skizzierte Bild. Wir sehen im Grunde eines von Spreuschuppen dicht umgebenen und geschützten Grübchens die ruhende Seitenknospe (*sv*). Das Gewebe in der Umgebung des Knospenstranges ist mit Stärkekörnern dicht gefüllt, so daß bei Beginn der Wachstumstätigkeit einer solchen Knospe genügend Baumaterial für die erste Entwicklung vorhanden ist. In der Tat hat demnach so manches alte Stück eines Stolo die Fähigkeit, Seitenzweige zu bilden, aber nur dann, wenn sich an diesem Stücke schlafende Knospen befinden, die schon am Vegetationspunkte seinerzeit angelegt worden waren[2]).

Ebenso finden sich, nachdem die Ausläuferspitze begonnen hat, Blätter zu erzeugen, der Ausläufer mithin zu der normalen Hauptachse

---

1) Poznámky ku morfologii rhizomů kapradin, T. V, Fig. 7; Vergleichende Morphologie, pag. 232.

2) Das Vorhandensein derartiger Knospen an der Achse von Farnpflanzen ist bekannt. Schon L. Klein (Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Botan. Ztg. 1884, 42. Jahrg., pag. 583) stellt „mikroskopische Seitensprosse“ am Rhizome von Polypodiumarten fest.

eines neuen Individuums geworden ist, am Rhizome zwischen den Blättern derartige schon am Vegetationspunkte angelegte ruhende Knospen. Diese treiben erst dann aus, wenn die neu angelegte Tochterpflanze genügend erstarkt ist. Auf welche Weise ein beschleunigteres Hervorsprossen dieser Seitenanlagen angeregt werden kann, wurde im früheren Abschnitte auf Pag. 456 mitgeteilt. Figur 8 auf Tafel III ist ein Längsschnitt durch eine junge, an der Spitze eines Ausläufers angelegte Tochterpflanze. Wir sehen, wie der nahezu gleichzeitig mit dem ersten Wedel (w_1)[1]) angelegte, diesem Wedel gerade gegenüberliegende Seitenstolo (*st*) noch nicht über das Niveau der Mutterachse hervorragt, also äußerlich kaum bemerkbar sein kann.

Die anatomischen Verhältnisse

der Ausläufer von Nephrolepis sind ebenfalls schon von Lachmann[2]) besprochen worden; nur einige Ergänzungen hiezu mögen folgen.

Nach Lachmann unterscheiden sich die Luftstolonen von den in den Boden eindringenden Ausläufern durch die Ausbildung des zentral gelegenen, 3—8 Protoxylemgruppen aufweisenden, gewöhnlich von einer zwei- bis dreischichtigen Parenchymscheide und einer äußerst schmalzelligen Endodermis umgebenen Gefäßbündels. In dem Gefäßbündel der Luftstolonen sei, sagt Lachmann[3]), weder Leptom noch Hadrom so reich entwickelt wie im Bündel der Bodenstolonen; insbesondere fehlen im Xylem der Luftstolonen die großlumigen zentralen Tracheiden, das „Metaxylem". Der Autor erklärt die reichere Ausbildung der leitenden Elemente in den Bodenstolonen durch die kräftigere Inanspruchnahme derselben für die Stoffleitung. Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich jedoch mitteilen, daß dieser Unterschied in der Ausbildung des Gefäßbündels der Luft- und Bodenstolonen nicht besteht. Die Abbildung, welche Lachmann[4]) von dem Bündelquerschnitte eines Luftstolo gibt, entspricht nicht dem Zustande der vollendeten Differenzierung; hätte Lachmann den Querschnitt durch ein älteres Ausläuferstück geführt, so hätte er daselbst die weitlumigen, zentral gelegenen Tracheiden des Metaxylems geradeso entwickelt gefunden wie im Querschnitte durch den Bodenstolo. Die Gewebedifferenzierung erreicht eben bei den oft außerordentlich rasch weiterwachsenden horizontalen Ausläufern viel später ihre Vollendung als bei den stets viel langsamer wachsenden

1) Zur leichteren Schnittführung wurde der Wedel zuvor abgetragen.
2) Contrib. à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 152 ff.
3) A. a. O. pag. 154 u. 155.
4) A. a. O. pag. 154, Fig. 21.

Bodenstolonen, so daß in gleicher Entfernung vom Vegetationspunkte niemals bei diesen und jenen ein gleiches Stadium im Prozesse der inneren Ausgestaltung angetroffen werden kann.

Das zentrale Gefäßbündel wird von einer aus bis zu 18 Zellschichten bestehenden Rinde, deren Bau Lachmann[1]) nur unvollständig bespricht, und einer einschichtigen Epidermis umgeben. Die Zellen der Rinde und Epidermis enthalten in den jungen Partien des Organs reichlich Chlorophyllkörner, zwischen den langgestreckten Zellen führen lufterfüllte Interzellularräume. In älteren Partien werden die Membranen der Rindenzellen dicker und braun, und in der Folge sterben die Zellen ab. Der grüne Teil eines an der Erdoberfläche wachsenden Ausläufers kann eine Länge von einigen Dezimetern erreichen, der Spitzenteil mit ungebräunter Rinde eines ausgewachsenen Bodenstolo erreicht mitunter kaum 1 cm Länge. Sowohl in der Epidermis des Luftstolo als auch des Bodenstolo werden sehr nah am Vegetationspunkte in großer Zahl Spaltöffnungen ausgebildet. Am Luftstolo bleiben dieselben im Bereiche des ganzen grünen Teiles desselben funktionstüchtig, am Bodenstolo sterben die Schließzellen wie die ganze Rinde bald ab. Die abgestorbenen Spreuschuppen werden von dem durch das Erdreich wachsenden Stolo abgestreift, so daß er sich äußerlich nur durch seinen größeren Querdurchmesser von einer Wurzel unterscheidet.

Die eigentümliche, metalldrahtartige Konsistenz, die geißelartige Elastizität[2]) erhalten die Stolonen durch die Ausbildung eines geschlossenen subepidermalen Hohlzylinders, welcher aus 6—7 Zellschichten mit verholzten Membranen besteht. In Figur 11 auf Tafel III ist dieser periphere Holzring (*h*) daran erkenntlich, daß in seinem Bereiche nur wenige kleine Zelllumina sichtbar sind. Die Verdickung und Verholzung der peripheren Rindenzellen erfolgt sehr bald. Der Nachweis der Verholzung, die sich auf die Zellwände der Epidermis nicht erstreckt, ist an grünen Ausläuferteilen leicht auszuführen, obwohl die Membranen hier noch nicht jenen Grad der Verholzung erreicht haben wie in den älteren, braunen Ausläuferteilen. In letzteren können ohne Vorbehandlung der Schnitte infolge der intensiven Braunfärbung sämtlicher Rindenmembranen die usuellen Holzreaktionen unmöglich ausgeführt werden. Behandelt man jedoch Schnitte durch gebräunte Organteile einige wenige Minuten mit Javellescher Lauge, bis die braune Farbe vollkommen verschwunden ist, so sind die Holzreaktionen mit Phloroglucin-Salzsäure und mit schwefel-

1) A. a. O. pag. 152.

2) Organe flagelliforme bei Lachmann (Recherches sur la morphol. et l'anatom. des Fougères).

saurem Anilin nach gründlicher Waschung der Schnitte im fließenden Wasser leicht zu erhalten [1]). Die verschiedene Beschaffenheit der Membranen im peripheren Ringe und der Zellwände der zentral gelegenen Rindenzellen, die bei Beobachtung eines frischen Schnittes infolge gleichmäßiger Braunfärbung nicht bemerkbar wird, tritt überdies auch bei Behandlung frischer Schnitte mit konzentrierter Schwefelsäure klar zutage. Nach Walter [2]) ist der braune in gewissen Farnmembranen abgelagerte Stoff [3]) die Ursache der großen Resistenz dieser gebräunten Membranen gegen Reagentien. Tatsächlich bleibt die braune Stolorinde, in konzentrierter Schwefelsäure unter Deckglas eingeschlossen, beliebig lange vollkommen intakt. Während aber die Wände der zentral gelegenen Rindenzellen auch in Schwefelsäure zunächst braun bleiben, nimmt man in den Membranen des peripheren Ringes genau so wie in den Wandungen der Tracheiden sehr bald Anzeichen der Verkohlung wahr; es hebt sich zu diesem Zeitpunkte von den übrigen braunen Rindenzellen der geschwärzte Holzring sehr schön ab.

Von der Verholzung und in älteren Teilen eine Zeit lang auch von der Bräunung bleiben die Wände der die Schließzellen und die mitunter ziemlich große Atemhöhle umgebenden Zellen verschont. Es sind demnach diese Stellen kleine Lücken in dem sonst vollkommen geschlossenen Hohlzylinder, durch welche der Gasaustausch unbeeinträchtigt erfolgen kann. Figur 7, Tafel IV stellt einen Teil des in der Region einer Spaltöffnung geführten Querschnittes dar; die eben geschilderten Verhältnisse sind leicht erkenntlich. Schon bei Beobachtung mit freiem Auge werden an alten, gebräunten Ausläuferpartien helle, linsenförmige Punkte etwa so wie Lentizellen auf der Rinde unserer Holzgewächse bemerkbar. Es sind dies die eben besprochenen Stellen, wovon Figur 6 auf Tafel IV eine vergrößerte Darstellung in Aufsicht wiedergibt.

Die Entfärbung gebräunter Schnitte durch Behandlung mit Javellescher Lauge gestattet überdies noch festzustellen, welche Membranen der Rinde der Verkorkung anheimgefallen sind. Die große Resistenz der gesamten Rinde gegen konzentrierte Schwefelsäure, die, wie wir

---

1) Nachdem ich die Reaktionen selbständig ausgeführt hatte, fand ich dieselben in einer Arbeit Poiraults (Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires, Ann. d. scienc. nat. Botanique 1889, VII. sér., T. XVIII), auf pag. 127 bereits angegeben. Zur Vorsicht wurden stets Parallelreaktionen mit weichen Holzschnitzeln, auf welche die Lauge ebensolange eingewirkt hatte, ausgeführt.

2) Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne (Bibl. botanica, Bd. XVIII, Kassel 1890).

3) Nach Walter handelt es sich um Phlobaphene, Gerbsäurederivate.

jetzt wissen, allerdings durch den braunen Farbstoff verursacht ist, konnte indes in Verbindung mit der Tatsache, daß die Rindenzellen in der Folge absterben, leicht die Vermutung wecken, daß die gesamte Rinde mit Ausschluß des peripheren Holzkörpers verkorkt. Ich machte daher mit durch Eau de Javelle entfärbten Stoloschnitten und mit Schnitten durch gewöhnlichen Flaschenkork, die ebensolange der Einwirkung der Lauge ausgesetzt waren, zwei Parallelreaktionen. Chlorzinkjod färbte die Membranen des Flaschenkorkes gelb, die Membranen der Stolorinde zeigten hingegen bis auf den Holzring, welcher sich gelb färbte, und auf die außerordentlich verdickten Membranen der zwei innersten Zellschichten, die sich ebenfalls gelb färbten, die bekannte gewöhnliche Zellulosereaktion. In konzentrierter Chromsäure[1]) blieben die Flaschenkorkschnitte nach 24stündiger Behandlung vollkommen unversehrt, von den Stoloschnitten war in dieser Zeit alles, bis auf die zwei innersten Zellschichten der Rinde zerstört oder doch wenigstens angegriffen. Demnach scheint es wohl sehr wahrscheinlich, daß nur die stark verdickten Membranen der zwei innersten Schichten des Rindengewebes verkorken. Dieser das zentrale Gefäßbündel umgebende Korkring (*k*) ist ebenfalls auf Figur 11, Tafel III erkenntlich.

Überschauen wir den anatomischen Bau des Ausläufers in seiner Gesamtheit, so können wir seinen grünen Teilen mit ihrer chlorophyllführenden, aus bis zu 18 konzentrischen Zellschichten aufgebauten Rinde, die von ziemlich weiten, lufterfüllten, mit den Atemhöhlen der verhältnismäßig zahlreichen Spaltöffnungen kommunizierenden Interzellularräumen durchzogen ist, eine für das Leben des gesamten Stockes jedenfalls in Rechnung zu ziehende assimilatorische Tätigkeit nicht absprechen. Gleichzeitig wird das Organ durch die Ausbildung des peripheren, geschlossenen, aus Zellen mit verholzten Membranen aufgebauten Hohlzylinders befähigt, jedem lateral wirkenden Drucke standzuhalten, was besonders jenen Ausläufern zugute kommt, die zunächst positiv geotropisch in das Erdreich versenkt werden, um sich dann mitunter nach den verschiedensten Richtungen durch den Boden hindurchzubohren und aufs neue ans Tageslicht zu gelangen. Die durch Konzentrierung der leitenden Elemente in die Mitte des Organs hergestellte Zugfestigkeit befähigt die Bodenstolonen zu genügend fester Verankerung der Pflanzen

1) Konzentrierte Chromsäure löst nach Zimmermann (Die botan. Mikrotechnik, pag. 148) die verkorkten Membranen entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung, während, abgesehen von der Pilzzellulose, alle anderen Zellulosemodifikationen von dieser Säure schon nach kurzer Zeit aufgelöst werden.

im Erdreiche. Infolge ihrer peitschenartigen Elastizität können die an der Luft wachsenden Organe, durch Verbiegung aus ihrer Lage gebracht, leicht in dieselbe zurückkehren. In den älteren Partien stellt endlich die Gesamtheit der Luft- und Bodenstolonen eines Stockes ein durch den Holzmantel gegen Quetschungen und durch den Korkmantel gegen allzustarken Feuchtigkeitsverlust wohl geschütztes Kanalsystem zur Leitung von Wasser und Baustoffen dar. Wir finden demnach im anatomischen Baue Einrichtungen, die den verschiedenen Anforderungen, welche die Pflanze an diese Organe stellt, in bester Weise entsprechen. Daß bei derartiger Ausgestaltung der Gewebe von adventiven Bildungen an den Ausläufern von Nephrolepis nicht leicht die Rede sein kann, ist einleuchtend, und es wird die rege, organbildende Tätigkeit der Vegetationsspitze umso verständlicher.

Durch den Vergleich der Figuren 11 und 12 auf Tafel III, welche beide den Querschnitt durch ältere, gebräunte Stücke von Ausläufern (Fig. 11 meiner Versuchspflanze, Fig. 12 einer aus Messina bezogenen N. cordifolia entstammend) bei derselben Vergrößernng darstellen, soll ersichtlich gemacht werden, daß der Querdurchmesser dieser Organe ein verschiedener sein kann, was jedoch nicht auf Verschiedenheit in der Anzahl der einzelnen Zellen, sondern auf Verschiedenheit in der Größe der Gewebselemente zurückzuführen ist. Endlich soll nicht unerwähnt bleiben, daß der Querdurchmesser der älteren Ausläuferstücke mit abgestorbener Rinde stets etwas kleiner ist, als der Durchmesser der jungen grünen Teile mit safterfüllter Rinde.

Zusammenfassung.

1. Schickt sich ein Ausläufer einer auf dem Erdboden wachsenden Pflanze von Nephrolepis an, Blätter zu bilden, mithin zu der normalen Achse einer Tochterpflanze zu werden, so erzeugt der Vegetationspunkt des Ausläufers vor der Anlage des ersten Wedels rasch nacheinander vier bis sechs Seitenstolonen.

2. Die vor dem ersten Wedel angelegten Seitenstolonen wachsen positiv geotropisch in das Erdreich, erzeugen reichlich Wurzeln und sorgen auf diese Weise für die Befestigung der jungen Pflanze und für die Ausnützung der in der Umgebung des neuen Individuums sich ausbreitenden Erdscholle.

3. Erst nachdem die junge Pflanze durch die Tätigkeit der Bodenstolonen genügend gekräftigt ist, wachsen die zwischen den Wedeln angelegten Seitenstolonen hervor, um zumeist in horizontaler Richtung als Luftstolonen am Boden fortzukriechen und für die vegetative Vermehrung zu sorgen.

4. Die Bodenstolonen sistieren nach Erreichung einer bestimmten Länge ihr Wachstum. Unter Umständen erfolgt diese Sistierung nicht, und es kann eine Umstimmung der ursprünglich positiv geotropischen Organe eintreten; scheinbar regellos krümmen sie sich dahin und dorthin und können endlich ans Tageslicht zurückgelangen, um als horizontale Ausläufer weiterzuwachsen.

5. Es gelingt, diese Umstimmung hervorzurufen, wenn der horizontale, die Tochterpflanzen tragende Ausläufer dekapitiert wird. Die Bodenstolonen der in der Nähe der Dekapitationsstelle befindlichen Tochterpflanze verlassen in diesem Falle ihre eingeschlagene Richtung und gelangen durch Wachstumskrümmungen immer mehr in eine horizontale Lage, in welcher sie als Luftstolonen weiterwachsen. Es werden demnach die zur Befestigung und Ernährung der Tochterpflanze dienenden Organe in den Dienst des Gesamtstockes gestellt.

6. Will man mit Velenovský die blattlosen Stolonen von Nephrolepis als Organe sui generis auffassen, so entspricht für die zuerst angelegten, die Bewurzelung der jungen Pflanzen besorgenden, in das Erdreich eindringenden Ausläufer der vom genannten Autor für die Nephrolepisstolonen eingeführte Name „Achsenträger“ nicht; es wären vielmehr unter der angeführten Voraussetzung die Bodenstolonen als „Wurzelträger“ zu bezeichnen.

7. Die Anlage sämtlicher Stolonen, mögen dieselben von der beblätterten Achse oder vom blattlosen Ausläufer erzeugt werden, erfolgt am Vegetationspunkte. Die wenigsten derselben setzen sofort mit einem intensiven Wachstume ein, es richtet sich vielmehr ihre weitere Entwicklung nach dem jeweiligen Bedürfnisse der Pflanze. Oft wachsen die am Vegetationspunkte angelegten Seitenzweige erst aus ganz alten Teilen der Achse oder eines Ausläufers hervor.

8. Auch die Wurzeln werden sämtlich am Vegetationspunkte angelegt und entwickeln sich, wie Lachmann gefunden, aus einer Zelle jener Initialschicht, aus welcher sich in der Folge Parenchymscheide und Endodermis des zentralen Gefäßbündels differenzieren. Die ersten Kalotten für die Wurzelhaube werden jedoch nicht, wie Lachmann mitteilt, von der Wurzelmutterzelle, sondern von Initialzellen des Rindengewebes und der Epidermis abgeschnitten.

9. Das Rindengewebe ist bei Luftstolonen oft noch in einer Entfernung von einigen Dezimetern von der Spitze lebend, bei ausgewachsenen Bodenstolonen erreicht der Teil mit lebender Rinde mitunter nur die Länge von 1 cm. Im übrigen ist der anatomische Bau der Luft- und Bodenstolonen vollkommen gleich. Da die lebende Rinde der Luft-

stolonen reichlich Chlorophyll führt und von Interzellularräumen, die mit den gut entwickelten Atemhöhlen der zahlreichen Spaltöffnungen kommunizieren, durchzogen ist, kommt die assimilatorische Leistung derselben für das Leben des Organismus jedenfalls in Betracht.

10. Die peitschenartige Elastizität und die drahtartige Beschaffenheit der Ausläufer wird durch die Ausbildung eines subepidermalen, geschlossenen, aus 6—7 Zellschichten mit verholzten Membranen bestehenden Hohlzylinders, in welchem unter den Spaltöffnungen für einen leichteren Gasaustausch Lücken freigelassen sind, hergestellt.

11. Die Gesamtheit der ausgewachsenen Boden- und Luftstolonen ist ein durch den peripheren Holzmantel gegen jede Quetschung und durch die zwei innersten verkorkten Zellschichten der Rinde gegen Feuchtigkeitsverlust geschütztes, die einzelnen Individuen miteinander und den ganzen Stock mit dem nahrungspendenden Boden verbindendes Kanalsystem.

Es wäre zum Schlusse noch die Frage aufzuwerfen, ob wirklich eine Notwendigkeit vorliegt, den blattlosen Ausläufern von Nephrolepis mit Velenovský in morphologischer Beziehung dieselbe Bedeutung zuzusprechen wie den Wurzelträgern der Selaginellen.

Nach Bruchmann[1]) sind die Wurzelträger der Selaginellen nicht den Sprossen ihrer Pflanzen gleich, „sie sind aber umgestaltete metamorphosierte Sprosse, die nach Maßgabe ihrer Aufgabe modifiziert erscheinen". Goebels[2]) Auffassung der Wurzelträger schließt sich an die Bruchmanns an; es hat jedoch diese Auffassung nicht den Sinn, als würden die Wurzelträger phylogenetisch als blattlos gewordene Sprosse angesehen, Sie besagt vielmehr, daß die Wurzelträger Organe sind, die zwischen Wurzel und Sproß stehen, in ihrer inneren Beschaffenheit jedoch den Sprossen näher liegen als den Wurzeln.

Es ist nun, wie ich glaube, nach dem bisherigen Tatsachenmaterial kein ausreichender Grund vorhanden, auch die Ausläufer von Nephrolepis in diese Organgruppe einzureihen. Sproßartige Anlage verbunden mit Blattlosigkeit ist in der Tat sowohl den Wurzelträgern als auch den Ausläufern gemeinsam, ja es sind die in das Erdreich wachsenden Stolonen von Nephrolepis, wie ich gezeigt habe, ihrer Funktion nach

---

1) Vergl. Bruchmanns vorletzte Publikation: Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. (Flora, Bd. XCV, Ergänzungsband zu 1905, pag. 165).

2) Goebel, Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen (Flora, Bd. XCV, Ergänzungsband zu 1905, pag. 209).

sogar tatsächlich „Wurzelträger". Während aber die Selaginellen, obwohl denselben nachgewiesenermaßen die Fähigkeit zukommt, ihre Wurzelträger in beblätterte Achsen umzuwandeln, diese Umwandlung nur in seltenen Fällen, unter ganz besonderen Umständen und niemals regelmäßig an jeder Pflanze vollziehen, treffen wir an jedem Nephrolepis-individuum der untersuchten Typen Ausläufer, deren Spitzen zur Blattbildung geschritten sind. Es ist also diese Erscheinung bei Nephrolepis eine allgemeine und regelmäßig auftretende. Mich dünkt, so ganz dieselbe Bedeutung für die morphologische Taxierung kann man der Beblätterung des Ausläufers und der Blattbildung des Wurzelträgers nicht beimessen. Wenn aber Velenovský das blattfreie Stück des Ausläufers anders morphologisch deutet als das beblätterte, das blattfreie Stück als den Träger des beblätterten Abschnittes, der Achse, bezeichnet, so scheint mir etwas auseinandergerissen, was doch eigentlich eine Einheit darstellt.

Die Tatsache, daß an jedem Individuum regelmäßig Ausläuferspitzen mit der Btattbildung einsetzen, und daß auch umgekehrt ein Blattsegmente bildender Scheitel diese Tätigkeit unter Umständen wieder sistiert und in der Folge, wie Lachmann[1]) hervorgehoben hat, eine Strecke weit als Scheitel eines blattlosen Stolo wächst, um dann neuerdings an günstigerer Stelle eine beblätterte Achse zu inaugurieren, läßt es mir unter Mitberücksichtigung der entwicklungsgeschichtlichen Momente und der Verzweigung geraten erscheinen, bei der alten Auffassung zu bleiben, nach welcher die Stolonen von Nephrolepis als Sprosse anzusehen sind, die sich im Laufe der Entwicklung den verschiedenen Funktionen (vegetative Verbreitung der Art, Befestigung der jungen Individuen im Boden, Wurzelbildung, Wasser- und Zuckerspeicherung) entsprechend modifiziert haben.

Innsbruck, botanisches Institut der Universität,
in den Ostertagen 1906.

---

1) Recherches sur la morph. et l'anatom. des Fougères, Tome CI des Compt. rend., pag. 603 ff. und Contribution à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 149—150.

Tafel-Erklärung.

Tafel III.

1. Stück eines horizontalen Ausläufers von Nephrolepis cordifolia (L.) Presl.[1]), welches die Tochterpflanzen pf_1 bis pf_6 und die in den Boden wachsenden Stolonen st_1 und st_2 trägt. Bei *d* wurde der Ausläufer, als er noch in Verbindung mit der Mutterpflanze gestanden, dekapitiert. Über den Zweck dieses Experimentes ist der Text zu vergleichen. ($^1/_5$ der nat. Größe.)

2. Junge Tochterpflanze, von Spreuschuppen dicht bedeckt. *hst* horizontaler Ausläufer der Mutterpflanze; *st* Seitenstolo, der zur beblätterten Achse wird; st_1, st_2 Stoloanlagen von *st*. (Etwas über natürl. Größe.)

3. Tochterpflanze auf gleicher Stufe der Entwicklung wie in Fig. 2, die Spreuschuppen entfernt. w_1 erstes Blatt; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Etwas über natürl. Größe.)

4. Weiter entwickelte Tochterpflanze mit positiv geotropischen Bodenstolonen st_1 bis st_5; st_6 wächst horizontal; w_2 zweites Blatt; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Natürl. Größe.)

5. Tochterpflanze mit Bodenstolonen (st_1 bis st_4), die am Ende des intensivsten Wachstums angelangt sind. *wu* aus der Hauptachse der Tochterpflanze gewachsene Wurzel; *sh* Seitenhöcker des Stolo st_1; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Natürl. Größe.)

6. Spitze eines am Ende des Wachstums angelangten Bodenstolo (*v*) mit Wurzeln (*wu*). (Natürl. Größe.)

7. Die der Dekapitationsstelle (*d*) des horizontalen Ausläufers (*hst*) zunächst gelegene Tochterpflanze mit ihren Stolonen; st_1 bis st_4 vor dem ersten Blatte (w_1), st_5 bis st_7 nach diesem Blatte angelegte Stolonen. (Natürl. Größe.)

8. Längsschnitt durch die Spitze eines mit der Blattbildung beginnenden Seitenstolo. *v* Vegetationspunkt; w_1 erstes Blatt; *st* nahezu gleichzeitig mit w_1 angelegter Seitenstolo, dessen Scheitel sich noch nicht über die Oberfläche der Mutterachse erhoben hat. (10 mal vergr.)

9. Längsschnitt durch die Spitze eines Luftstolo. *v* Scheitel; *wu* Wurzel; *wg* deren Gefäßbündel. (34 mal vergr.)

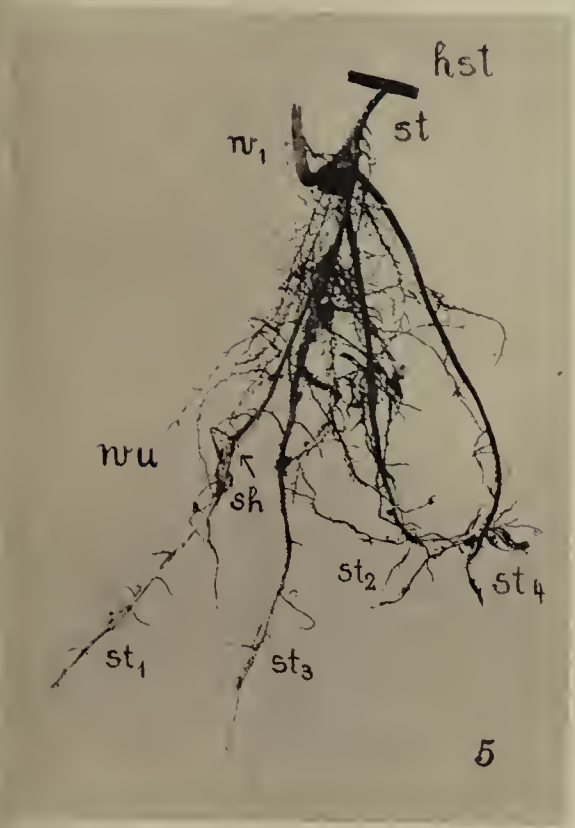
10. Längsschnitt durch die Spitze eines Bodenstolo. Bezeichnungen wie in Fig. 9. (10 mal vergr.)

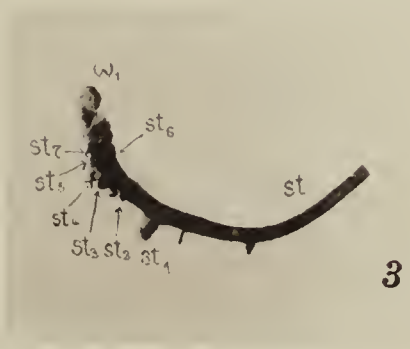
11. und 12. Querschnitte durch alte Ausläuferpartien von zwei verschiedenen Pflanzen der N. cordifolia[2]). *h* subepidermaler Holzmantel; *k* zweischichtiger Korkmantel. (Beide Figuren 10 mal vergr.)

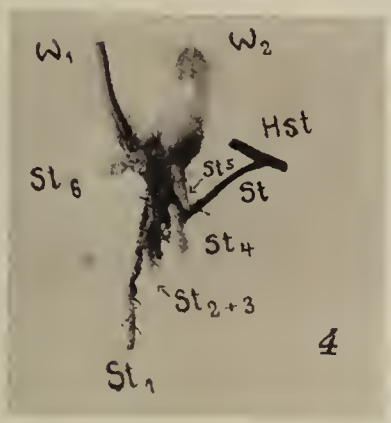
---

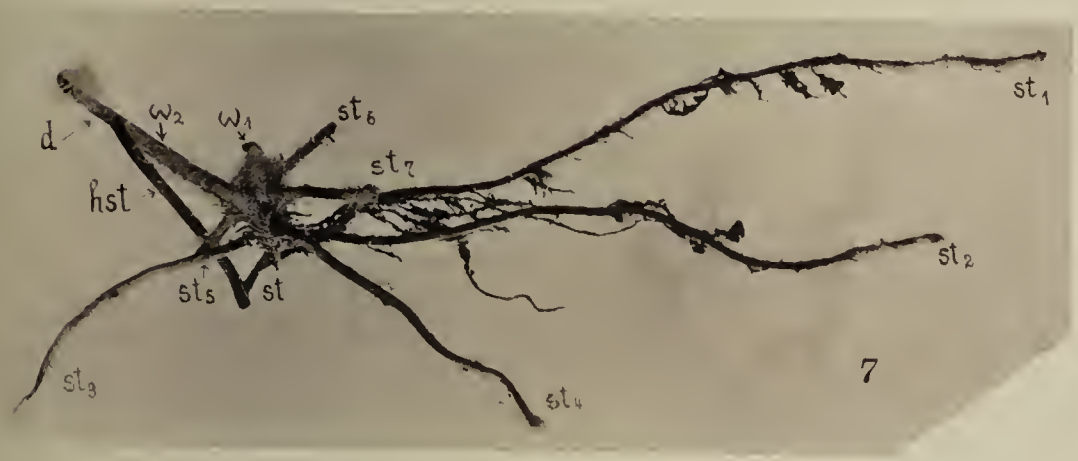
1) Das Exemplar hat an keinem Ausläufer die bekannten Knollen ausgebildet und dürfte eine besondere Form der N. cordifolia sein; vergl. die Fußnote auf pag. 453.

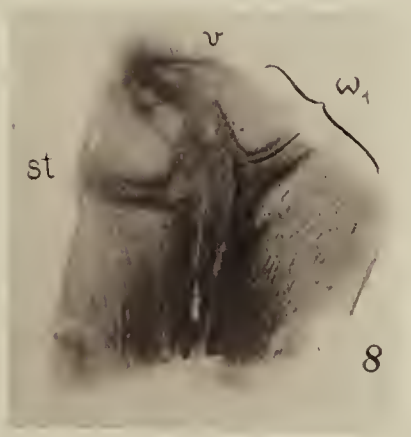
2) Fig. 11 stammt von meiner Versuchspflanze, Fig. 12 von einer aus Messina bezogenen, knollenbildenden Nephrolepis cordifolia.

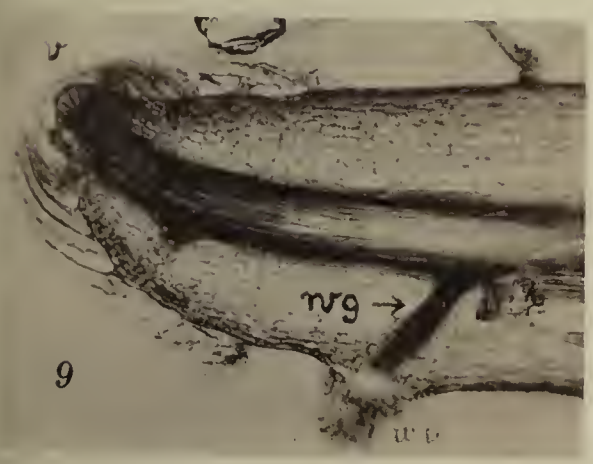


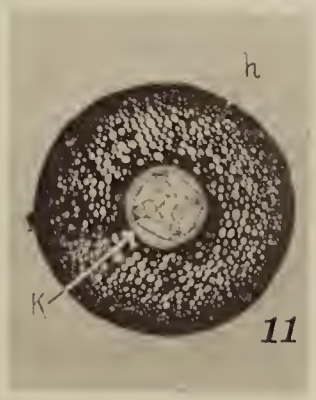








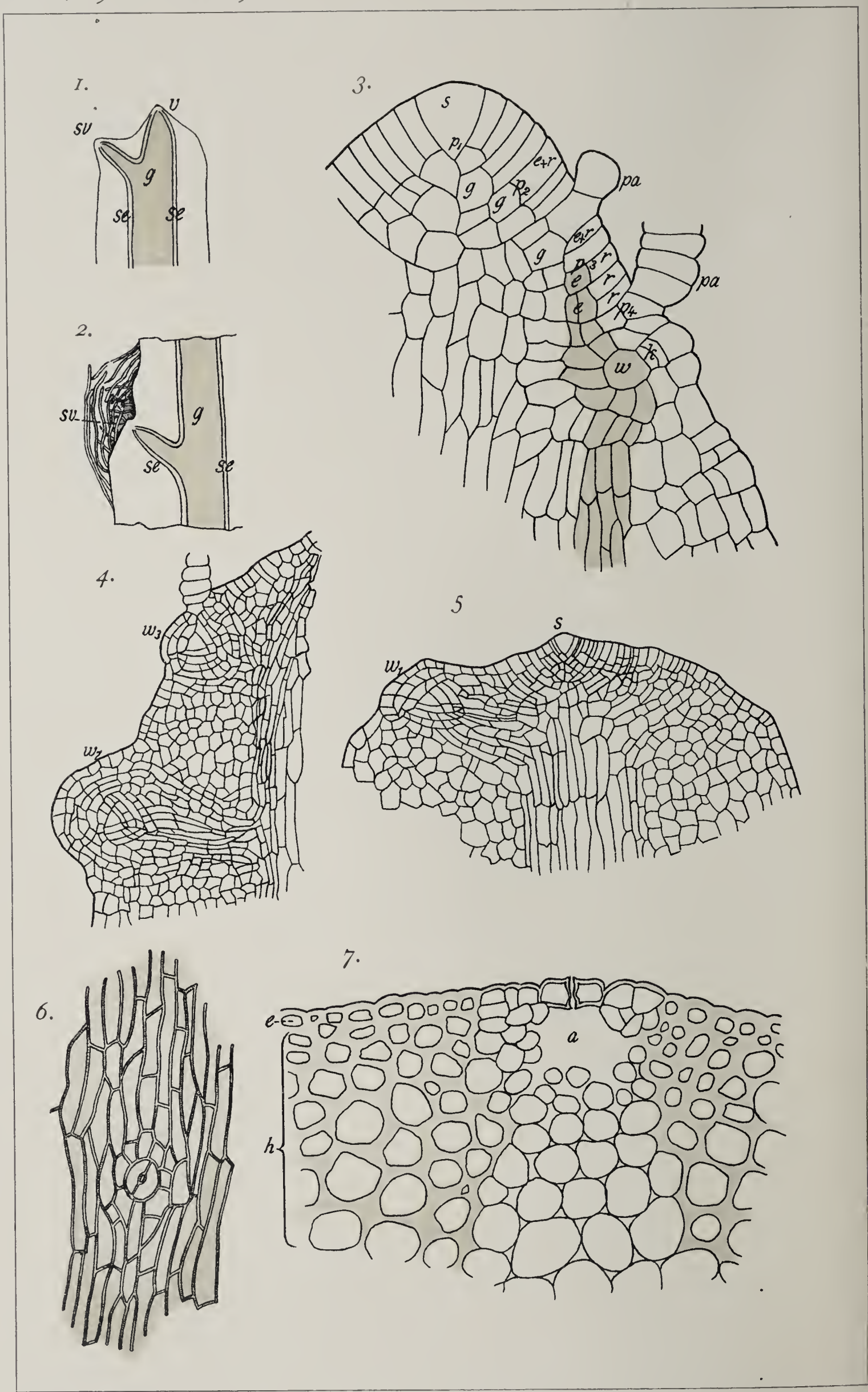




:h.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.



Sperlich del. Verlag von **Gustav Fischer**, Jena. P. Weise, Lith., Jena.

Tafel IV.

1. Schematischer Längsschnitt durch das gegabelte Ende eines Luftstolo. *v* Scheitel des Luftstolo; *sv* Scheitel der Seitenanlage; *g* Gefäßbündel; *se* Scheide und Endodermis. (12 mal vergr.).

2. Schematischer Längsschnitt durch ein altes Ausläuferstück mit ruhender Knospe *sv*; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1. (12 mal vergr.).

3. Vegetationsspitze mit Wurzelanlage eines Luftstolo. *s* Scheitelzelle; p_1 bis p_4 nach einander auftretende perikline Teilungswände; *g* Initialen für Bündelelemente; *e*+*r* Initialen für Scheide, Endodermis und Rinde; *e* Initialen für Scheide und Endodermis; *r* Initialen für Rinde und Epidermis; *w* Wurzelinitiale; *k* Anlage der Wurzelhaube; *pa* Spreuschuppen. (187 mal vergr.).

4. Längsschnitt durch ein unter der Spitze gelegenes Stück des Ausläufers mit vorgeschrittenen Wurzelbildungen (w_3 und w_7). (93 mal vergr.).

5. Längsschnitt durch die Spitze eines am Ende des intensivsten Wachstums angelangten Bodenstolo. (93 mal vergr.).

6. Vergrößerte Darstellung der an älteren Stolopartien erscheinenden hellen Punkte von lentizellenartiger Gestalt in Aufsicht. Im Bereiche der hellen Fläche sind die subepidermalen Zellen unverholzt. (93 mal vergr.).

7. Querschnitt durch den Stolo im Bereiche einer Spaltöffnung, *e* Epidermis; *h* subepidermaler Holzring; *a* Atemhöhle; die darunterliegenden Zellen dünnwandig und unverholzt. (187 mal vergr.).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Sperlich Adolf

Artikel/Article: Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis 451-473