Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne.

Von **Emil Heinricher,**
stud. phil.

(Mit 1 Tafel.)

Über die Anlage der adventiven Knospen bei Farnen sind mir in der botanischen Literatur keine speciellen Arbeiten bekannt. Wohl behandelt Hofmeister [1] unter diesem Titel die Seitenknospen von *Pteris aquilina, Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Struthiopteris germanica*; allein seine irrige Auffassung der Knospen dieser Farne wurde bereits von Karsten [2] richtig gestellt und durch Mettenius [3] genauer beleuchtet.

Nur die Knospen eines der mit den genannten Farnen gleichzeitig abgehandelten sind in der That adventiv, die Knospen von *Asplenium Belangeri* Kz. Hofmeister vergleicht die Entwicklung dieser Knospen jener der Knospen von *Aspidium filix mas* und constatirt ihre exogene Entstehung.

Die Knospen von *Asplenium Belangeri* genügen der Definition, die Mettenius für adventive Knospen gibt: „es können als adventive Knospen nur solche gedeutet werden, welche ebenso unabhängig von den Blattbasen wie die durch Dichotomie entstandene Sprosse, als Neubildung unter dem Vegetationspunkt der Hauptachse auftreten".

Im Warmhause des hiesigen botanischen Gartens finden sich vier Farne mit adventiven Knospen an den Wedeln.

Ich versuchte es bei diesen Farnen die Verhältnisse der adventiven Knospen zu studiren und verfolgte bei einem deren Entstehung bis auf die jüngsten beobachtbaren Stadien zurück.

---

[1] Hofmeister, „Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen", II, (pag. 631, 648, 650, 651).

[2] Karsten, „Vegetationsorgane der Palmen".

[3] Mettenius, „Die Seitenknospen der Farne". Abhandlung der königl. sächs. Ges. der Wissenschaften, VII.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es sei mir gestattet, diese Farne der Reihe nach durchzugehen, und dabei die Folge in der sie in den Kreis der Untersuchung einbezogen wurden, einzuhalten.

Diplazium celtidifolium (*Asplenium celtidifolium* Mett.) (Fig. 1) ist der Farn, der die Knospen in auffälligster Grösse zeigt und welcher meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Leitgeb die Veranlassung gab, mir dieses Thema zur Bearbeitung anzuempfehlen.

Ich spreche dem Herrn Professor hier meinen innigen Dank aus, für die Freundlichkeit, mit der er mir während der ganzen Arbeit mit Rath zur Seite stand.

Die Wedel von *Diplazium celtidifolium* schwanken in ihrer Grösse von 1—3 Fuss, je nach der Üppigkeit der Pflanze. Der Wedel ist gefiedert, die einzelnen Fieder sind wechselständig, ihrer Form nach ziemlich breit, bogig gegen die Spitze sich verjüngend, der Rand glatt oder etwas gekerbt; am unpaaren Endlappen erscheinen noch mehrere stärkere Seitenlappen, jeder dieser mit einem Hauptnerv, gleich als wäre die Fiederung hier oben noch nicht vollendet.[1] Die Zahl der Fieder an der einen Seite schwankt von 7—14.

In den Achseln aller dieser Fieder finden sich auf der Wedeloberseite Adventivknospen, deren Insertion in die Einbuchtung fällt, welche die Wedelhauptrippe mit dem Fiederstiel bildet. Beinahe jeder Wedel hat Knospen, doch erscheinen sie an Wedeln gleichen Alters sehr verschieden weit entwickelt. Oft sind dieselben unmittelbar nach Aufrollung des Wedels mit freiem Auge als röthlichgelbe Pünktchen (von den sie deckenden jungen Paleen so gefärbt) erkenntlich, während sie in andern Fällen viel später sichtbar werden und in manchen auch der Anlage nach, wenigstens makroskopisch ganz fehlen.

An diesem Faren wurde soviel beobachtet, dass ältere Adventivknospen mit einer 3seitig sich segmentirenden Scheitel-

---

[1] Dass die einzelnen Lappen des unpaaren Endfieders in der That noch den Werth von Fiedern haben, dafür spricht die Thatsache, dass in einem Falle, in dem Winkel, welchen die verjüngte Wedelachse mit dem in den Lappen eintretenden Nerv bildet, eine dort angelegte, später abgestorbene Adventivknospe sich fand.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zelle wachsen, und dass der Wedel in der Jugend eine zweiseitig segmentirte Terminalzelle hat, die jedoch bald verloren geht (Fig. 7, 8).

Dass *Diplazium celtidifolium* zum Studium der ersten Anlagestadien der Knospen nicht günstig sei, erkannte ich bald; hinderte schon die Brüchigkeit der jungen Wedel nach der Chlorophyllextraction in Alkohol bei der Präparation sehr, so war es um so schwieriger, Flächenansichten zu erhalten, nachdem, wie bereits erwähnt, die Anlagen gerade in der Bucht zwischen Wedelhauptrippe und Fiederstiel liegen.

Der nächste Versuch wurde mit *Asplenium Belàngeri* Kz. gemacht (Fig. 2). Die Wedel dieses Farnes sind doppelt gefiedert. Die meisten Wedel tragen Adventivknospen, und zwar eine bis drei, ein junger Wedel zeigte auch sieben Höckerchen, die Jugendstadien von Knospen darstellen.

Die Knospen stehen an der Unterseite der Wedel und entspringen in der Bucht zwischen Fiederstiel und der Hauptrippe des Wedels, bald scheinbar mehr am ersteren, bald mehr an der Hauptrippe, oder streng in der Mitte. Der Verlauf des Gefässbündels der Knospe wurde untersucht und gefunden, dass es immer zunächst in den Gefässstrang des Fieders mündet, dem die Knospe angehört, ob früher oder später, hängt von der Stellung der Knospe ab (Fig. 9), indem sie auch auf der Wedelrippe aufsitzen kann, dessenungeachtet aber ihr Gefässbündel zunächst an das Gefässbündel des dort einmündenden Fieders ansetzt, da dieses erst tiefer unten in den Gefässstrang der Wedelhauptrippe mündet.

Es wurden mehrere ältere Knospen untersucht, die schon einige Wedel hatten; sie zeigten eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle auf einem von jungen Paleen umsäumten Höcker (Fig. 10 und 11 nebst Tafelerklärung). Die jungen Wedelscheitel waren zweiseitig segmentirt.

Um Jugendstadien der Knospen zu beobachten war der Faren um Geringes besser geeignet, als *Diplazium celtidifolium* Ich sah einmal ein junges Stadium, es war ein kleiner Zellenhöcker, der keine Scheitelzelle beobachten liess und auch noch keinen Wedel angelegt hatte.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ein andermal traf ich an einem in seinem Spitzenwachsthum noch nicht abgeschlossenen Wedel, am Grunde eines tiefern Fieders eine junge Adventivknospe. Der Schnitt tangirte eigentlich diese nur und enthielt eine Anzahl junger Paleen und einen jungen Wedel. Das Präparat, an sich fragmentarisch, war nur insoweit von Wichtigkeit, als es einen Beleg für die frühe Anlage der Knospen gibt.

Auch ging bei den beobachteten Jugendstadien das Knospengewebe unmittelbar in das umgebende Epidermalgewebe über; Fragmente abgestorbener, emporgehobener oder zerdrückter Zellen waren nicht zu sehen, die Anlage der Knospen muss also exogen erfolgen.

Den bestmöglichen Erfolg bei dem Studium der Anlage der Adventivknospen lässt jedoch sicher *Asplenium bulbiferum* Forst. erzielen und wurde auch an diesem Faren die eigentliche Untersuchung weitergeführt und, so gut es ging, zu einem Abschluss gebracht.

Asplenium bulbiferum zeigt eine reiche Entwicklung von Adventivknospen. Sie sitzen hier der Blattoberfläche auf und dies vereint mit der Zartheit der zelligen Elemente des Farens und der wenigen Zellschichten, die der Wedel in die Dicke hat, gestattet es, ganze Flächenstücke nach erfolgter Durchsichtigmachung ohne weitere Präparation, in Bezug auf Knospenanlagen, zu untersuchen.

Asplenium bulbiferum ist ein prächtiger Faren, der an älteren Stöcken Wedel von über drei Fuss Länge entwickelt. Der Wedel ist unpaar gefiedert, die einzelnen Fieder wieder fiederlappig, die secundären Lappen an tiefer gestellten Fiedern auch mit tertiären Lappen versehen. Gegen die Wedelspitze zu verlieren sich nach und nach die Fieder und gehen zuletzt in einfache Zacken über, die aber noch jeder einen dem Hauptnerv eines Fieders entsprechenden Nerv aufnehmen.

Fig. 3 zeigt den mittleren Theil eines mittleren Fieders mit der auf dem Nerv des Secundärlappens oberflächlich aufsitzenden Adventivknospe, die einen ziemlich grossen und einen jüngeren, noch eingerollten Wedel erkennen lässt. Die Knospen finden sich nahezu an jedem Wedel, und dann fast immer in grosser Zahl. Meist trägt jeder Fieder an einem mittleren seiner

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

secundären Fiederchen oder Lappen eine Knospe, öfter finden sich auch zwei Knospen an einem Fieder und dann meist an gegenüber liegenden Secundärfiederchen; in einem Falle hatte eine Fieder sogar drei Knospen.

Die Knospen finden sich regelmässig oberhalb eines Nerven und sind die Verzweigungsstellen eines solchen diesbezüglich besonders bevorzugt. Indess schwankt der Ort, wo ober den Nerven in der Fieder- oder Fiederchenfläche die Knospe sitzt. In den meisten Fällen stehen sie, wie schon erwähnt, an der Stelle, wo sich der aus dem secundären Fieder in die Fiederchenfläche tretende Nerv verzweigt. An schwächeren Fiederchen tritt oft keine Verzweigung der in die Fiederchenfläche tretenden Nerven mehr ein, die Knospen stehen dann mehr oder minder weit in der Fiederchenfläche ober dem einfach bleibenden Nerven. In manchen Fällen sitzen die Knospen auch unmittelbar an der Auszweigungsstelle eines Nerven, sei es an der Auszweigungsstelle des Hauptnerven eines Fieders in dem Fiederchen, oder an der Auszweigungsstelle des Hauptnerven eines Fiederchens in einen tertiären Lappen. In ähnlicher Weise sitzen die höchsten Knospen am Wedel schon unmittelbar an der Wedelhauptrippe, nämlich an der Stelle, wo aus dieser die Nerven in die Lappen übertreten, die hier oben den Werth von primären Fiedern besitzen.

Die Anlage der Adventivknospen am Wedel erfolgt acropetal. In Folge dessen sind die an den basalen Fiedern befindlichen Knospen in der Entwicklung den an den höheren Fiedern stehenden immer voran. Wiederholt wurde aber beobachtet, dass die höchste Knospe am Wedel den ihr in basaler Folge zunächst stehenden in ihrer Entwicklung voreilt und mit Knospen, die am 4. oder 5. Fiederpaare, von der Spitze gegen die Basis gerechnet, sitzen, gleichen Schritt hält. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass auch hier die Anlage der Knospen in streng acropetaler Richtung erfolgte, dass nur die Entfaltung der höchsten Knospe eine raschere ist, als die der ihr zunächst stehenden.

Die Untersuchung wurde mit älteren Knospen begonnen und successive zu Jugendstadien fortgeführt. Die ältesten Knospen hatten fünf Wedel gebildet, zwei davon aufgerollt, die übrigen noch dicht von Spreuhaaren verdeckt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Was die Stellungsfolge der Wedel anbelangt, und dies gilt von sämmtlichen untersuchten Farnen, so stehen zwei aufeinanderfolgende Wedel um circa 120° auseinander. Der Verlauf der Wedelspirale erscheint völlig unbestimmt, ist bald rechts-, bald linksläufig. Homodromie lässt sich weder für die Knospen der einzelnen Wedel-, noch der einzelnen Fiederseiten constatiren. In gleicher Weise lässt sich kein Gesetz herausfinden, in welcher Lage zur Achse des Tragwedels, oder bezüglich zur Achse des Tragfieders, der erste Wedel der Knospe entspringt.

Alle älteren Knospen, die bereits einen Wedel hatten, liessen auch bei diesem Faren eine dreiseitig segmentirte Scheitelzelle erkennen. Fig. 12 zeigt den Scheitel einer Knospe, die bereits sechs Wedel hatte, mit zwei deutlich kenntlichen Segmenten; v_1 ist die zweischneidige Scheitelzelle des jüngsten, deutlich erkennbaren Wedels, p sind die jungen Paleen. Das anfangs wunderschöne Präparat wurde in der Sucht, es noch weiter aufzuhellen, durch Reagentien verdorben, so dass es nunmehr nur unvollständig zeichenbar war und die Conturen weiterer Segmente nicht hervorgehoben werden konnten.

Die Präparation des Scheitels erschweren die denselben dicht überdeckenden Paleen mit ihrem in der Jugend braun tingirten Inhalt. An älteren Knospen ist diese Schwierigkeit leichter überwindbar. Die Knospen finden sich schon durch eine bedeutende Zahl ausgewachsener Spreuhaare bedeckt, die in dem Zellenmembran bereits stark verdickt sind; diese werden leicht mit einer feinen Pincette entfernt, die jüngsten Paleen aber lassen den Scheitel noch frei.

Anders sind die Verhältnisse an jüngeren Knospen, wo keine ausgewachsenen Spreuhaare vorhanden sind, hingegen noch junge schmiegsame, die über die ganze Knospe dicht aufgelagert sind. Hier ist ein Einblick in den Scheitel ohne Wegpräparirung der Paleen nicht möglich; bei dieser Operation nur wird das Knospengewebe leicht verletzt und das Wegziehen der Paleen selbst führt zu Springen im zarten Knospengewebe, die der sicheren Deutung des Präparates sehr hinderlich sind.

Knospen, die noch keinen Wedel angelegt zeigen, lassen meistens keine Scheitelzelle erkennen, ausgenommen die jüngsten erkannten Stadien. Die Figuren 16 und 17 zeigen Entwicklungs-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stadien von Knospen, die mit freiem Auge als weisse Pünktchen oberm Nerv eben erkennbar sind. Solche Knospen sind bald sehr stark mit Paleen überdeckt, bald noch mehr oder weniger frei. Oberflächenansichten lassen an ihrem Scheitel weder eine Scheitelzelle noch eine Segmentirung erkennen, welche auf die Thätigkeit einer Scheitelzelle hinweisen würde.

Hingegen erinnert an eine dreiseitige Segmentirung, wie sie an älteren Knospen constatirt ist, die Stellung der drei ältesten Paleen an den jungen Knospen (Fig. 15). Diese Paleen sind immer am äussersten Rande der Knospe inserirt, stehen von einander um circa 120° ab und lassen sich ihrem Alter nach leicht unterscheiden. Dies und das Zusammenneigen der Zellen in einer gewissen regelmässigen Angliederung an Längsschnitten legen die Vermuthung nahe, es sei anfangs die Knospe mit einer Scheitelzelle gewachsen und diese sei erst durch secundäre Theilungen in den Segmenten und der Scheitelzelle verwischt worden. Dies wären dann Knospen, deren Vegetationspunkt sich in zeitweiligem Ruhestadium befände, in dem die Scheitelzelle zeitweilig ihre Thätigkeit einstellt, um sie nach Ablauf dieser Periode wieder ihren Fortgang nehmen zu lassen.

Dass ein solches Ruhestadium nur als zeitweilig aufzufassen sei und nicht etwa einem Absterben der Knospen gleichkömmt, geht daraus hervor, dass in diesem Alter nahezu alle Knospen diese gleiche Bildung zeigen, ebenso wie alle älteren, schon Wedel besitzenden, eine dreiseitig segmentirte Scheitelzelle haben, und endlich an den erwachsenen Wedeln soviel Knospen vorhanden sind, als solche an jungen Wedeln angelegt erscheinen, nämlich an jedem Fieder meist eine, selten zwei.

An einer Knospe ungefähr des gleichen, eben besprochenen Entwicklungsstadiums wurde indessen das Vorhandensein einer dreiseitigen Scheitelzelle auch constatirt. Hier liessen die ersten Paleen den Scheitel noch frei und ersparten eine weitere Präparation (Fig. 14). Vielleicht hätten ein gleiches Bild mehrere Knospen gezeigt, der Wegpräparirung der Paleen fallen eben viele zum Opfer. Während ältere Knospen die Scheitelzelle eher emporgehoben zeigen, lag sie bei der Knospe in Fig. 14 etwas versenkt; die Zellen der umliegenden Segmente wölbten ihre der Scheitelzelle zugewendeten Wandflächen etwas über sie hin.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ein Längsschnitt durch eine Knospe ungefähr dieses eben besprochenen Altersstadiums, zeigt uns die Zellen derselben schon bis an den darunter laufenden Gefässbündel reichend, bis an die die Gefässe desselben begleitenden engen Zellen. Eine etwas ältere Knospe scheidet schon selbst in ihrem Gewebe enge Zellen ab, die als Vorboten eines Gefässstranges aufzufassen sind, während unter der Knospe, gleichsam eine Verbreiterung des Nerven statt hat, indem die gestreckten Zellen, welche die Gefässe des Nerven begleiten, selbst zu leiterförmig verdickten Gefässen sich umbilden, welche die Verbindung mit den werdenden Gefässen der Knospe herstellen sollen.

Knospen, die eine Länge von 0·463 Mm. und eine Höhe von 0·315 Mm. ihres eigentlichen Knospenkörpers, mit Hinwegrechnung der Paleen, haben, zeigen bereits deutlich die Anlage eines Gefässbündels. Er erscheint als engzelliger Strang, der die Mitte der Knospe durchsetzt und an der Stelle des verbreiterten Gefässstranges der Fiederlazinie ansetzend, die ersten leiterförmig verdickten Gefässzellen bildet.

Eine solche Knospe liess an den durch sie geführten drei Längsschnitten keinen Wedel erkennen; auch bei Aufstellung der Schnitte und Einstellung auf die der Oberseite der Brutknospen gehörigen Theile war eine solche Anlage nicht zu erkennen, sie muss, wenn, wie wahrscheinlich, vorhanden, in jedem Falle sehr jung, auf wenige Segmente beschränkt gewesen sein.

Demnach wären die ersten in der Knospe auftretenden Gefässbündelanfänge nicht als Wedelspuren zu deuten.

In einem um Geringes älteren Stadium, finden wir die Gefässzellen in die Knospe höher hinauf reichen, auch die durch eine solche Knospe geführte Schnittreihe liess noch keinen Wedel erkennen, sicher muss ein etwa vorhandener auf einer geringen Entwicklungsstufe gestanden sein.

Das Erkennen schon dieser Stadien gelingt am frischen Wedel nur einem geübten Auge, leichter nach der Chlorophyllextraction, wo dann an den gegen das Licht gehaltenen Wedeln, die Knospen als dunkle Punkte ober den darunter laufenden Nerven erscheinen.

In diesen und auch schon in jüngeren Stadien wird aber das Fiederläppchen, auf dem eine Knospe angelegt ist, dadurch

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gekennzeichnet, dass der Fiederzacken unter der Knospe sich einknickt. Dies wird bewirkt durch vermehrte Theilung des unter dem Nerven liegenden Gewebes, während in dem Gewebe oberhalb desselben die Theilungen durch die Anlage der Knospe zeitweilig eingestellt zu werden scheinen.

Die jüngsten beobachteten Stadien sind in den Figuren 18, 19, 21 und 22 gegeben. Das Auffinden solcher Altersstufen ist nicht ganz leicht. Zunächst sind die Fiederchen und Zacken noch ziemlich eingerollt, die Einknickung, ob der vermehrten Theilung des Gewebes unter der Knospe, ist noch gering oder gar nicht vorhanden, und wird eben auch ob der vorhandenen Einrollung wenig auffällig. In den Stadien, wie sie die Fig. 18 und 19 zeigen, veranlasst das Flachlegen unter dem Deckgläschen, Sprünge und Risse in der jungen Knospe. Die geringere Zellenzahl der Oberseite vermag eben nicht die Ausdehnung anzunehmen, welche die in der Theilung vorgeschrittenen Zellen der Unterseite bei der Flachlegung erfordern.

Jüngere Knospen (Fig. 21, 22) vertragen noch die Flachlegung, doch fehlt da meist die Anlage der Paleen, und die Knospe ist desshalb vom übrigen Epidermalgewebe schwer zu unterscheiden. Hat man Fieder für Fieder ober dem Nervverlauf abgesucht und eine Knospenanlage erkannt, so ist es gar nicht so leicht, die Begrenzung der jungen Knospe zu erkennen, nur ein etwas dichterer Inhalt der Zellen der Knospe dient hier als Wegweiser.

Die in Fig. 18 dargestellte Knospe schliesst sich unmittelbar an jene in Fig. 17 an. Sie hatte eine schon ziemlich grosse Palea und eine zweite eben angelegte; eine Scheitelzelle war nicht vorhanden. Die Begrenzung der Knospe war schon hier (besonders an der Seite des Pfeils in der Abbildung) nicht völlig bestimmbar.

Erwähnt sei auch, dass das erste Spreuhaar an der meist etwas elliptischen jungen Knospe an der dem Endzipf des Zackens, auf dem sie sitzt, zugekehrten Seite angelegt zu werden pflegt.

Die Knospe in Fig. 19 ist etwas kleiner, als die in Fig. 18; eine Scheitelzelle ist nicht vorhanden, und weist die etwas regelmässigere Anordnung der Zellenzüge wenigstens auf keine dreiseitige Segmentirung hin.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Hingegen weisen die jüngsten erkannten Stadien, die in Fig. 21 und 22 wiedergegeben sind, zweifellos auf ein Wachsthum, das durch dreiseitige Segmentirung einer Scheitelzelle vor sich gegangen ist, und lässt sich diese Zelle auch erkennen. Besonders gilt dies von der in Fig. 22 abgebildeten Knospenanlage, bei der auch die Begrenzung der Knospe eine sichere ist, was von der Knospe in Fig. 21 nicht gesagt werden kann; wie denn überhaupt an allen beobachteten Jugendstadien das Knospengewebe unmittelbar in das Epidermalgewebe übergeht, so dass man an der exogenen Anlage der Knospen nicht zweifeln kann.

Das schwere Bestimmen der Begrenzung der Knospe, und das schwere Erkennen der jungen Knospenanlagen, ob des geringen Abhebens der Zellen der Knospe vom übrigen Epidermalgewebe, mögen wohl eine Erklärung dafür abgeben, dass keine jüngeren Stadien als die oberflächlich sechzehnzelligen der Fig. 21 und 22 erkannt werden konnten.

Es wurden noch eine Anzahl Fieder bis zur Wedelspitze emsig und wiederholt abgesucht, die höher standen, als jene, welche die jüngsten erkannten Stadien trugen, wohl dürften Knospenanlagen auf ihnen vorhanden gewesen sein, aber ihre Unterscheidung gelang nicht. Fassen wir die wesentlichsten, an diesem Faren gemachten Beobachtungen zusammen, so können wir sagen:

Aus der ganzen Untersuchung kann die entschieden exogene Anlage der Knospen als sichergestellt angenommen werden.

Ebenso steht die sehr frühe Anlage der Knospen, vor beendigtem Spitzenwachsthum des Wedels fest.

Ob das jüngste Stadium der Knospe durch eine einzige Zelle repräsentirt wird, und ob in dieser unmittelbar eine dreiseitig segmentirte Terminalzelle gebildet wird, die fortan als Vegetationsscheitel der Knospe zu gelten hat, kann nicht bestimmt behauptet werden. Die jüngsten beobachteten Knospenstadien aber lassen mit viel Wahrscheinlichkeit die Annahme einer solchen Entstehung der Knospen zu. Die gebildete Scheitelzelle würde dann schon nach Abschneidung weniger Segmente in ein Ruhestadium eintreten, es ist dies die Zeit, in der am

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wedel die Zellstreckung im vollen Gange ist. Diese führt zu Zerrungen in den schon vorhandenen Segmenten, die ihr Erkennen ganz oder theilweise vereiteln. Ausserdem erfordert das sich streckende Gewebe des Wedels auch eine Streckung, und erneute Theilung in den peripheren Theilen der jungen Anlage und da die Zellstreckung in allen Theilen rings um die Knospe vor sich geht (wohl am stärksten in der Richtung des Strangverlaufes), zeigen solche Knospen die Wände ihrer peripheren Zellenzüge vorzüglich in der Längsrichtung der Knospe (die Knospe selbst erscheint elliptisch und fällt die grosse Achse mit der Richtung des unter ihr laufenden Nerven zusammen) und senkrecht darauf orientirt. Ist die Zellstreckung vorüber, so dürfte die frühere Scheitelzelle wieder in ihre normale Function treten.

So die Verhältnisse, soweit es mir gelang dieselben bei *Asplenium bulbiferum* zu lösen. [1]

---

[1] Sehr hinderlich für das Studium von Jugendstadien der Knospen, oder, besser gesagt, eigentlich für das Auffinden solcher Stadien, sind die Trichomgebilde, wie eines Fig. 24 zeigt. Diese Trichomgebilde werden nach Russow's * Eintheilung der Trichomgebilde der Farne zu den nach dem „morgensternförmigen Typus" gebauten zu rechnen sein. Sie zeigen eine Stielzelle, welche eine einschichtige, geringe Zellfläche trägt, die nach einigen Richtungen instrahlige Fortsätze ausgedehnt erscheint; gewöhnlich sind drei, seltener 4 bis 5 solcher Fortsätze vorhanden.

Junge Sternhaare bilden nur eine einfache Zellenkette, die sich an die Stielzelle anschliesst, und mit einer blasigen, mit dunkelbraunem Inhalt gefüllten Zelle abschliesst. Die Bildung der Zellfläche geht durch spätere Theilungen in den der Stielzelle folgenden Zellen vor sich, von welcher Zellfläche einige Randzellen die Ausbildung der Sternhaare übernehmen. Alle Zellen sind mit mehr oder minder bräunlichem Inhalt erfüllt, die blasigen Endzellen der Zacken aber mit dunkelbraunem.

Diese Sternhaare finden sich nun auf der Ober- und Unterseite der Fieder und ihrer Theile, folgen ebenfalls dem Verlauf der Nerven und machen streckenweise das sonst wunderschön aufhellbare Gewebe dieses Farnes undurchsichtbar und müssen wenigstens die oberflächlichen wegpräparirt werden.

Anfänglich dachte ich mir, dass die Anlage der Knospen mit den Sternhaaren in einem Zusammenhang stehe, da ich solche Haare öfters neben älteren Knospen sah; ich fand sie später auch wiederholt neben jüngeren.

* (Dr. E. Russow, „Vergl. Untersuchungea über die Histiologie der Leitbündelkryptogamen". Petersburg 1872).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der letzte Faren, der in die Untersuchung einbezogen wurde, ist *Asplenium viviparum* Spreng. Die Wedel dieses Farnes erreichen einen Fuss Länge, sie sind gefiedert, Fieder und Secundärfieder wieder fiederschnittig. Besser als die Beschreibung kann die Fig. 4, welche einen mittleren Primärfieder eines Wedels zeigt, eine Vorstellung vom Farne geben.

Die Knospen stehen auf der Oberfläche der Wedel und folgen wieder dem Verlauf der Nerven; an höheren und mittleren Fiedern stehen sie immer nur an der Fiederachse dort, wo ein Nerv in einen Secundärfieder oder Zacken übertritt, an tiefern Fiedern treten sie auch an die Secundärfieder über. An letztern wurden bis zwei, am Primärfieder bis zwölf Knospen beobachtet.

Die ältesten Knospen hatten 4 makroskopisch sichtbare Wedel entwickelt, die im Gegensatz zu den so dissecten Wedeln erwachsener Pflanzen, breit flächenförmig sich zeigten. In Fig. 23 ist eine junge Knospe gezeichnet, deren Scheitel eine dreiseitige Scheitelzelle mit einigen Segmenten zeigt. Die älteste Wedelanlage erscheint ungemein breit, entsprechend der breiten Entwicklung der Wedel älterer Knospen.

Weitere Stadien wurden an dem Faren nicht untersucht; ein junger Wedel wurde nach Knospenanlagen abgesucht, allein solche nicht gefunden. Die Entstehung der Knospen auf der Oberseite der Wedel wäre eben zur Forschung der ersten Anlagen sehr günstig, doch sind die zelligen Elemente des Farnes so derb, dass sie nur schwer hinlänglich aufgehellt werden, um erste Anlagen erkennen zu lassen. So bleibt immer *Asplenium bulbiferum* der günstigste Faren zur Forschung nach der Entstehung der Adventivknospen.

Knospen, auch über diese hinweggelegt, allein in der Mehrzahl der Fälle liegen die Knospenanlagen frei, so dass ein solcher Zusammenhang zwischen den jungen Knospen und Sternhaaren nicht besteht.

Zu den Sternhaaren, die die Untersuchung erschweren, gesellen sich noch die eigentlichen Paleen, die jedoch nur an der Unterseite der Fieder stehen und dort dem Verlauf der Nerven folgen. Die Zellen der Paleen verdicken sich bald an den gegen die Fläche der Paleen senkrechten Wänden, so dass auch sie zur Durchsichtigkeit der der Gewebe gerade nicht beitragen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Trägt ein Wedel der untersuchten Farne gar keine Adventivknospen, so wäre es wohl möglich, dass ihre Anlage überhaupt nicht erfolgte; ebenso wahrscheinlich aber ist es auch, dass sie wohl angelegt wurden, doch in noch nicht erkennbaren Entwicklungsstadien zu Grunde gegangen sind. Ihre Anlage, sowie eventuelle Weiterentwicklung hängt wohl von der Gunst der Verhältnisse ab. Darnach werden sie sich oft rasch entwickeln, oder sie treten nach Erreichung einer Entwicklungsstufe in ein Ruhestadium, das zeitlich sein kann, oder sie sterben auf dieser Stufe ab; diese Entwicklungsstufe kann nun eine so tiefe sein, dass sie sich der Beobachtung noch entzieht. Übrigens tritt das Fehlen der Adventivknospen bei *Asplenium bulbiferum* und *A. viviparum* nur selten ein, häufiger bei *Diplazium celtidifolium* und *Asplenium Belangeri*.

Die exogene Entstehung haben die Adventivknospen der untersuchten Farne mit den von Strassburger [1] an *Lycopodium aloifolium* studirten Adventivknospen gemeinsam. In der gleichen Beziehung stimmen sie auch mit den Adventivknospen von *Calliopsis tinctoria* [2] überein, so wie mit den ebenfalls exogen entstehenden Adventivknospen an den Begonienblättern. Bei den Phanerogamen findet sonst die Entstehung von Adventivknospen meist endogen statt.

Die Resultate der Untersuchung ergeben folgende wesentliche Punkte:

1. Die Adventivknospen der Farne sind an den Verlauf der Gefässstränge im Mutterorgan gebunden.

2. Die Stellung der Knospen an den Farnen ist eine verschiedene, in derselben Species aber innerhalb gewisser Grenzen constant.

3. Alle Knospen der untersuchten Farne wachsen in ihren späteren Stadien, sicher sobald ein Wedel vorhanden, mit dreiseitig sich segmentirender Scheitelzelle.

---

[1] „Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen", von Dr. E. Strassburger. Bot. Ztg. 1873, pg. 100.

[2] Braun und Magnus, „Adventivknospen bei *Calliopsis tinctoria* DC." Jahrb. d. bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 1871.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4. Frühere, noch wedellose Stadien, die sonst schon ziemlich erwachsen sind, haben nahezu ausnahmslos keine erkenntliche Scheitelzelle.

5. Die jüngsten beobachteten Stadien aber lassen eine Scheitelzelle und dreiseitige Segmentirung erkennen.

6. Die Entstehung aller Knospen ist eine exogene und die Folge der Entwicklungsstadien deutet auf acropetale Anlage.

7. Die Knospen dürften aus einer einzigen Oberflächenzelle hervorgehen, in der eine dreiseitige Scheitelzelle gebildet wird (dafür spricht Punkt fünf).

8. Die Anlage der Knospen ist eine sehr frühe; wahrscheinlich dürfte die Abgliederung der Mutterzellen der Adventivknospen nicht zu ferne dem Wedel-, respective den Fiederscheiteln vor sich gehen. Für die frühe Anlage spricht, dass an Wedeln, die in ihrem Spitzenwachsthum noch nicht abgeschlossen waren, an tieferen Fiedern sich Knospen fanden, die bereits selbst Wedel angelegt zeigten. Auch reicht schon in sehr jungen Knospen das Knospengewebe bis an den darunterlaufenden Nerv (Fig. 16, *b*), und zeigt in wenig älteren Stadien die Ausbildung eines Gefässstranges, der die Verbindung mit dem Gefässstrang des Mutterorganes bewerkstelliget. Ebenso kann als Beleg dafür noch angeführt werden, die Knickung der Blattfläche, welche schon unter so jungen Knospen, wie deren eine Fig. 19 zeigt, zu finden ist, und die — als durch die Knospe bedingt — sicher auf eine Anlage in bedeutend früherer Zeit, das ist noch näher dem Wedel- oder Fiederscheitel, hinweist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Tafelerklärung.

Bedeutung der Buchstaben in den Figuren: *k* Knospe, *n* Gefässstrang, *p* Paleen, *v* Knospenscheitelzelle, *w* Wedelscheitelzelle.

Sämmtliche Figuren die mikroskopische Bilder zeigen, wurden mit der *Camera lucida* entworfen.

Fig. 1. Ein Wedelstück mit den basalen Theilen zweier Fieder von *Diplazium celtidifolium;* am Grunde des einen Fieders ist eine der oberflächlich aufsitzenden Adventivknospen gezeichnet.

„ 2. Ein gleiches Wedelstück von *Asplenium Belangeri* von der Unterseite gesehen, da bei dem Faren die Knospen auf dieser Seite inserirt sind. *w* eine Wurzel der Knospe, *so* die *sori.*

„ 3. Der mittlere Theil eines Fieders mit der auf dem Secundärfiederchen aufsitzenden Adventivknospe von *Aspl. bulbiferum.*

„ 4. Der Endtheil eines mittleren Fieders von *Aspl. viviparum;* die Knospen zeigen drei entwickelte Wedel.

„ 5. Das Wedelende von *Aspl. bulbiferum*; es zeigt die oberste am Wedel vorhandene Knospe (pg. 4).

Die Figuren 1—5 sind nach der Natur in natürlicher Grösse gezeichnet.

„ 6. Der basale Theil eines höheren Fieders vom selben Faren, wie in Fig. 5; an der Nervverzweigung im Secundärzacken sitzt die punktgrosse Knospe (3fach vergrössert).

„ 7. (220). Scheitel einer Adventivknospe von *Diplazium celtidifolium* in Spitzenansicht. Scheitelzelle nebst drei deutlichen Segmenten.

„ 8. (220.) Wedelscheitel von *Diplazium celtidifolium;* Seitenansicht, etwas in die Spitzenansicht geneigt. Bei der Präparation trat ein Sprung im Scheitelgewebe auf, der nach den Segmenten verläuft und bis zum jüngsten hinaufreicht.

„ 9. Die Figur ist etwas vergrössert und schematisch gezeichnet um für *Aspl. Belangeri* das Ansetzen des Gefässstranges an den Fiederstrang für den Fall zu erklären, dass die Knospe an der Wedelhauptrippe sitzt (pg. 3).

„ 10. (60.) Der Scheitelhöcker einer älteren Knospe von *Aspl. Belangeri;* mit *v* ist die Lage der Scheitelzelle am Höcker angedeutet, die seitlichen Striche 1, 2 sollen die Stellung der beiden jüngsten erkenntlichen Wedel anzeigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 11. (220.) Knospenscheitel desselben Farnes in Spitzenansicht, die Scheitelzelle mit sechs Segmenten zeigend.

Die Figuren 12—23 sind von *Aspl. bulbiferum.*

„ 12. (220.) Scheitelpräparat einer älteren Knospe in Spitzenansicht. Die Scheitelzelle der Knospe nebst zwei Segmenten, und die Scheitelzelle des jüngsten Wedels erkennbar.

„ 13. (220.) Scheitel einer jüngeren Knospe in Spitzenansicht. Die Scheitelzelle und fünf Segmente treten deutlich hervor.

„ 14. (330.) Eine noch wedellose Knospe in der Ansicht von oben; der Knospenkörper ist im Umriss angedeutet, die drei ersten Paleen (1, 2, 3.) sind in ihrer Stellung zu einander durch Zeichnung ihrer Spitzen gegeben und bezeichnet die Numerirung ihre Altersfolge.

Die Knospe besitzt eine Scheitelzelle, die etwas versenkt, und überwölbt von den Wänden der angrenzenden Segmentzellen erscheint. Segmente sind fünf erkennbar.

„ 15. (60.) Eine ungefähr gleich alte Knospe wie in Fig. 14, um die Stellung und Altersfolge der ersten Paleen zu zeigen (pg. 7)

„ 16. (280.) Ein um Geringes älteres Knospenstadium als in Fig. 14.

a) Oberflächenansicht. Eine Scheitelzelle fehlt. Die Knospe befindet sich in dem (pg. 10) angenommenen Ruhestadium *st.* ein Sternhaar, das neben der Knospe inserirt ist.

b) Längsschnitt in der Richtung x, y geführt; die zusammengehörigen Zellenzüge wurden durch stärkere Linien markirt.

„ 17. und 18. (330.) Ähnliche Knospenstadien wie das vorhergehende. Angelegte Paleen in beiden Figuren; in 17 eine grössere wegpräparirte punktirt angegeben, in 18 der optische Querschnitt einer solchen auf gleiche Weise angedeutet.

„ 19. (220.) Ein ähnliches Stadium, nur etwas kleiner. Die Zellenzüge erscheinen mehr geordnet.

„ 20. Die Knospe von Fig. 19 schematisch in ihrer Stellung oberm Nerv gezeichnet. Die dem Endzipfel der Lazinie, auf welcher die Knospe sitzt, zugekehrte Palee ist mit 1 bezeichnet; sie ist, der Erfahrung nach, immer die älteste.

„ 21. (220.) Stellt ein jüngstes, erkanntes Knospenstadium vor. Scheitelzelle und Segmentirung erkennbar.

22. (330.) Ein gleiches Stadium, wie das vorangehende.

„ 23. (220.) Eine Adventivknospe von *Aspl. viviparum.* Die ganze Knospe im Umriss, nur die Vegetationsspitze mit ihren Theilungen genau gezeichnet, *r* ist eine durch Druck erfolgte Sprungstelle, die der Segmentgrenze zu folgen scheint. *w* Wedel.

„ 24. (220.) Ein Sternhaar von *Aspl. bulbiferum*, *s* die Stielzelle.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Heinricher Emil

Artikel/Article: Über Adentivknospen an der Wedelspreite einiger Farne. 249-264