Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von Nephrolepis.

Von **Adolf Sperlich.**

(Mit Tafel VIII und 6 Abbildungen im Text).

Im zweiten Hefte des 96. Bandes dieser Zeitschrift habe ich gezeigt, daß bei Tochterpflanzen von Nephrolepis, die aus Seitenzweigen der Ausläufer einer Mutterpflanze entstehen, vor der Anlage des ersten Blattes und zugleich mit den ersten Blättern Stolonen entwickelt werden, die in das Erdreich hineinwachsen und nach Erreichung einer bestimmten Länge gewöhnlich ihr Wachstum beschließen. Aufgabe dieser Stolonen ist die Bildung von Wurzeln. Erst nachdem das neue Individuum durch die Tätigkeit dieser Wurzelbildner genügend gekräftigt und von der Mutterpflanze unabhängig geworden ist, setzt die Ausbildung langer, oft weitausgreifender Stolonen ein[1]). Schon damals gab ich der Vermutung Ausdruck, daß sich bei einem aus dem Prothallium stammenden Pflänzchen des genannten Farnes ähnliche Verhältnisse dürften feststellen lassen. Damit trat ich teilweise in Gegensatz zu Velenovský, welcher angibt[2]), daß die junge Pflanze von Nephrolepis ein normales Rhizom besitzt (d. h. ein Rhizom, das keine Ausläufer treibt), und daß erst im vorgeschrittenen Alter die langen blattlosen Ausläufer hervorsprossen.

Meine Kulturen von Nephrolepis gestatten mir nunmehr die Frage nach dem Zeitpunkte der Entstehung des ersten Stolo und nach der Funktion der erstentwickelten Ausläufer beim Keimpflänzchen zu beantworten. Gleichzeitig ermöglichte mir ein reiches Material das Studium der Stoloanlage am Vegetationspunkte und ihrer Beziehung zu Blattanlage und Segmentierung der Stammscheitelzelle unseres Farnes.

Es hat zwar schon Lachmann[3]) mitgeteilt, daß sich der Stolo in nächster Nähe des Vegetationspunktes aus einer Initiale entwickelt, welche der äußersten Zellschichte angehört, doch schien mir ein etwas näheres Eingehen in die Sache schon deshalb erwünscht, da über die Verzweigung radiär gebauter Farne meines Wissens keine genaueren

---

1) Sperlich, Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis. Flora 1906, Bd. XCVI, H. 2, pag. 453—459.

2) Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I. Prag 1905, pag. 234.

3) Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères. Lyon 1889, pag. 155.

Angaben bestehen[1]). Daß aber die Stolonenbildung nichts anderes als eine Achsenverzweigung ist, kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen: die einfachen Versuche Heinrichers[2]) haben die schon seinerzeit von Lachmann mit Erfolg verfochtene Sproßnatur der Ausläufer in einwandfreier Weise erwiesen.

Durch epiphytische Kultur des Farnes trachtete ich endlich, den Einfluß des Epiphytismus auf die Stolonenentwicklung so gut als möglich kennen zu lernen.

Auch diesmal arbeitete ich mit Deszendenten der aus dem Hamburger Garten bezogenen Nephrolepis tuberosa Presl., welche Heinricher infolge ihrer erwiesenen Unfähigkeit zur Knollenbildung N. cordifolia, subspezies b etuberosa benannt hat[3]).

I. Wann treibt die Keimpflanze von Nephrolepis den ersten Ausläufer? — Funktion der erstentwickelten Stolonen. — Künstliche Rhizomverzweigung.

Die Sporen, welche zur Aussaat am 16. Dezember 1905 verwendet wurden, entstammten dem kräftigsten Wedel der aus dem Hamburger Garten bezogenen Pflanze. Dank der Vorsicht, die sowohl bei der Sporenernte als auch bei Beschickung der Keimschüsseln gewaltet hatte, erwuchs eine vollkommen reine Kultur. Erst am 23. Jänner 1906, also nach mehr als einem Monate, konnte in den Gefäßen bei Lupenbetrachtung die beginnende Sporenkeimung festgestellt werden; die Entwicklung der Keimpflänzchen aus den Prothallien ließ weitere 3 Monate auf sich warten. Die ersten sechs Pflänzchen wurden am 30. April in separate Geschirre pikiert, weitere folgten bald nach; die letzten Keimungen wurden Mitte Juni verzeichnet. Mittlerweile konnte an den

---

1) „In welcher Weise aber die Anlage von Seitensprossen stattfindet, ist für die radiär gebauten Farne noch nicht festgestellt worden, wahrscheinlich erfolgt sie wohl in ähnlicher resp. analoger Weise wie bei den dorsiventralen Farnen“, schreibt Sadebeck in seiner Pteridophytenbearbeitung. Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. I, Abtl. 4, pag. 43.

2) Heinricher, Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis. Flora 1907, Bd. XCVII, H. 1, pag. 57, 63 u. 73.

3) Heinricher unterscheidet auf Grund seiner Beobachtungen und der Literaturangaben zwei Subspezies der Nephrolepis cordifolia (L.) Presl. = N. tuberosa (Bory Willd) Presl.: eine knollenbildende Unterart, N. cordifolia, subsp. a tuberosa und eine knollenlose Unterart, N. cordifolia, subsp. b etuberosa. Überdies scheinen, wie Heinricher nachgewiesen, unter der Bezeichnung N. cordifolia = tuberosa mehrere verschiedene Arten oder Rassen zusammengeworfen zu werden. A. a. O. pag. 67—71. Meine Kulturen haben Heinrichers Nachweis der Unfähigkeit zur Knollenbildung bei dieser Art oder Unterart bestätigt.

zuerst hervorgewachsenen Farnpflänzchen die Organentwicklung verfolgt werden.

Auf das erste Blatt folgt das zweite und dritte sehr bald. Nach diesem Schritte, der sich bei allen Individuen in gleicher Weise vollzieht, sind in der Weiterentwicklung zwei Fälle möglich: es folgt dem dritten Blatte entweder sofort der erste Stolo oder zunächst das vierte Blatt und nach diesem erst der Ausläufer. Bei den am 30. April pikierten Individuen beobachtete ich den ersten Stolo am 19. Juni. Ist man mit dem Objekte einigermaßen vertraut, so kann das Organ unmöglich mit den sich gleichzeitig entwickelnden Wurzeln verwechselt werden. Ein Pflänzchen mit ausgebildetem ersten Stolo zeigt Fig. 1 auf Tafel VIII. Der abwärts strebende Stolo (*st*) wurde nach dem dritten Blatte (b_3) und vor dem in Entwicklung begriffenen vierten Blatte (b_4) angelegt. Links ist das verschrumpfte erste Blatt erkennbar, das zweite Blatt ist abgefallen. Um die aufeinander folgenden Blätter der Keimpflanze von Nephrolepis ihrer Gestalt nach zu zeigen und auf diese Art durch Vergleich das Erkennen der Rangordnung der in den Figuren abgebildeten ersten Blätter einigermaßen zu ermöglichen, habe ich Fig. 2 auf Taf. VIII hergestellt. Das sechsblättrige Pflänzchen ist so gelegt, daß die Blätter b_2 bis b_5 der Fläche nach sichtbar sind; das erste Blatt fehlt, b_6 ist in Entwicklung. Selbst ohne Farbenwirkung läßt sich überdies der in der Figur erkennbare Stolo (*st*) von den beiläufig gleich langen Wurzeln (*w*) leicht unterscheiden.

Ist der erste Ausläufer gebildet, so folgt zunächst auf jedes weitere Blatt je ein neuer Stolo; es hat demnach eine Pflanze mit sechs Blättern drei oder zwei entwickelte Stolonen, je nachdem der erste Stolo nach dem dritten oder nach dem vierten Blatt entstanden ist. Wenn das sechste Blatt eine bestimmte Größe erreicht hat, so wird auch der nach diesem Blatte angelegte Ausläufer bemerkbar. Dies Stadium zeigt Fig. 3 auf Taf. VIII. Von den Blättern sind die ersten drei abgefallen, ein Blick auf Fig. 2 lehrt, daß wir b_4, b_5 und das in Entwicklung begriffene b_6 vor uns haben. Neben st_1 und st_2 ist auch der nach b_6 gebildete Ausläufer st_3 als kleiner Stummel zu sehen.

Die regelmäßige Aufeinanderfolge von Blatt- und Seitenachse hält sich indes nicht lange. Das drei Monate alte Individuum in Fig. 4 auf Tafel VIII zeigt eine der Blattzahl nicht entsprechende Anzahl von Ausläufern. Mit Ausnahme der Organe, welche nach dem noch eingerollten Blatte (b_9) angelegt wurden, sind alle Stolonen der Pflanze im Bilde erkenntlich; wir zählen deren sieben. Da der erste Stolo nachweislich auf das dritte Blatt gefolgt ist, so entspräche dem achten Blatte

nicht st_7, sondern erst st_6. Es müssen demnach im Laufe der Entwicklung zwei Stolonen nacheinander angelegt worden sein. Wie später bei Behandlung der Organanlagen am Vegetationspunkte näher gezeigt werden soll, kann dies in der Tat bei weiter vorgeschrittenen Pflanzen öfter festgestellt werden. Desgleichen ist die direkte Aufeinanderfolge zweier, vielleicht auch mehrerer Blätter bei etwas älteren Individuen nicht selten. Rücksichtlich des Längenwachstums der Seitensprosse darf nicht außer Acht gelassen werden, daß in vielen Fällen der angelegte Stolo entweder gar nicht oder nur ein ganz kurzes Stück wächst und dann bis auf weiteres das Wachstum sistiert. In solchen Fällen kann die Anwesenheit der Organe selbstverständlich nur mit Hilfe des Präpariermikroskopes, unter welchem sie leicht erkenntlich sind, festgestellt werden. Daß die Pflanze bemüssigt ist, derartige schlafende Augen unter Umständen zu aktivieren, habe ich schon in meiner ersten Schrift über diesen Gegenstand hervorgehoben [1]).

Die oben geschilderten Verhältnisse ließen sich an jedem Individuum, das sich aus dem Prothallium entwickelte, verfolgen. Es ergibt sich demnach: Schon die Keimpflanze von Nephrolepis treibt seitliche Sproßorgane, die bekannten Stolonen; die Anlage dieser Organe setzt sehr bald ein, der erste Stolo ist entweder das dritte oder das vierte Seitengebilde des Stammscheitels.

Die Figuren 1, 2, 3 und 4 auf Tafel VIII zeigen, daß die erstangelegten Stolonen das Bestreben haben, in das Erdreich hineinzuwachsen. Das Eindringen in den Boden geschieht in den seltensten Fällen mit der Richtung der Schwerkraft [2]), es werden im Längsverlaufe der Organe verschiedene Krümmungen sichtbar wie beispielsweise bei st_3 und st_4 in Fig. 4. Bei all dem scheinbaren Mangel an Gesetzmäßigkeit bleibt aber doch die Tendenz, möglichst das Erdreich zu durchwachsen an jedem Ausläufer der Keimpflanze erkennbar. Selbst st_5, der sich anschickt, horizontal weiterzuwachsen, dürfte von der eingeschlagenen Richtung noch abweichen, um sich in den Boden einzubohren. Man kann sagen, daß sich bei größeren Individuen durch-

---

1) Vergl. Sperlich, a. a. O. pag. 463—464.

2) Bei Pflanzen, die sich aus Seitenzweigen des Ausläufers einer Mutterpflanze entwickeln, erfolgt das Eindringen der Wurzelstolonen oft streng in der Schwerkraftsrichtung. Erfahrungen, die ich bei epiphytischer Kultur der Pflanzen gemacht, zwingen mich meine einmal gefaßte Meinung über den positiven Geotropismus der Wurzelstolonen (vergl. a. a. O. S. 454 u. 458, Taf. III, Fig. 4 u. 5) zu ändern oder wenigstens einzuschränken; doch davon später.

schnittlich 10 Stolonen im Erdreiche befinden und hier durch reiche Anlage von Wurzeln für Verankerung und Nahrungsaufnahme sorgen. Daß die Zahl dieser Wurzelbildner auch noch späterhin im Laufe der Weiterentwicklung einer kräftigen Pflanze sich vergrößert, ist leicht begreiflich. Es obliegen somit die erstangelegten Stolonen des jungen, aus dem Vorkeime sich entwickelnden Individuums der gleichen Aufgabe, wie ich sie a. a. O. für die ersten Seitensprosse der auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Tochterpflanze geschildert habe. Erst Stolonen, welche nach erfolgter Erstarkung der Pflanze hervorwachsen, können zu langen drahtartigen Gebilden werden, die für die Ausbreitung des Stockes Sorge tragen. So behält Velenovský mit dem zweiten Teile seiner Aussage Recht; die ersten Stolonen, die Wurzelbildner der jungen Pflanze, sind ihm entgangen. Berücksichtigt man die wurzelbildende Tätigkeit der ersten Ausläufer, so wird die Zeitfolge ihrer Anlage und Entwicklung im Zusammenhange mit der Blattbildung verständlich. Solange das Pflänzchen nur kleine Blätter trägt, genügt die Ausbildung je eines Stolo nach jedem Blatte, sein Längenwachstum ist ein geringes, die Zahl der an seinem Vegetationspunkte entstehenden Wurzeln keine große; treten aber an Stelle der Blätter, deren Scheitel sich bald erschöpft, die Wedel mit andauerndem Scheitelwachstume, dann sorgt die Pflanze durch wiederholte Stolonenanlage und dadurch, daß das Wachstum dieser Organe beschleunigt und die Zahl ihrer Wurzeln reichlich vermehrt wird, für eine der größeren Blattoberfläche adäquate Wasserzufuhr und für bessere Ausnützung des ernährenden Bodens. In Fig. 4. Tafel VIII scheint mir gerade der Zeitpunkt dieses Überganges aus der Jugendform in den Zustand der Erstarkung fixiert zu sein.

Die Tatsache, daß die Pflanze schon in ihrer ersten Jugend Stolonen entwickelt, daß der erste Seitensproß in vielen Fällen das dritte Seitengebilde des Stammscheitels ist, dünkt mir Anlaß genug zur Annahme, daß die Achsenverzweigung eine phyletisch alte Eigenschaft unseres Farnes ist. Dem folgt naturgemäß die Frage nach der ursprünglichen Beschaffenheit dieser Seitenzweige, die infolge ihrer Blattlosigkeit drei verschiedene Taxierungen haben erleiden müssen. Bedenkt man, daß den Organen die Fähigkeit zur Blattbildung nicht abgeht, daß auch, wie Heinricher nachgewiesen[1]), selbst die blattbildende Hauptachse des Individuums durch einfache Eingriffe die Gestalt des blattlosen Stolo annimmt, so drängt sich von selbst eine nor-

1) Heinricher, a. a. O. pag. 61—64.

mal beblätterte Achse als Urbild der Seitenzweige von Nephrolepis auf. Dies Bild hat für uns schon deshalb größte Wahrscheinlichkeit, da wir nun einmal nicht leicht davon ablassen können, im Sprosse vor allem den Träger der verschiedenen Blattgebilde zu sehen. Ich glaube nun weiter aus zwei Gründen annehmen zu können, daß das Durchwühlen des Erdreiches als solches, überdies das Durchwachsen des Bodens in Richtungen, die einer Blattentwicklung unter keinem Umstande günstig sein konnten, vielleicht auch die damit verbundene reichlichere Anlage von Wurzeln am Vegetationspunkte den Anlaß zur Blattlosigkeit gegeben, daß wir demnach in den Wurzelstolonen die älteste und ursprünglichste Modifikation der Seitenzweige von Nephrolepis zu erblicken haben: fürs erste befindet sich der an der Erdoberfläche oder knapp unter derselben wachsende Seitenzweig im allgemeinen in Bedingungen, die der Blattentwicklung in jeder Beziehung günstig sind — ein derartiger Zweig hat keine leicht erkennbare Veranlassung die Blattbildung zu sistieren — fürs zweite ist das mit der Bildung von Wurzeln verbundene Durchwühlen des Erdreiches die Funktion der jüngsten, der schon von der Keimpflanze gebildeten Seitenzweige. Auch scheint mir hiefür die Tatsache zu sprechen, daß es Heinricher durch Überschütten eines Rhizoms mit Erde gelungen ist, dasselbe in einen Stolo, der bloß in großen Abständen Blätter bildet, umzuwandeln [1]). Aus Regenerationsversuchen, die der genannte Forscher mit oberflächlich und bei Lichtabschluß ausgelegten Knollen angestellt hat [2]), ergibt sich, daß schon der Lichtentzug allein als formativer Reiz für die Ausbildung einer stoloartigen Achse genügt.

Was aber bestimmte Seitenzweige einst gezwungen, in das Erdreich einzudringen, das entzieht sich mangels jeder Anhaltspunkt gewährenden Tatsache der Erörterung.

Es ist klar, daß die Entwicklung der wurzelbildenden Seitenzweige, die man, wie ich schon einmal hervorgehoben [3]), ihrer Funktion nach mit Fug und Recht Wurzelträger nennen könnte, mit einer Reduktion in der Zahl der Wurzeln erster Ordnung verbunden sein mußte. Vergleicht man ein sich entwickelndes Nephrolepispflänzchen mit einem auf beiläufig gleicher Stufe stehenden Individuum einer anderen Farngattung, so sieht man, daß unsere Wurzelbildner die starken Wurzeln der übrigen Farne vollkommen ersetzen. Schon Lachmann macht auf die geringe Zahl von Wurzeln an der Hauptachse von Nephrolepis auf-

1) Vergl. a. a. O. pag. 61—64.
2) Vergl. a. a. O. pag. 64—65.
3) Sperlich, a. a. O. pag. 459 u. 469.

merksam[1]), ja auf pag. 9 seiner zitierten Farnwurzelstudie sagt er sogar: „Dans les Nephrolepis, les racines manquent[2]) ou sont rares sur la tige principale et sur ses branches dressées et feuillées". Demgegenüber muß ich hervorheben, daß dies nur rücksichtlich gut entwickelter Wurzeln gilt; ich werde im nächsten Abschnitte noch einmal Gelegenheit haben, auf die bedeutende wurzelbildende Tätigkeit der Hauptachse aufmerksam zu machen. Eine kräftige Weiterentwicklung der angelegten Wurzeln erfolgt nur in ganz seltenen Fällen.

Es war mir sehr daran gelegen, die von der jungen Achse angelegten ersten Seitensprosse künstlich zur Blattbildung zu zwingen, einerseits, um hiemit einen weiteren Belag für meine oben angeführte Annahme von der Abstammung der blattlosen Stolonen von beblätterten Achsen zu gewinnen, andererseits aber schon deshalb, weil die Ausläufer, welche heute normalerweise zur Blattbildung schreiten, stets Seitenzweige zweiter Ordnung, also Seitengebilde der hauptachsenbürtigen Ausläufer sind; daß ein direkt dem Rhizom entstammender Stolo Blätter triebe, ist mir nicht bekannt. Mit Rücksicht auf die große Plastizität[3]) der Achsenorgane von Nephrolepis war bei Anwendung eines experimentellen Eingriffes ein positives Resultat zu erwarten. Ich dachte an eine Verletzung des Vegetationspunktes der Hauptachse und seiner jüngsten Organanlagen. Durch einen Zufall erfolgte der geplante Eingriff von selbst. Mitte Jänner dieses Jahres — es herrschte gerade eine bedeutende Kälte — barst in der Nacht der Heizgang der warmen Kiste, in welcher sich meine Kulturen befanden. Der am frühen Morgen eintretende Gartengehilfe fand den ganzen Raum mit dichtem, erstickendem Kohlenqualme erfüllt. Dieser und wohl auch die Kälte, welche im Raume bis zur Wiederherstellung der Heizanlage währte, hatte alles Zartere, darunter auch einen großen Teil meiner Kulturen vernichtet. Anfangs März konnte ich feststellen, daß einzelne Pflänzchen noch am Leben waren, daß der Unfall nur die ausgebildeten Wedel derselben zugrunde gerichtet hatte; die meisten Individuen schienen vollends abgestorben. Nach Ablauf eines Monats unterzog ich die Kultur neuerdings einer Revision: bei einem Pflänzchen, das im März abgestorben schien, machte sich die Tätigkeit dreier Vegetationspunkte bemerkbar; bei einem zweiten erzeugten zwei Achsen neue Wedel.

---

1) Lachmann, a. a. O. pag. 9, 149 u. 157.

2) Im Original nicht gesperrt.

3) Diese wurde schon von Heinricher, a. a. O. pag. 63 und 73, besonders hervorgehoben.

Das erste dieser Individuen zeigt Fig. 5. auf Tafel VIII aus dem Topfe herauspräpariert. Die Aufnahme erfolgte anfangs Juni, also etwas über vier Monate nach dem Unfalle. Der vernichtete Vegetationspunkt befand sich mitten unter den noch erkennbaren Wedelstummeln *b*. Der kräftigste Trieb v_1 und der etwas schwächere v_2 sind Seitengebilde der ursprünglichen Hauptachse und hätten sich jedenfalls normalerweise zu Wurzelstolonen entwickelt; ihr blattfreies Stück mißt jetzt nur nach Millimetern. Der Trieb v_3 ist ein Seitentrieb von v_1 und hat fast unmittelbar nach seinem Hervorsprossen mit der Blattbildung begonnen. Die beiden Wurzelstolonen (*wst*) und die anderen sichtbaren Ausläufer sind wie v_3 Produkte von v_1. Die ursprünglichen Wurzelstolonen der Hauptachse sind desorganisiert, eingeschrumpft und im Wurzelgewirre nicht erkennbar. Auf diese Art haben wir im vorliegenden Falle regelrecht beblätterte Seitenzweige vor uns und wir können sagen: die Pflanze besitzt ein verzweigtes Rhizom mit normal beblätterten Seitenachsen. Ob das Experiment auch bei einem älteren Individuum gelungen wäre, bleibt fraglich, doch bin ich eher geneigt, ein negatives Resultat anzunehmen.

Der geschilderte Fall ist aber nicht nur ein neuer Beleg für die Sproßnatur der Stolonen, sondern scheint mir besonders als Stütze für meine Ansicht über die ursprüngliche Beschaffenheit dieser Organe verwertbar.

2. Anlage der Seitenzweige am Vegetationspunkte der Hauptachse.

Wie die unter dem Präpariermikroskope noch nachweisbare Achsenanlage am Vegetationspunkte aussieht, zeigen die Textfiguren 1, 2 und 3. Der Seitensproß erscheint als eine seitlich sich erhebende Warze an der Basis des jüngsten Blattes und bildet mit dem Blatte ein scheinbar vollkommen zusammenhängendes Ganzes. Das erkennt man an der in den Figuren 1 und 2 dargestellten Scheitelansicht, besonders gut aber an der Seitenansicht, die in Figur 3 gezeichnet ist.

Der Vegetationspunkt der angelegten Achse verrät sich durch einen hellen Fleck am Gipfel der Warze; um denselben ist ein Kranz kurzer, eben hervorgewachsener Spreuschuppen erkennbar, die erst dann mit einer kräftigeren Entwicklung einsetzen, wenn die Seitenachse den dichten Pelz der schützenden Spreuschuppen der Hauptachse durchbrochen hat. Fast regelmäßig überholt das Blatt im Wachstum den scheinbar zu seinem Körper gehörigen Seitenzweig. Durch Vergleich der Fig. 1, in welcher st_2 und b_5 beiläufig in gleichmäßiger Entwicklung erscheinen, mit der Fig. 2 und der dasselbe Objekt in anderer

Lage und Vergrößerung darstellenden Fig. 3 ergibt sich das Gesagte sofort. st_1 ist nicht über das Warzenstadium hinausgekommen, b_4 hat schon eine Länge von über 1 cm erreicht.

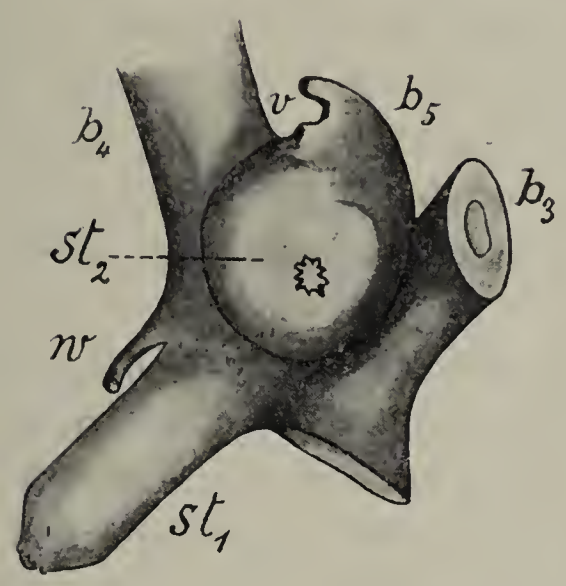


Fig. 1[1]). Vergrößerung 17.

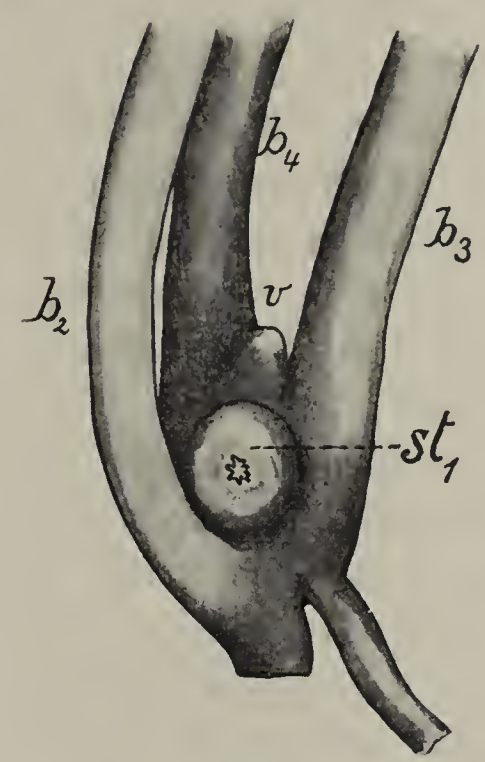


Fig. 2. Vergrößerung 17.

Nachdem das Seitenorgan die Warzengestalt erlangt hat, folgt in der Regel eine Ruheperiode, deren Dauer je nach dem Bedürfnisse des Individuums bald länger bald kürzer ausfällt. Damit hängt auch die Gestalt der Scheitelzelle des Organs in diesem Stadium zusammen: da keine Segmentierung erfolgt, ist es fast unmöglich, in der von ziemlich derben Membranen umschlossenen polygonalen Zelle die dreiseitige Achsenscheitelzelle eines Farnes zu erkennen.

Bevor nun diese Scheitelzelle mit intensiver Arbeit einsetzt, entwickelt sich vorzüglich durch Zellteilung und Streckung im Gewebe der Warze aus dieser zunächst ein kurzer zylindrischer Stummel, dessen Ende die Gestalt eines flachen

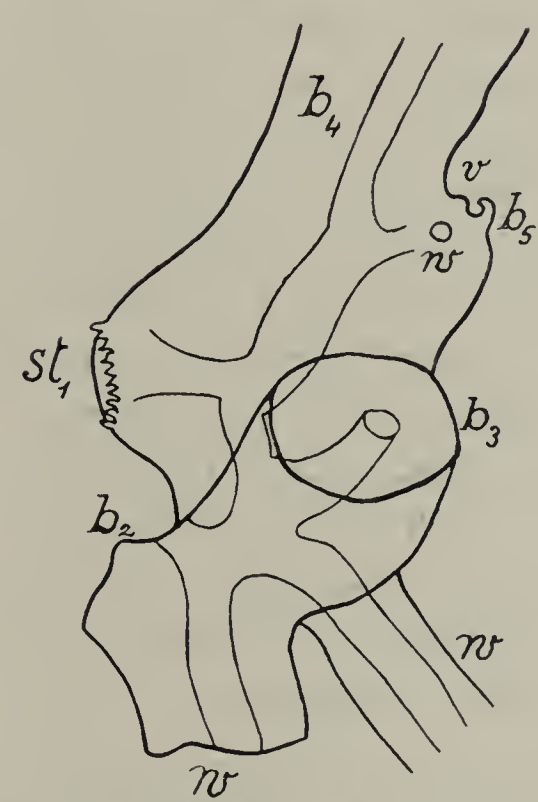


Fig. 3. Vergrößerung 33. Dasselbe Objekt wie in Fig. 2, um 90° gedreht, den Verlauf der Gefäßbündel zeigend, b_2 und b_3 abgeschnitten.

1) Bei allen Figuren bedeutet b_1 b_2 .... erstes, zweites usw. Blatt, st_1 st_2 .... erster, zweiter usw. Stolo, w Wurzel, v Vegetationspunkt. Bei sämtlichen Objekten wurden die Spreuschuppen fast vollständig entfernt, in den Zeichnungen sind sie überall weggelassen.

Kegels hat. Hiebei ist die Scheitelzelle vielleicht gar nicht beteiligt. Es sei hervorgehoben, daß durch diesen Schritt der ursprünglich stets seitlich an der Blattbasis befindliche Seitensproß sehr oft an die Außenseite des Blattes gerückt erscheint, wie das st_1 an b_4 in Fig. 1 sehr gut zeigt. So erklären sich auch die früheren Angaben der Forscher über den Ursprungsort der Stolonen. Lachmann schreibt[1]): „La tige dressée des Nephrolepis port au-dessous[2]) et à côté de ses feuilles, des organes considérés tantôt comme des stolons, tantôt comme des racines“ und Velenovský[3]): „Aus dem beblätterten Wurzelstock wachsen zwischen den Blättern (besonders unter[2]) den Blattbasen) dünne . . . Ausläufer.“

Die in den Figuren 1, 2 und 3 dargestellten Stadien der Seitenachsenentwicklung machen es überdies verständlich, daß Hofmeister wie bei Pteris auch bei Nephrolepis die Seitenzweige als Produkte der Blattbasen angesehen hat[4]), und ich muß gestehen, daß auch ich trotz Lachmanns ausdrücklicher Bemerkung[5]): „ . . . au dessous ou à côté de chaque feuille, il s'échappe de la tige même[6]) et non de la base au pétiole, comme le dit Hofmeister, un stolon qui s'allonge dans le sol ambiant“ zunächst aus diesen Bildern auf eine Beziehung zur Blattanlage geschlossen habe. Freilich nicht in dem Sinne wie Hofmeister[7]), welcher die Stolonen aus Adventivknospen entstehen läßt, die sich an den Blattbasen entwickeln; aber ich dachte an eine Initiale, die entweder ein sehr früher Deszendent der Blattscheitelzelle oder doch mit der Blattinitiale einem gemeinsamen Segmente der Rhizomscheitelzelle entstammt sein könnte. Die kurze, in der Einleitung vorliegender Schrift mitgeteilte Bemerkung Lachmanns über die Initiale des Stolo läßt diese Möglichkeiten immerhin zu, um so eher, als bildliche Darstellungen des Gegenstandes fehlen. Ich habe schon im ersten Abschnitte vorgreifend vom Stolo als von einem selbständigen Produkte des Hauptachsenscheitels gesprochen, im folgenden sei darauf näher eingegangen.

Vor allem ist zu bemerken, daß der Scheitel des Rhizoms niemals gleichzeitig eine größere Zahl von Segmenten aufweist, an welchen die

---

1) A. a. O. pag. 146.

2) Im Original nicht gesperrt.

3) A. a. O. pag. 232.

4) Hofmeister, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen II. Abhandl. der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaft 1857.

5) A. a. O. pag. 149.

6) Im Original nicht gesperrt.

7) A. a. O. pag. 651.

ersten aufeinanderfolgenden Stadien der Ausgestaltung im Segmente studiert werden könnten. Wenn man die entwicklungsgeschichtlichen Bilder Kleins oder Knys im Kopfe hat, so findet man sich anfangs gar nicht zurecht und glaubt immer, man müsse in das Zellengewirre der Scheitelansicht Segmentabgrenzungen hineinlegen. Aus einer großen Zahl von Präparaten lernte ich endlich die Tatsache kennen, daß eine neue Segmentierung der Scheitelzelle von Nephrolepis gewöhnlich erst dann erfolgt, wenn das vorhergehende Segment bereits eine sehr weitgehende Stufe erreicht hat.

Die Anlage des Seitenorgans im Segmente erfolgt, wie aus den Figuren 4 und 5 ersichtlich wird, sehr bald; nur wenige Zellen trennen die Initialen des neuen Organs von der Stammscheitelzelle. In den seltensten Fällen trifft man am Vegetationspunkte mehr als eine Anlage, sehr selten neben dieser eben abgeschnittene Segmente.

Fig. 4. Fig. 5.

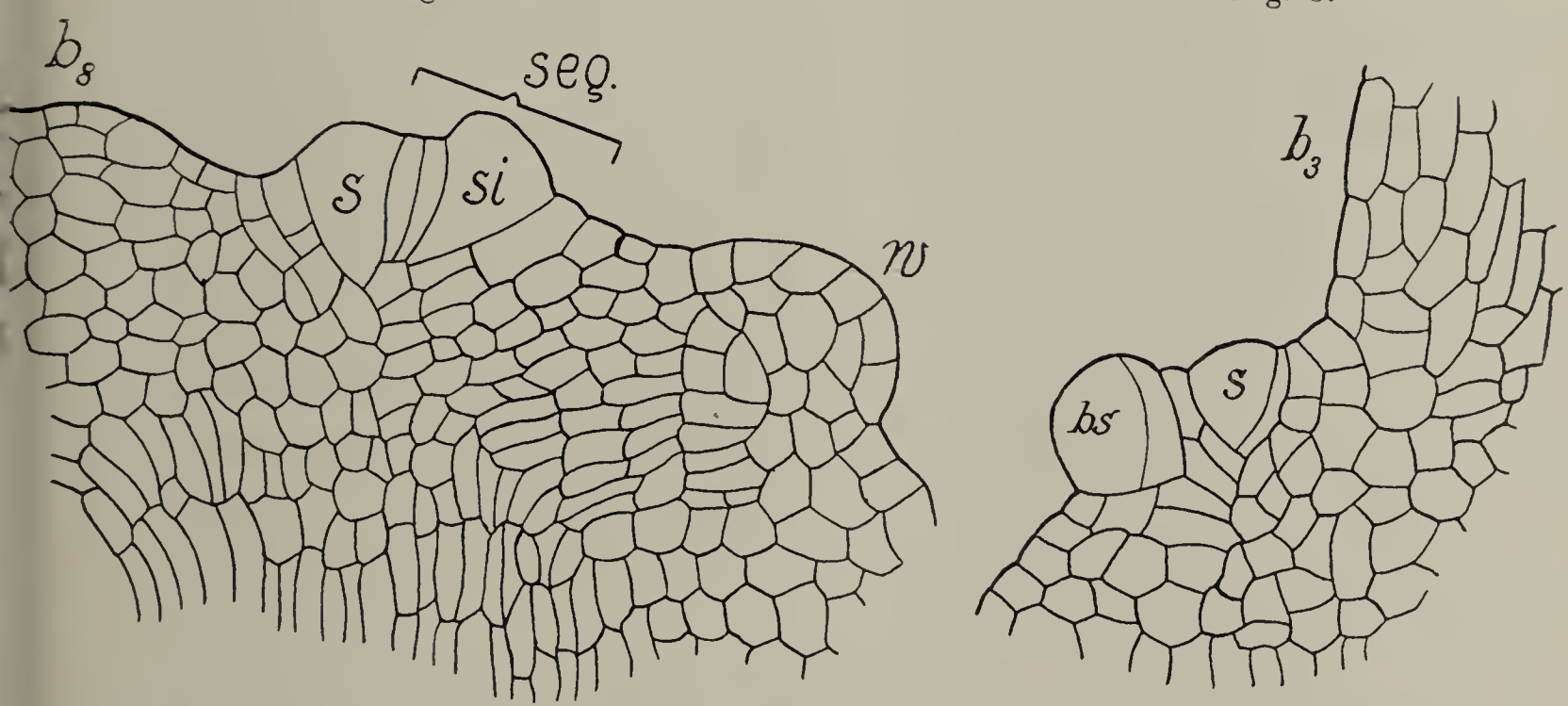


Fig. 4. Vergrößerung 250. Längsschnitt. *s* Rhizomscheitelzelle, *seg.* Segment, *si* Stoloinitiale.
Fig. 5. Vergrößerung 250. Längsschnitt. *s* Rhizomscheitelzelle, *bs* Blattscheitelzelle.

An den in Fig. 4 und 5 dargestellten Längsschnitten durch zwei verschiedene Stammscheitel ist der Unterschied zwischen der Blatt- und Sproßinitiale sehr gut erkennbar. Ganz im Gegensatze zu den Mutterzellen der Seitenzweige dorsiventraler Farne, welche nach Kleins Mitteilung[1]) sich sehr wenig oder gar nicht von den umgebenden Zellen abheben, so daß ihr Erkennen sehr schwierig wird, erreicht die Initial-

1) Klein, Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg. 1884, 42. Jahrg., pag. 584.

zelle der Nephrolepisstolonen sehr bald eine beträchtliche Größe und ist besonders an einem im richtigen Zeitpunkte geführten und gut orientierten Längsschnitte, wie Fig. 4 zeigt, auch abgesehen von ihrer Gestalt durch die gewaltige Vorwölbung ihrer Außenmembran und durch ihre bedeutende Tiefe charakterisiert. Für die Herstellung der eingangs geschilderten Warze liefert die Zelle nur wenige Segmente. In diesen und in den Schwesterzellen der Initiale erfolgende Teilungen machen aus dem ganzen Segmente des Rhizomscheitels (*seg.* in Fig. 4) das bekannte warzenartige Gebilde, welches dem mittlerweile aus dem nächsten Segmente der Stammscheitelzelle erwachsenen jungen Blatte seitlich aufsitzt. Vergleiche die Figuren 1, 2 und 3 auf S. 349.

Die Blattscheitelzelle entspricht, wie am Längsschnitt in Fig. 5 zu sehen, vollkommen dem bekannten Typus und differenziert sich nach einigen vorbereitenden Teilungen im Segmente ebenfalls sehr bald.

Schon im ersten Abschnitte dieser Arbeit habe ich auf die verhältnismäßig große Zahl der am Vegetationspunkte aus den Blattbasen hervorwachsenden Wurzeln aufmerksam gemacht. In Fig. 4 ist eine solche junge Wurzel neben dem sproßbildenden Segmente, allerdings nicht median getroffen, wiedergegeben. Ich habe schon erwähnt, daß die Weiterentwicklung der angelegten Wurzeln besonders bei gekräftigten Individuen infolge der Tätigkeit der Wurzelstolonen sehr bald nachläßt und früher oder später ganz aufhört.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß Blatt und Seitensproß nicht in demselben Segmente des Stammscheitels ihren Ursprung nehmen, daß also sowohl beim Aufbau eines Blattes als auch bei der Bildung eines Seitenzweiges je ein besonderes Segment Verwendung findet.

Nach der Lagerung der Seitengebilde am Rhizome, besonders an dessen Spitze glaube ich auch ohne Rückhalt annehmen zu können, daß jedes Segment des Stammscheitels zu einem Organe wird, sei es nun Blatt oder Sproß. Ein genaues Verfolgen jedes einzelnen Schrittes der Scheitelzelle ist aus dem oben angegebenen Grunde, wie leicht einzusehen, unmöglich, doch scheint mir die Prüfung der Stellung der jungen Organe verbunden mit der mikroskopischen Untersuchung an einem und demselben Vegetationspunkte Anhalt genug. Diese Prüfung erfolgte allerdings nur an jüngeren Individuen (die ältesten besaßen vier Wedel mit andauerndem Spitzenwachstum) und es kann ja immerhin sein, daß das eine oder das andere Segment bei älteren Pflanzen sich nicht an der Organausbildung beteiligt; doch halte ich dies unter normalen Verhältnissen nicht für wahrscheinlich.

In Fig. 6 ist als Beispiel der Rhizomscheitel eines Individuums, das etwa die in Fig. 4 auf Tafel VIII dargestellte Entwicklungsstufe erreicht hat, gezeichnet. Die Zeichnung erfolgte nach einem Präparate, das nach Entfernung fast sämtlicher Spreuschuppen durch Aufhellung in Javellescher Lauge, Auflösung der Stärkemassen und darauffolgende allmähliche Übertragung in Xylol ohne jede Färbung gewonnen wurde. Auf b_9 folgt st_8, der sich eben zu strecken beginnt, auf diesen sofort st_9 und auf diesen als jüngstes Organ b_{10}, welches an seiner Basis bei v den schwach vorgewölbten Vegetationspunkt des Rhizoms trägt. Zur Zeit der Fixierung war kein neues Organ angelegt. Das Bild möge auch teilweise zur Illustration des im ersten Abschnitt über die Reihenfolge der Organe Gesagten dienen: es zeigt die direkte Aufeinanderfolge zweier Stolonen. Sowohl st_8 als auch die Basis des jüngsten Blattes weisen in großer Anzahl Wurzelanlagen (w) auf, die in der Zeichnung nur zum Teil sichtbar sind.

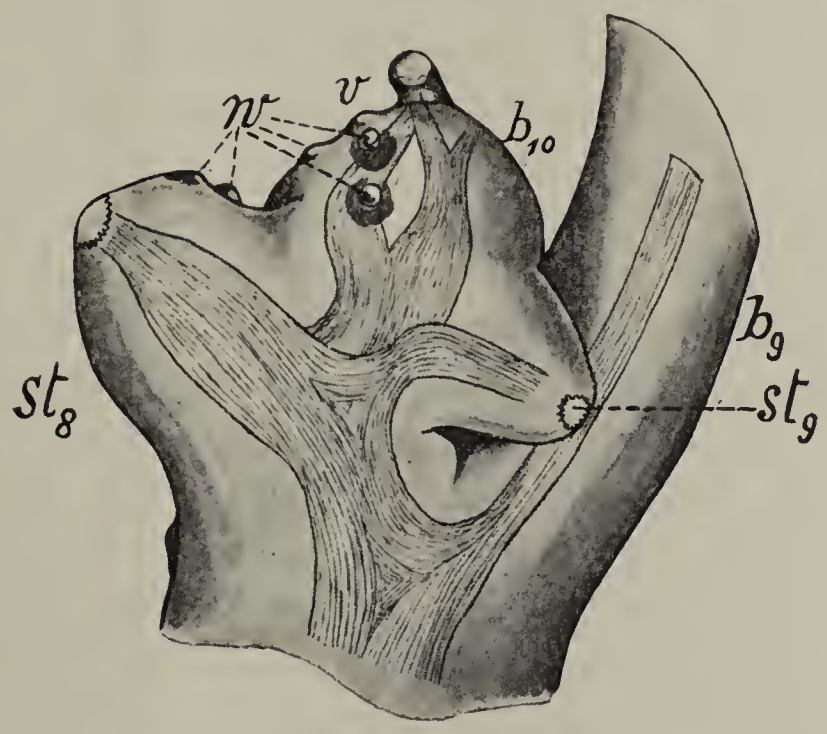


Fig. 6. Vergrößerung 17.

Wie gewöhnlich suchen auch hier die leitenden Elemente des jungen Organs auf kürzestem Wege den Anschluß an den Leitstrang des vorhergehenden Organs, sei es nun Blatt oder Achse. Es ergibt sich das sowohl aus Fig. 6 als auch aus der Fig. 3 auf S. 349.

Suchen wir zum Schlusse uns ein Bild zu machen von der Beziehung zwischen Zahl der Segmentierungen im Rhizomscheitel und Zeit, so gelangen wir zur Feststellung einer bemerkenswerten Geschwindigkeit, die wenigstens bei jüngeren Individuen in großem Kontraste zu den Wachstumsverhältnissen sehr vieler einheimischer Farne steht. Das in Fig. 4 auf Tafel VIII dargestellte Individuum ist, wie schon einmal erwähnt, drei Monate alt und trägt neun Blätter (b_1 und b_2 sind abgefallen), sieben Stolonen, überdies noch innerhalb der Spreuschuppen zwei junge Stolonen und ein junges Blatt. Rechnen wir das erste Blatt weg, so ergeben sich 18 Organe oder nach unseren Ausführungen 18 Segmente der Stammscheitelzelle des Farnes. Dies verhältnismäßig rasche Arbeiten des Rhizomscheitels

in der Jugend wird verständlich, wenn wir an die Funktion der erstangelegten Stolonen denken und an die Notwendigkeit dieser Organe für das emporwachsende Individuum, die sich aus ihrer Funktion ergibt. Späterhin verlangsamt sich das Tempo. Leider kann ich den Zeitpunkt für das Eintreten der Fertilität der Wedel nich angeben. Heute sind die Pflanzen über anderthalb Jahr alt, die kräftigsten Wedel haben nahezu $^1/_2$ m Länge erreicht, sind aber noch vollkommen steril[1]).

3. Ergebnisse der epiphytischen Kultur. — Gedanken über die Entstehung des Epiphytismus von Nephrolepis.

Mitte Juni 1906 wurde eine Reihe von Prothallien mit eben gekeimten Farnpflänzchen auf zwei Holzstücke gebracht. Auf das eine derselben, ein unzersetztes Aststück, kamen die Prothallien mit den kleinen Erdklümpchen, welche an den Rhizoiden und dem ersten Würzelchen hafteten, in geeignete Ritzen der Rinde. Als zweite Unterlage diente die Hälfte eines abgerindeten, im Innern vollständig vermoderten Holzstückes. Der Moder wurde durch den noch unzersetzten peripheren Holzmantel und überdies durch einige herumgewickelte Drähte zusammengehalten. Vor der Beschickung mit den Prothallien verblieb das Stück zu gründlicher Durchfeuchtung längere Zeit im Wasser. In den feuchten Moder wurden die Keime an verschiedenen Stellen eingesetzt. Ich wählte zwei verschiedene Tragstücke, da mir darum zu tun war zu erfahren, welchen Weg die erstangelegten Stolonen der sich entwickelnden Pflänzchen in jedem Falle einschlagen würden. Beide Tragstücke wurden vertikal in der warmen Kiste des Gartens aufgehängt und sehr feucht gehalten. Es währte nicht lange und die ersten Stolonen machten sich bemerkbar. In allen Fällen waren sie zunächst gegen die Unterlage gerichtet und wuchsen in der eingeschlagenen horizontalen Richtung fort, bis die Unterlage erreicht war. Schon daraus ergibt sich, daß meine in der ersten Mitteilung veröffentlichte, erstgefaßte Meinung über das Vorhandensein von positivem Geotropismus bei den ersten Stolonen der jungen Nephrolepispflanze nicht zutreffend war[2]).

---

1) Während der Drucklegung der Arbeit konnte folgendes im Tagebuche vermerkt werden:

5. November 1907: An zwei Wedeln der kräftigsten Pflanze mit freiem Auge Sori bemerkbar.

15. Jänner 1908: Sporangien öffnen sich.

Demnach erreichte das kräftigste Individuum meiner Kultur nach Ablauf von 2 Jahren die Sporenreife. (Wedellänge 80 cm.)

2) Sperlich a. a. O. pag. 454 und 458; vergl. auch pag. 344 dieser Arbeit.

Es seien nun die Stolonen der auf dem vermoderten Stücke befindlichen Pflanzen in ihrer Weiterentwicklung kurz geschildert. Von einer Einstellung in die Schwerkraftrichtung oder einer offenkundigen Beeinflussung des Wachstums seitens der Schwerkraft war auch fernerhin nichts zu sehen. Die Stolonen bohrten sich vielmehr in der ursprünglich eingeschlagenen Richtung in den Moder ein, gleichviel an welcher Stelle das betreffende Pflänzchen saß. In Fig. 7 auf Tafel VIII ist ein Teil dieser Kultur etwas verkleinert abgebildet. Das Individuum *A* zeigt ganz deutlich, wie sich seine Stolonen gegen die Unterlage gewandt haben und wie sie im Moder verschwinden. Durch Entfernung von Substrat wurden sie teilweise sichtbar gemacht. Die Untersuchung dieser Seitenachsen zeigte, daß sie wie die Wurzelstolonen der Bodenpflanzen reichlich Wurzeln getrieben hatten und nach Erreichung einer bestimmten Länge ihr Wachstum sistiert worden war. Für die Wurzelstolonen von Nephrolepis ergibt sich somit zur Zeit ihres kräftigsten Wachstums das Vorhandensein von positivem Hydrotropismus. Wie immer die feuchte Unterlage im Raume orientiert sein mag, immer richten sich die ersten Ausläufer des jungen Pflänzchens schon von allem Anfange an nach derselben. So erklärt sich auch das regelmäßige Abwärtsstreben der jungen Stolonen bei Bodenpflanzen, das mich anfangs zur Annahme von positivem Geotropismus geführt hatte[1]). Jedenfalls erscheint es auf Grund dieser Tatsache auch berechtigt, manche scheinbar regellose Krümmung eines Bodenstolo im Erdreiche auf Verschiedenheiten im Feuchtigkeitsgehalte benachbarter Bodenpartien zurückzuführen. Aus diesen Erfahrungen aber auf den Mangel jedes Geotropismus bei den Wurzelstolonen zu schließen, wäre verfrüht[2]); es sind jedenfalls noch weitere Versuche notwendig, zu denen ich hoffentlich noch Gelegenheit finden werde. Gleich hier kann ich jedoch bemerken, daß die Untersuchung einer großen Zahl von Ausläuferspitzen in keinem Falle trotz großen Reichtums an Stärkekörnern eine gesetzmäßige Orientierung derselben in irgend welchem Gewebe ergeben hat.

Die gleiche Vorsicht ist auch rücksichtlich des Heliotropismus am Platze, obwohl auch von einer Beeinflussung durch negativen Heliotropismus, an den zunächst gedacht werden könnte, kaum etwas zu beobachten war. Die Fig. 7 auf Tafel VIII zeigt ja, daß die Pflanzen in verschiedenster Lage am vertikalen Tragstücke sitzen, mithin ihre Stellung zu dem von oben seitlich einfallenden Lichte eine verschiedene war.

1) Sperlich a. a. O. Taf. III, Fig. 4.

2) Lachmann nimmt für die Bodenstolonen schwachen Geotropismus an; vergl. a. a. O. pag. 150.

Gleichwohl wuchsen die Wurzelstolonen sämtlicher Individuen von allem Anfange direkt der feuchten Unterlage zu.

Nach der Ausbildung der Wurzelstolonen erfolgte auch bei diesen Exemplaren das Hervorwachsen eigentlicher „Ausläufer", wie die Abbildung zeigt, in geringer Zahl. Über die Reizbarkeit dieser Organe eine Vorstellung zu gewinnen, war mir bis jetzt unmöglich. Als Beispiel für die sonderbaren bei Luftstolonen vorkommenden Änderungen in der Wachstumsrichtung diene eine Luftstolo des Individuums *B*, der bei *a* im Substrate verschwindet, um bald darauf bei *b* wieder ans Licht zu kommen und seitwärts weiterzuwachsen, eine Erscheinung, die bei Bodenpflanzen nicht selten auftritt.

Verfolgen wir nun noch die Stolonenentwicklung bei dem Pflänzchen auf dem unzersetzten Aststücke. Auch hier wuchsen diese Organe zunächst gegen die Unterlage; die feste Beschaffenheit derselben verhinderte selbstverständlich das Eindringen. Diese Behinderung reizt die Stolonen sichtlich zu sehr intensivem Längenwachstum, welches nach den verschiedensten Richtungen erfolgt, nachdem das Organ die Unterlage erreicht hat. In jedem Falle aber wächst es derart, daß es dem Tragaste eng angepreßt bleibt. An der angepreßten Flanke entstehen mehrfach Wurzeln, deren Leben nicht von langer Dauer ist. Die fehlende Möglichkeit, sich in ein weiches Substrat einzubohren, zwingt aber nicht nur die erstangelegten Stolonen zu kräftigem Längenwachstum, sondern veranlaßt auch das Individuum zu reicherer Anlage dieser brauchbaren Werkzeuge. Schlafende Augen dürften hier wohl kaum je zu finden sein. Die Stolonen, deren Querdurchmesser auch späterhin oft nur die Hälfte des Durchmessers der träg wachsenden Wurzelstolonen erreicht[1]), werden im wahren Sinne des Wortes zu Bindfäden, welche die Befestigung des jungen Pflänzchens an dem Tragaste besorgen. Teilweise erinnern sie im Kleinen an die wie Gurten den Tragbaum umspannenden Haftwurzeln der Aroideen. Ob sie wenigstens anfänglich wie diese für Kontaktreize empfindlich sind und ob sich auf diese Weise das Anschmiegen an den Tragast in jeder beliebigen Lage erklären läßt, bleibt fraglich. Ich bin eher geneigt auch hiefür die Feuchtigkeit des Substrates, in diesem Falle der Rinde verantwortlich zu machen. Für das Vorhandensein von Hydrotropismus spricht die Erscheinung, daß die Stolospitze, wo immer sie weichere und zugleich feuchte Stellen in der Rinde vorfindet, sofort die Tendenz zeigt, sich in dieselben einzubohren.

1) Auf die verschiedene Querschnittsgröße der raschwüchsigen Ausläufer und der Bodenstolonen habe ich schon in meiner ersten Abhandlung über diese Organe aufmerksam gemacht. Vergl. auch a. a. O. Taf. III, Fig. 11 und 12.

Von Geotropismus merkt man auch an diesen Organen nichts; sie wachsen nach oben ebensogut wie nach unten, in horizontaler Richtung ebensogut wie schräg nach oben oder unten. Auch ein bestimmter Heliotropismus scheint kaum vorhanden zu sein. Ich beobachtete, wie die Organe sich das eine Mal an der Stütze von der beschatteten Seite derselben gegen die belichtete, das andere Mal gerade umgekehrt aus dem Lichte in den Schatten fortbewegten.

Nachdem die junge Pflanze durch die Tätigkeit der ersten Stolonen an die Unterlage festgemacht ist, ändert sich das Verhalten der späteren Ausläufer ganz analog wie bei der Bodenpflanze, deren Verankerung und Kräftigung die Wurzelstolonen besorgt haben: die Ausläufer halten sich von diesem Zeitpunkte an nicht mehr an die Unterlage und wachsen scheinbar ganz regellos bald dahin, bald dorthin.

Die eben geschilderten Verhältnisse soll Fig. 6 auf Tafel VIII einigermaßen illustrieren. Leider kam ich nicht dazu, das Objekt vor dem im ersten Abschnitt erwähnten Unfalle zu photographieren: wir sehen im Bilde zwei bereits zu schönen, üppigen Pflanzen emporgewachsene Individuen im abgestorbenen Zustande. Jedenfalls läßt sich das über Zahl und Wachstum der Ausläufer Gesagte noch gut erkennen. Hervorgehoben sei, daß die Loslösung der Stolonen vom Tragaste, die besonders links oben zu bemerken ist, zum größten Teil erst erfolgte, als die Pflanzen abgestorben waren; einzelne Ausläufer hatten sich schon zu Lebzeiten im weiteren Verlaufe ihres Wachstums unabhängig gemacht.

Aus den Erfahrungen, welche die geschilderten Kulturen uns vermittelt haben, ergibt sich, daß die Stolonen der jungen Nephrolepispflanze auch bei epiphytischer Lebensweise vortreffliche Dienste leisten und es fällt nicht schwer, gerade in dem Besitze dieser merkwürdigen Organe den Ausgangspunkt für die allmähliche Emanzipation von der Scholle und die Entwicklung zum Epiphyten zu erblicken.

Aus beblätterten Seitenzweigen des Rhizoms von Nephrolepis haben sich, wie im ersten Abschnitte schon mitgeteilt, wahrscheinlich zunächst die Wurzelstolonen entwickelt, welche durch ihre neue Funktion an der Blattbildung verhindert wurden. Die Blattlosigkeit ging dann auch auf später angelegte Seitenzweige der Hauptachse über und die Vegetationsspitze jener, deren zugeführtes Material nicht für den Aufbau von Blattorganen erschöpft zu werden brauchte, konnte die Stoffe für eine ansehnliche Verlängerung und für neue Seitenzweige verwerten. Die weitausgreifenden Ausläufer, welche heute die vegetative Vermehrung und die Ausbreitung der Pflanze über ein weites Areal vermitteln, in-

dem Seitenzweige, wie bekannt, plötzlich mit der Blattbildung beginnen und nach erfolgter Bewurzelung zu neuen von der Mutterpflanze unabhängigen Individuen werden, waren dem Farne auch bei der Erklimmung der Tragbäume behilflich und ermöglichten dadurch die allmähliche Anpassung der Pflanze an eine rein epiphytische Lebensweise. Zunächst werden an Baumstämmen entwickelte Pflanzen nur Seitengebilde zufällig emporgewachsener Ausläufer von bodenständigen Mutterindividuen gewesen sein, wie sie noch heute am natürlichen Standorte bei bestimmten Arten gefunden werden. Erst allmählich entwickelten sich aus Sporen, die baumständigen Tochterpflanzen entstammten und in Unebenheiten der Rinde gelangt waren, Vorkeime und Pflänzchen, die ohne ernährende Scholle selbständig erstarken konnten. Auch hiebei kam wieder der Besitz der Stolonen, die, wie wir gesehen, sowohl bei lockerer als auch bei fester Unterlage ein vorzüglicher Verankerungsapparat sind, sehr zustatten.

Der Ausbreitung epiphytischer Individuen waren wohl anfänglich durch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Baumrinde und des sie bedeckenden Substrates Grenzen gezogen: es ist wenigstens nach dem, was wir über den Einfluß der Feuchtigkeit der Unterlage auf die Wachstumsrichtung der Stolonen wissen, nicht leicht vorstellbar, daß sich die junge Nephrolepispflanze aus dem Prothallium an einem trockenen Standorte jemals hätte entwickeln und kräftigen können. Da setzte zur Überwindung der Trockenheit des Standortes bei einigen Formen der Gattung die Ausbildung bestimmter Seitenachsen zu Wasserspeichern ein, es entstanden die bekannten Knollen. Ich betrachte dieselben als eine Partialsukkulenz des Achsensystems der Pflanze, erworben im Kampfe mit der Trockenkeit. Es ist dieselbe nach meiner Meinung für manche Fälle wenigstens in gleicher Weise als Anpassungserscheinung an die epiphytische Lebensweise aufzufassen wie die Sukkulenz vieler epiphytischer Phanerogamen. Und wieder war zu dieser Einrichtung die Fähigkeit reicher Achsenverzweigung, die Stolonenbildung, eine überaus günstige Vorbedingung.

Bis zu welchem Grade der Vollkommenheit diese Wasserreservoire gewisser Arten oder Rassen gediehen sind, läßt sich aus einer Mitteilung Heinrichers entnehmen, der zwei auf Java gesammelte Knollen einer Nephrolepis cordifolia noch nach $2\,^1/_4$ Jahren in vollkommen frischem Zustande vorgefunden, obwohl sie ohne besonderen Schutz trocken aufbewahrt von Java nach Europa mitgenommen worden waren[1]). Heinricher hat überdies nachgewiesen, daß die Knollen dreier

1) Heinricher a. a. O. pag. 44.

Nephrolepisarten[1]) zur Regeneration von Pflanzen sehr geeignet sind, daß diese Regeneration sowohl am Lichte als auch im Dunkeln, nicht nur an Knollen, die sich unter der Erde, sondern auch an solchen, die sich über derselben befinden, erfolgt, und daß im allgemeinen die Abtrennung der Knollen von der Mutterpflanze als ein die Regeneration auslösendes Moment aufzufassen ist. Hierin erblicke ich die Erreichung des höchsten Grades im Prozesse der Vervollkommnung einer Einrichtung, die ursprünglich bloß der Wasserversorgung des Stockes als solchem gewidmet war und wahrscheinlich noch heute einzelnen Arten oder Rassen nur in diesem Belange dient[2]): die Regenerationsfähigkeit der Knollen macht auch das Entstehen neuer Individuen, mithin die Vermehrung der Art von der Beschaffenheit des Substrates unabhängig.

Diese Ableitung der Nephrolepisarten oder -rassen mit regenerationsfähigen Knollen von solchen, deren Knollen bloß Wasserspeicher sind, und die Ableitung dieser von knollenlosen Arten, ebenso die Auffassung der Knollen als im Kampfe mit der Trockenheit des Standortes erworbene Sukkulenz gewisser Sprosse ist vollkommen mit dem vereinbar, was auf der einen Seite Heinricher, der vor allem die Regeneration im Auge hat, auf der anderen Seite Goebel, der auf Grund seiner Versuchsrasse besonders die Wasserspeicherung der Knolle betont[3]), über den Einfluß der Standorts- und der übrigen Außenbedingungen auf die Knollenbildung denken[4]). In Übereinstimmung mit Heinricher glaube auch ich, daß bei denjenigen Nephrolepisarten, welche die Fähigkeit, regenerierende Knollen zu bilden, erworben haben, günstige Ernährungsbedingungen der Mutterpflanze (dies im weitesten Sinne gefaßt) als für die Ausbildung dieser Organe maßgebend anzunehmen sind und mit Goebel erachte ich die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes als maßgebende Bedingung bei jenen Arten oder Rassen, deren Knollen die Fähigkeit zu regenerieren entweder gar nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise erreicht haben.

---

1) Es sind dies N. cordifolia Presl. subsp. a tuberosa, N. hirsutula Presl., über deren Fähigkeit Knollen zu bilden wir erst durch Heinricher unterrichtet wurden, und N. Pluma Moore, philippinensis.

2) „Regeneration gelang nicht“, schreibt Heinricher a. a. O. pag. 72, „mit den Knollen der aus Java mitgebrachten N. cordifolia und mit einzelnen aus botanischen Gärten erhaltenen Knollen, die mit den javanischen darin übereinstimmten, daß sie durch eine besonders bleiche Färbung, die auch bei Lichtexposition nicht durch Ergrünung verändert wurde, übereinstimmten.“

3) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, Marburg 1889, pag. 203/204.

4) Vergl. den Abschnitt: Einfluß der Standorts- und allgemein der Außenbedingungen auf die Knollenbildung, pag. 66 in Heinrichers zitierter Abhandlung.

Kehren wir zum Schlusse zu dem zurück, was ich über die Entstehung des Epiphytismus bei unserem Farne denke, so kann zusammenfassend gesagt werden: Nephrolepis wurde und wird noch heute zum Epiphyten durch allmählich sich vollziehende Emanzipation von der ernährenden Erdscholle in analoger Weise, wie sich viele phanerogame Epiphyten nach A. F. W. Schimper aus im Boden wurzelnden Lianen entwickelt haben. Ausgangspunkt und wichtigstes Mittel zur Erreichung der Möglichkeit epiphytischer Lebensweise war bei unserem Farne die Fähigkeit reicher Achsenverzweigung unter Bewahrung einer großen Plastizität im Bereiche der Achsen.

Zusammenfassung.

1. Die Anlage des ersten Stolo erfolgt bei der aus dem Prothallium sich entwickelnden Nephrolepispflanze sehr bald, und zwar entweder nach dem dritten oder nach dem vierten Blatte. Der erste Stolo ist demnach entweder das dritte oder das vierte Seitenprodukt der Stammscheitelzelle des Farnes.

2. Wie bei den auf Grund vegetativer Vermehrung entstehenden Pflänzchen sind auch bei der Keimpflanze von Nephrolepis die ersten Seitenachsen ihrer Funktion nach Wurzelträger. Ihre Zahl kann bei kräftigeren Individuen im Durchschnitt mit zehn angegeben werden. Sie ersetzen die Wurzeln erster Ordnung der anderen Farne vollkommen.

3. Der Stolo ist wie das Blatt das Produkt eines eigenen Segmentes der Stammscheitelzelle. Sowohl Blatt- als auch Achseninitiale differenzieren sich im Scheitelsegmente sehr bald.

4. Aus dem achsenbildenden Segmente entsteht zunächst vorzüglich unter Mithilfe der Zellen, welche mit der Stoloinitiale bei den vorbereitenden Teilungen des Rhizomscheitelsegmentes gebildet wurden, ein rundlicher Höcker, welcher der Basis des nachfolgenden Blattes, wenn ein solches angelegt wurde, seitlich aufsitzt. Aus dem Höcker entwickelt sich wesentlich durch Streckung seiner Zellelemente ein kurzer zylindrischer Stummel mit kegelförmigem Ende, der aus dem Spreuschuppenpelze des Rhizoms herauslugt. Erst von diesem Zeitpunkte an setzt die dreiseitige Scheitelzelle des Stolo mit intensiver Tätigkeit ein.

5. Solange das Individuum noch Blätter trägt, deren Scheitelzellwachstum durch Randzellenwachstum ersetzt wird, folgt jeder Blattanlage eine Achsenanlage. Später richtet sich die Stoloanlage nach dem jeweiligen Bedürfnisse; es können sowohl zwei Stolonen unmittel-

bar nacheinander als auch zwei, vielleicht auch mehrere Blätter nacheinander entstehen.

6. Jedes Segment des Rhizomscheitels wird normalerweise zu einem Organ, sei es Blatt oder Achse. Sicher konnte diese Erscheinung allerdings nur bei jugendlichen Individuen verfolgt werden.

7. Bei epiphytischer Lebensweise dienen die ersten Stolonen des Pflänzchens der Verankerung und Befestigung. Ist die Unterlage locker, so bohren sie sich nach Art der Wurzelstolonen bei Bodenpflanzen in das Substrat ein und verhalten sich auch im übrigen wie Wurzelstolonen; ist die Unterlage fest, so werden sie in größerer Zahl ausgebildet und erreichen, indem sie der Unterlage fest angedrückt wachsen, bei geringem Querdurchmesser rasch eine bedeutende Länge. Auf diese Weise erscheint das Individuum wie mit dünnen Schnüren an die Stütze gebunden.

8. Von größtem Einflusse auf die Wachstumsrichtung der ersten Stolonen sind die Feuchtigkeitsverhältnisse des Substrates. Die Organe sind in hohem Grade positiv hydrotropisch. Wieweit und ob überhaupt Geo- und Heliotropismus bei denselben vorhanden, müssen erst weitere Versuche lehren. Über die Reizbarkeit der späteren Seitenachsen, der eigentlichen Ausläufer, konnte keine Vorstellung gewonnen werden.

9. Es ist bei zwei jungen Individuen gelungen, durch Verletzung des Hauptachsenscheitels Stolonen bald nach ihrer Anlage zur Blattbildung zu zwingen. Ein Exemplar wies zwei beblätterte Seitentriebe der Hauptachse auf, überdies trug einer dieser Triebe einen beblätterten Seitentrieb zweiter Ordnung. Der Fall zeigt uns ein Nephrolepisrhizom mit normal beblätterten Seitenachsen.

10. Auf Grund dieser Tatsache und der Erfahrungen, die bei der Keimpflanze gewonnen wurden, erscheint die Annahme berechtigt, daß die Verzweigung eine phyletisch alte Eigenschaft der Nephrolepisachse ist und daß als erste und ursprünglichste Modifikation der anfänglich normal beblätterten Seitentriebe die Ausbildung von Wurzelstolonen erfolgte. Diese Funktion der Seitenzweige wird auf Grund eigener Erfahrungen und der Versuchsergebnisse Heinrichers für die Sistierung der Blattanlage und die sich aus derselben ergebenden weiteren Eigenschaften verantwortlich gemacht.

Eine bestimmte Vorstellung über die Entstehung der epiphytischen Lebensweise bei Arten unseres Farnes ist schon am Schlusse des letzten Abschnittes zusammenfassend wiedergegeben worden.

Innsbruck, botanisches Institut der Universität, im September 1907.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Bei allen Figuren bedeutet b_1, b_2 . . . erstes, zweites usf. Blatt; st_1, st_2 . . . . erster, zweiter usf. Stolo; *w* Wurzel. Die Bezeichnungen in Fig. 7 sind im Texte erklärt.

Fig. 1. Junges Pflänzchen mit 4 Blättern und einem Stolo. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 2. Junges Pflänzchen, die Gestalt der aufeinander folgenden Blätter zeigend. $^1/_2$ nat. Größe.

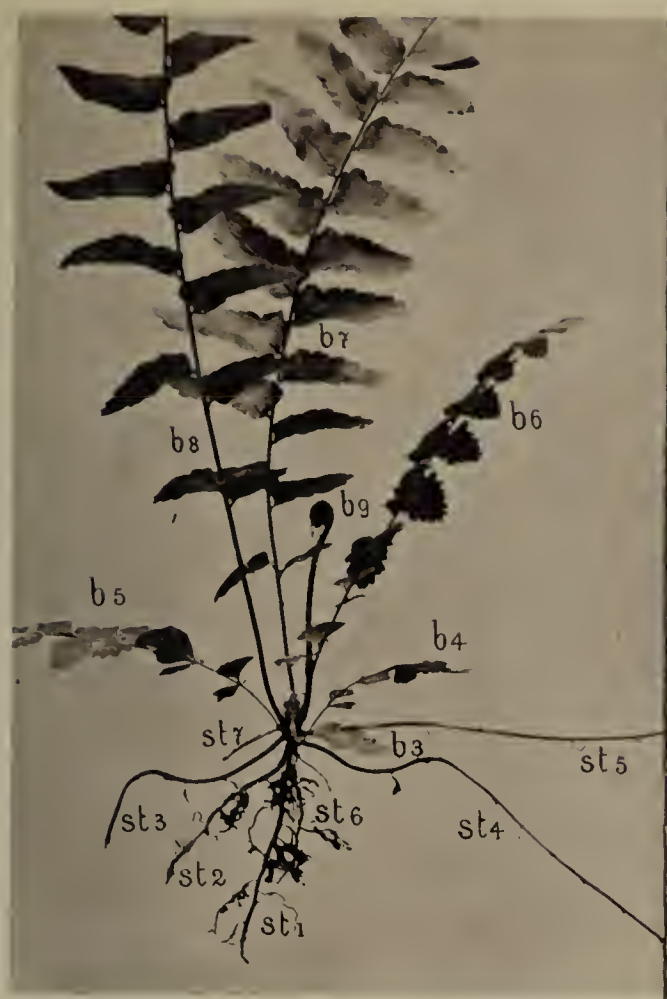
Fig. 3. Junges Pflänzchen mit 6 Blättern und 3 Stolonen. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 4. 3 Monate alte Pflanze mit 9 Blättern und 7 Stolonen. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 5. Pflanze mit regelrecht beblätterten Seitenzweigen. $^5/_7$ nat. Größe. Zwischen den Stummeln der abgestorbenen Wedel *b* befand sich der Vegetationspunkt der ursprünglichen Hauptachse. v_1 und v_2 beblätterte Seitentriebe dieser Achse. v_3 beblätterter Seitenzweig und *wst* Wurzelstolonen der Achse v_1.

Fig. 6. Zwei auf einem Aststücke epiphytisch kultivierte Individuen, in abgestorbenem Zustande photographiert. Zahl und Länge der Stolonen ist bedeutend. $^3/_8$ nat. Größe.

Fig. 7. Teil der Kultur auf einem vermoderten Holzstück. Nahezu nat. Größe.



4

5

6

7

Sperlich phot.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

4

2

5

1

6

3

7

Sperlich phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 98

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

Artikel/Article: Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von Nephrolepis. 341-361