Pteridologische Notizen

H. Wolf

1. Botrychium lanceolatum Angstr., ein Glazialrelikt

Im August 1931 berichtete Herr Höppner — Krefeld über die Auffindung von *Botrychium matricariae* (Schrk.) Spr. bei Niederthai unweit Umhausen im Ötztal (Nordtirol). Die Pflanze war, wie die vorliegenden Exemplare zeigen, richtig bestimmt. Nach Mansfeld (1940, S. 13) führt heute die Art den Namen *B. multifidum (Gmel.)* Rupr.: ein immer noch häufig verwendetes Synonym ist *B. rutaefolium* A. Br. Nach Höppners Angaben war die Pflanze in größerer Zahl, wenn nicht gar in Menge vorhanden. Sie fand sich an „grasigen Stellen im Bachalluvium des Hairlachbaches oberhalb Niederthai bei Umhausen in ca. 1600 m Höhe" (s. Beleg auf Abb. 1).

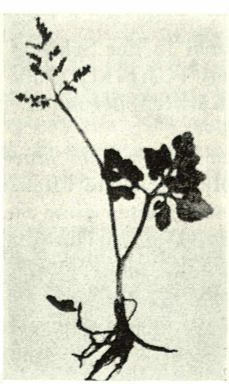

Abb. 1 *Botrychium multifidum* Rupr.
Fundort: Moräne bei Niederthai
August 1931 leg. H. Höppner

Mit dieser Auffindung war ein pflanzengeographisches Problem angeschnitten. Die gleiche Art war, im Jahre 1868 bei Cles im Val di Non, d. i. nur 80 Kilometer Luftlinie von der oben genannten Stelle entfernt, festgestellt, in Gesellschaft von *B. Lunaria* (L.) Sw., *B. matricariaefolium* (Retz.) A. Br. und einer vorher in Mitteleuropa nicht festgestellten Art, dem *Botrychium lanceolatum* (Gmel.) Angstr. gefunden worden. (Luerssen, 1889, S. 569, Anmerkung 1).

Die Photo-Vorlagen und ein Teil der Photos stammen vom Unterzeichneten. Die übrigen Photos wurden aufgenommen durch Herrn Photograph Kubitza, Heidelberg-Rohrbach (Abb. 18, 19, 20), durch Herrn Dr. Reznik, Heidelberg (Abb. 2, 3) und durch Herrn Oberlehrer Schmidt, Heidelberg (Abb. 1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 17).

Ich hielt für möglich und wahrscheinlich, daß am Standort bei Niederthai die gleichen oder doch ähnliche Verhältnisse wie am Standort bei Cles vorliegen; was bedeuten konnte, daß da, wo Höppner *B. multifidum* gefunden hatte, auch *B. lanceolatum* wachsen würde.

Im August 1954 besuchte ich die Stelle und fand keine Spur von *B. multifidum*. Dagegen war — neben *B. Lunaria* Sw. und einem schwach entwickelten Exemplar von *B. matricariaefolium* A. Br. — eine ansehnliche Zahl von Exemplaren des bei Cles gefundenen *B. lanceolatum* Angstr. vorhanden. Ein neuer Standort für diese Art war festgestellt: Niederthai bei Umhausen im Ötztal, in unmittelbarer Nähe des Hairlachbaches in ca. 1600 m Höhe. (Hierzu Abb. 2, 3 und 4). Die Tatsache, daß 1954 *B. multifidum* sich nicht zeigte, braucht nicht irgendwie zu verwirren; sie dürfte mit der ungeklärten Erscheinung zu deuten sein, daß Botrychien ein oder auch mehrere Jahre ganz oder fast ganz auszusetzen vermögen.

Kennzeichnung und geogr. Verbreitung von Botrychium lanceolatum Angstr.

Nach Luerssen (1889, S. 569) „eine der größten Seltenheiten unseres Florengebietes", ist *B. lanceolatum* ein Vertreter der subarktischen Flora Eurasiens und Amerikas.

In Mitteleuropa wurde die Art noch zweimal in der Schweiz festgestellt, bzw. erst nachträglich richtig bestimmt (Christ, 1900, S. 173. Anm. 2): ein weiteres Mal wurde sie in Kärnten gefunden (Hegi, 2. Aufl., 1. Bd. S. 65).

In Bezug auf seine Artenzugehörigkeit ist *Botrychium lanceolatum* Angstr. auf den ersten Blick zu erkennen, sofern lebende Pflanzen vorliegen. Getrocknete und gepreßte Herbarpflanzen bieten diese Sicherheit nicht mehr so ganz. Anhand von am lebenden Objekt leicht ablesbarer, die Species gut charakterisierender Merkmale ist die Pflanzenart von den anderen *Botrychium*-Arten gut abgegrenzt.

Die Achse 1. Grades, von der Basis bis zum Scheitel, anders bezeichnet der gemeinsame Blattstiel *(Stipes)*, erreicht bei *B. lanceolatum* eine Länge, die mehr als die halbe Länge der Gesamtpflanze beträgt. Hinsichtlich Richtung und Ausbildung der am Achsenscheitel ausgegliederten Abschnitte, d. s. der Trophophyll- und der Sporophyllabschnitt, herrschen hier die gleichen Verschiedenheiten, wie sie allen Arten des Genus *Botrychium* eigen sind. Die die Zugehörigkeit zu *B. lanceolatum* Angstr. kennzeichnenden Details beziehen sich besonders auf den Trophophyll-, in geringerem Grade auch auf den Sporophyllabschnitt. Sehen wir uns die an lebenden Pflanzen aufgenommenen Photos in Abb. 2 und 3 an; sie lassen die für die Unterscheidung wesentlichen Einzelheiten instruktiv erkennen.

a. Trophophyllabschnitt. Oberfläche kahl und etwas glänzend. Textur dünnfleischig; hierin ein Gegensatz zu allen übrigen *Botrychium*-Arten, die mehr oder weniger dickfleischig erscheinen. Wie an einer flachen

Schale ist der gesamte Spreitenrand nach innen aufwärts gekrümmt; ohne Zweifel das die Art am eindeutigsten kennzeichnende Merkmal. Dünnfleischigkeit und schalenartige Aufkrümmung lassen an der lebenden Pflanze die Artzugehörigkeit stets erkennen. Die auf beiden Seiten Spaltöffnungen führende Spreite ist von deltoidischem bis kurzeiförmigem Umriß mit mehr oder weniger deutlich zugespitztem Terminalsegment. Die in der wechselständigen Anordnung von den übrigen Botrychien nicht abweichenden Primärsegmente, 6 bis 8 an der Zahl, zeigen insofern eine charakteristische Eigentümlichkeit, als sie in spitzwinkeliger, abstehendaufrechter Lage zur Mittelrippe, der Rhachis, stehen. Die an diesen ausgegliederten Sekundärsegmente weisen längliche bis länglich-lanzettförmigen Umriß auf; ihr Rand ist flacher oder tiefer gesägt bis eingeschnitten, so daß ev. Tertiärabschnitte abgegliedert werden. Alle Zähne und ev. vorhandenen Tertiärabschnitte zeigen nach dem vorderen, spitzen bis schwach abgerundeten Ende des Sekundärsegments.

Aufgefallen ist mir auch die Färbung des Trophophyllabschnitts. Er weist ein im Vergleich mit den übrigen, mehr gelbgrün gefärbten Botrychien mehr satteres Grün auf. Es könnte sich aber hier um ein Merkmal handeln, das sich auf den einen oder anderen Standort beschränkt, d. h. individueller Natur ist. An den Primärsegmenten ist die basale Hälfte stets stärker entwickelt als die apikale. Das der Rhachis zunächst liegende, erste Sekundärsegment wird auf der unteren Hälfte abgegeben.

b. Sporophyllabschnitt. Am oberen Ende des *Stipes* oder am Grunde des Trophophylls entspringend. Die ganz oder fast ungestielte bis gestielte „Spreite" verhältnismäßig kurz, den Trophophyllabschnitt an Länge nur wenig übertreffend; bisweilen sogar etwas kürzer bleibend

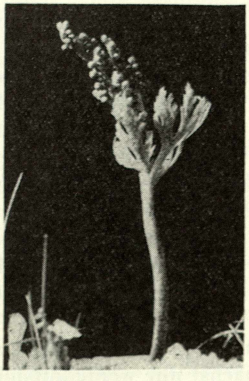

Abb. 2 *Botrychium lanceolatum* Angstr.
Standort: Moräne bei Niederthai
August 1954 leg. H. Wolf

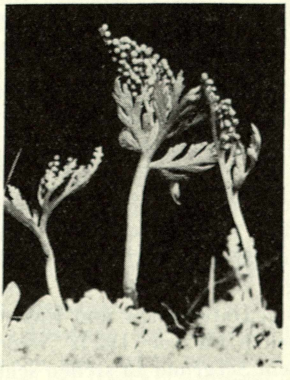

Abb. 3 *Botrychium lanceolatum* Angstr.
Standort: Moräne bei Niederthai
August 1954 leg. H. Wolf

als dieser. Primär- und Sekundärsegmente ähnlich gegliedert denjenigen des Trophophylls: demnach Gliederung der beiden Abschnitte ungefähr gleich stark.

Umbildungen am Trophophyll- und Sporophyllabschnitt mit einer einzigen Ausnahme nicht beobachtet. Die Ausnahme betrifft die Ausbildung eines einzelnen Sporangiums am Rande eines Trophophyllabschnitts.

Wie hier geschehen, hebt auch schon der Autor der heute gültigen Bezeichnung, Angström, in der Diagnose der Pflanze die dünne Konsistenz des Laubes und dessen bauchige Gestalt im lebenden Zustand hervor. (Botan. Notiser 1866. pg. 36, 37).

An Synonymen konnte ich finden:

Osmunda lanceolata Gmelin 1768
Botrychium matricariaefolium E. Fries 1846
B. palmatum Presl 1847
B. rutaceum ß *tripartitum* 1853
B. rutaceum ß *lanceolatum* Moore 1858
B. Lunaria var. *rhombeum* Hartm. 1866
B. Lunaria var. *herb.* Chamisso 1866

Immerhin wäre denkbar, daß in älteren Herbarien diese Synonyme und damit ev. noch nicht veröffentlichte Fundortsangaben zu finden sind.

Einwandfrei gehören zu *B. lanceolatum* Angstr. die in den Abbildungen 5 - 7 wiedergegebenen Exemplare aus Schweden. Ein Teil von ihnen, nämlich die 1870 von Palmquist und 1874 von Behm gesammelten, war als *Botrychium lanceolatum* Rupr. bezeichnet worden, einem nicht hierher, sondern zu *B. matricariaefolium* (Retz.) A. Br. gehörendem Synonym. Angesichts der verwirrenden Fülle an Synonymen ein verzeihlicher Irrtum.

Der neuentdeckte Standort bei Niederthai

Hat man, von Umhausen kommend, die Höhe von Niederthai erreicht, so zeigt sich in prächtiger Hochgebirgslandschaft ein Trog — oder U-Tal dar, dasjenige des Hairlach- oder Horlachbaches, welcher nach Passieren des auf der Ausgangsstufe des Tales gelegenen Dorfes Niederthai in mächtigem Wasserfall, dem Stuibenfall, ins Ötztal abstürzt. Auf der nördlichen Talseite in sonnseitiger Lage ziehen sich die steilen, steinigen und erdarmen Hänge des Narrenkogels (2310 m) hin, die, mangels geeigneterer Stellen bis unweit der Waldgrenze landwirtschaftlich genutzt werden. Unter unsäglichen Mühen bearbeiten Gebirgsbauern die dürftigen Hänge, schaffen unter jährlichem Erdauftragen die Lebensbedingungen für den Anbau der Kartoffel, der wichtigsten „Ackerfrucht", für Gerste, Hafer, Raps und Luzerne.

Gehen wir vom Dorfe Niederthai, das auf ehemaligem, stark ausgenagtem Seegrund zu stehen scheint, das zunächst nur wenig aufsteigende Horlachbachtal gegen die Larstighöfe aufwärts, so begegnen uns überall die Zeugen einer bewegten geologischen Vergangenheit, insbesondere die Spuren glazialer Erosion bzw. Alluvion. Nur an Stellen, an welchen durch

menschliche Tätigkeit diese Spuren verwischt werden, wie unmittelbar am nördlichen Bachufer, ist Wiesenkultur in nennenswertem Umfange möglich. Dagegen treffen wir auf der südlichen Bachseite noch ursprüngliche Verhältnisse an, die zwar ein Beweiden und Beforsten, nicht aber eine landwirtschaftliche Kultivierung zulassen.

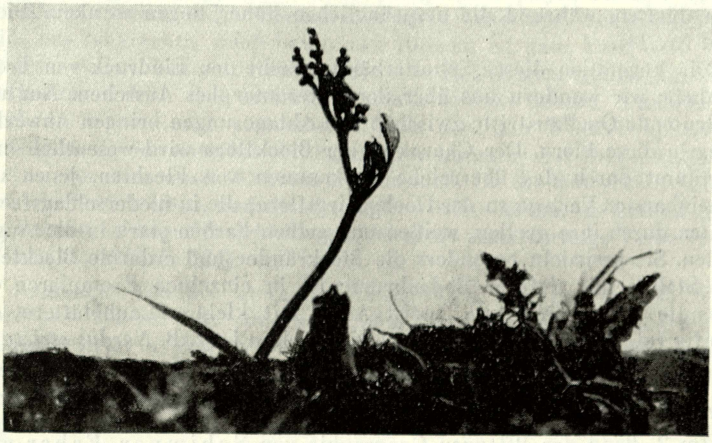

Abb. 4 *Botrychium lanceolatum* Angstr.
Standort: Moräne bei Niederthai
Juli 1956 leg. H. Wolf

Die zahlreich herumliegenden, abgeschliffenen Geröllsteine (wohl Gneise verschiedener Zusammensetzung) zeugen von der Tätigkeit eines gewaltigen Gletschers, der einst das ganze Hochtal erfüllte, von dessen Vorstößen und Zurückweichen, vom Wiedergefrieren und Wiederabschmelzen des Eises, bis der Gletscher sich endgültig zurückzog.

Das im Hochsommer, nach der Schmelze der den Gletschern vorgelagerten Schneemassen klare und völlig reine Wasser des Horlachbaches gibt Beweis dafür, daß in der heutigen Zeit dessen Zuflüsse von echten Quellen kommen und die von Gletschern herrührenden nur unbedeutend sein können. Trotz des riesigen Einzugsgebietes, das vom Pöschachkogel (2572 m) zum Gaißkogel (2718 m), Plattkogel (2797 m), Fernerkogel (2911 m), Kraspesspitze (2953 m), Roßkogel (3060 m), Weißkogel (3180 m), Strahlkogel (3236 m), Hörndle (2986 m) und Hemerkogel (2760 m) reicht, besteht doch nur im Raume der Strahlkogelgruppe eine über das ganze Jahr sich erstreckende, unmittelbare Verbindung mit Gletschern, eine Verbindung, die sich kaum auswirkt. Wenn aber schon an diesen wenigen Stellen Wasser aus Gletschern sich in den Bach ergießt, so reicht deren Menge bei weitem nicht aus, ihm ganzjährig die typische Gletschertrübe zu geben, wie sie etwa im Ötzbach zu erkennen ist.

Die wirr durcheinanderliegenden, kleinen und großen, als Wanderschutt von der Höhe hierher verfrachteten und hier schon seit langer Zeit zur Ruhe gekommenen Moränenreste säumen girlandenartig das Bachufer, steigen aber an wenig oder nicht von Wald bedeckten Stellen scheinbar in die Höhe. Diese Moränen stellen die Standorte von *Botrychium lanceolatum* Angström dar, welche als sekundäre zu bezeichnen sein dürften, während die ursprünglichen höher liegen werden. (Siehe Bild Nr. 14).

Die Vegetation dieser Schotterbänke macht den Eindruck von Trokkenheit; wir wundern uns über deren xeromorphes Aussehen. Nur unbedeutende Quellaustritte zwischen den Ablagerungen bringen Abwechslung in diese Flora. Der Charakter der Blockflora wird wesentlich mitbestimmt durch das überreiche Vorkommen von Flechten, jenen unscheinbarsten Vertretern der Hochgebirgsflora, die in niederschlagsfreien Zeiten durch ihre grellen, weißen und gelben Farben stark in die Augen fallen. Sie besiedeln besonders die Blockränder und erdarme Blockteile. An Stellen mit tieferer Bodenkrume ist in einzelnen Exemplaren die gesamte Hochgebirgsflora, meist Arten mit kleinen Laubblättern, die häufig rot gefärbt sind, vertreten. Nicht selten ist z. B. *Nardus stricta* L., das vom Vieh beim Beweiden herausgerissen wird.

Glazial- und Wanderrelikte unter den Botrychien.

Im 2. Band der Pflanzen-Geographie von Schimper-Faber wird in Abb. 464 (S. 1237) eine Vegetationsaufnahme aus dem hohen Norden (Fischerhalbinsel, Russisch-Lappland zwischen 69 und 70 Grad nördl. Breite) gezeigt, die das gleiche xeromorphe Gepräge aufweist wie die Block-Vegetation im Horlachtal zu Niederthai. Inmitten dieser an tundraartige Verhältnisse gemahnenden, flechten- und moosreichen Pflanzen-Gesellschaft erheben sich niedrige, in den Vertiefungen der Blöcke wurzelnde Botrychien. Hier fand ich mehrere Exemplare von *B. Lunaria* (L.) Sw., ein Exemplar von *B. matricariaefolium* A. Br. und eine individuenreiche Kolonie von *B. lanceolatum* (Gmel.) Angstr. Die letztere wurde mir zum Erlebnis meiner beiden Besuche des Fundortes bei Niederthai. Mir drängte sich die Überzeugung auf, daß *B. lanceolatum* Angstr. mit Fug und Recht zu den echten Glazialrelikten zu zählen ist. Nirgendwo in Mitteleuropa kommt es in tieferen Lagen vor (wie etwa *B. Lunaria, matricariaefolium* A. Br., *multifidum* Rupr. und *simplex* Hitchc.)

Diese Ansicht ist schon vor mir ausgesprochen worden und in der einschlägigen Literatur niedergelegt. Ich verweise auf Christ, der hierüber das Folgende zu sagen hat: „Auf den angegebenen zerstreuten Punkten der Alpen: versprengte Leitpflanze der subarktischen Flora" (Christ, 1900, S. 153).

„Als glaziale Relikte aufzufassen sind auch die in den Zentralalpen soweit zerstreuten und seltenen aber noch im subarktischen N. Europa und N. Amerika reichlich vorhandenen Botrychien, von denen *B. lanceolatum* am Berhardin nahe bei *Trientalis* vorkommt" (Christ, 1910, S. 153)

Ich kann die zuletzt geäußerte Ansicht nur für *B. lanceolatum* ganz anerkennen, vermag auch der an anderer Stelle von Christ geäußerten Ansicht nur in diesem Umfange zuzustimmen: „Die kleinen Botrychien sind verschieden kalt eingestellte Pflanzen. Mindestens acht Arten sind arktisch-alpin im eigentlichen Sinne, mehrere davon zirkumpolar. Fleischig-lederige Zwerggestalten mit wenig Chlorophyll, stecken sie tief im alpinen Rasen und in der mineralischen Unterlage, ziehen im Herbst ein: das senkrechte, reich bewurzelte Rhizom ist ganz kurz, aber etwas angeschwollen. Unstreitig sind es die sehr fleischigen, zahlreichen Wurzelfasern, welche den kleinen Vegetationspunkt lebend erhalten. Mit anderen Worten: alle verletzbaren Teile sind den Wintertemperaturen entzogen. Bis ins antarktische Patagonien hinunter hat Dusèn noch zwei Arten, worunter unser *B. Lunaria*, gefunden. Da die Botrychien jährlich nur ein Blatt treiben, und die Prothallien Mühe haben, im dichten Rasen zu keimen, so begreift sich die spärliche, oft punktförmige Verbreitung" (Christ, 1910, S. 124).

Abgesehen von den gewagten Kausalitäten, von denen diese Worte sprechen, scheint mir die Einbeziehung von 8 *Botrychium*-Arten als Glazialrelikte in Bausch und Bogen eine Unmöglichkeit. Die heutige geographische Verbreitung muß festgestellt werden, und danach die bei den mitteleuropäischen Arten sich ergebenden Abstufungen berücksichtigt werden. Zerstörte Standorte sind wie noch bestehende Standorte einzusetzen.

Unter einem wirklichen Glazialrelikt verstehe ich eine Pflanzenart, die eine Verbreitung wie das von Glück festgestellte *Sparganium hyperboreum*, hat. Dieses besitzt an der Sarner Scharte bei Bozen in Tirol einen Standort, und dann findet es sich wieder in der europäischen, amerikanischen und asiatischen Arktis und Subarktis, wo diese Art sehr verbreitet ist. Selbstredend werden auch mehrere oder gar viele Vorkommen in den Alpen nicht gegen die Annahme eines echten Glazialreliktes sprechen. Die Zwischenverbindung von den Alpen zur Arktis ist dagegen entscheidend. Eine Art, die in Tieflagen stärkere Verbreitung zeigt als in Hochlagen, braucht kein Glazialrelikt sein. Sehen wir darauf die mitteleuropäischen Botrychien an, stellen wir ihre Indigenate fest und urteilen wir daraufhin, ob und welche Art als Relikt angesehen werden kann. R. Mansfeld führt in seinem 1940 erschienenen Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands 6 Arten an: *B. Lunaria, matricariaefolium, lanceolatum. multifidum, simplex* und *virginianum* (L.) Sw. Nachstehend die geographische Verbreitung der einzelnen Arten:

1. *Botrychium Lunaria* (L.) Sw. Zerstreut im ganzen Gebiet, in tieferen Lagen stellenweise in Menge, auch in höheren Lagen bisweilen häufig.
2. *Botrychium matricariaefolium* (Retz.) A. Br. Vereinzelt, am häufigsten im norddeutschen Flachland des deutschen Ostens. In höheren Lagen seltener.

3. *Botrychium lanceolatum* (Gmel.) Angstr. Nur an wenigen Punkten der Alpen.
4. *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. Vereinzelt, am häufigsten im norddeutschen Flachland des Ostens, auch an mehreren Punkten der Alpen.
5. *Botrychium simplex* Hitchc. Vereinzelt, am häufigsten im Flachland des Ostens, auch an wenigen Punkten der Alpen.
6. *Botrychium virginianum* (L.) Sw. Sehr zerstreut, an wenigen Punkten des Flachlandes, an einigen nicht hochgelegenen Punkten der Alpen.

Unter den hier angeführten Arten dürfte mit in erster Linie *B. matricariaefolium* A. Br. an einen ursprünglichen Zusammenhang zwischen den Standorten in der Arktis bzw. Subarktis und in den Hochalpen gedacht werden. Samuelsson (1919, S. 243) führt nicht weniger als 17 skandinavische Standorte an, die natürlich keineswegs alle ins arktische Florengebiet fallen. Diesen 17 stehen etwa ebenso viele im gesamten Alpenzug gegenüber. Aber, und hiermit kommen wir an den entscheidenden Punkt, die Art findet sich auch im tiefgelegenen Flachland und zwar an vielen Orten. Luerssen (1889, S. 574 ff.) gibt für das deutsche Zwischengebiet über hundert Standorte an; für manche von ihnen verwendet er den Zusatz „zahlreich" oder gar „sehr zahlreich". Nach ihm liebt die Art „vorzugsweise sonnige, dürre Triften und Heideplätze, kurz begraste Hügel und Wiesen lichter, trockener Wälder . . .", eine Angabe, die ich bestätigen kann. Wem drängt sich da nicht der Gedanke auf, daß mindestens ebenso viel Berechtigung besteht für die Annahme, die Besiedlung der höheren Lagen und arktischer Gebiete sei aus dem Bereich der tieferen Lagen erfolgt als für die entgegengesetzte Annahme?

Ob Relikt-Vorkommen in den Alpen oder Neubesiedlung im Zuge der Vor- oder Rückwanderung nach oder von der hochalpinen Region, Reliktwanderung oder ganz normaler Entfaltungsvorgang bei der Besiedelung des heutigen Areals, wer wagt zu entscheiden? Es fehlt an untrüglichen Merkmalen für die eine oder andere Möglichkeit. Meusels Ansicht ist berechtigt (1943, S. 298): „Die meisten Glazialpflanzen unserer Flora können höchstens als sogenannte Wanderrelikte bezeichnet werden". (Anm. 4)

Um überhaupt weiterkommen zu können, müßten wir genau wissen, ob an den tiefer gelegenen Örtlichkeiten jeweils noch weitere Wanderrelikte anzutreffen sind und ob hinsichtlich der Umweltsbedingungen Übereinstimmung mit den entsprechenden alpinen Standorten bestehen. Im vorliegenden Fall spricht nach allen Angaben nichts dafür, und darum sollte aus Gründen der Ungewißheit nicht von einem Relikt und auch nicht von Reliktstandorten gesprochen werden. (Anmerkung 4). Nicht anders liegt es bei *Botrychium multifidum* (Gmel.). Rupr. Samuelsson (1919, S. 243) gibt 7 skandinavische Fundorte an; in den Hochalpen sind es eher noch weniger. Luerssen dagegen führt für das

Zwischengebiet (1889, S. 586/588) über hundert Standorte an. Ich vermag darum Meusel nicht beizustimmen, der (1943, Liste S. 22) die Art zu den „amphiborealmontanen Gewächsen mit größeren Verbreitungslücken" stellt.

In Bezug auf *Botrychium-simplex* Hitchc. sehe ich keine zwingende Möglichkeit einen anderen Standpunkt einzunehmen. Die geographischen Verhältnisse liegen wie bei *B. matricariaefolium* A. Braun und *B. multifidum* Rupr.

Botrychium Lunaria (L.) Sw. kann als Glazialrelikt nicht in Frage kommen. Dazu ist seine Verbreitung im Mittelgebirge und im Flachland zu allgemein.

Luerssen (1889, S. 561) schreibt: „Es findet sich durch unser ganzes Gebiet, in vielen Gebieten jedoch sehr zerstreut, an seinen Standorten bisweilen nur vereinzelt, oft aber auch in großer Menge und nach Jahrgängen oft unbeständig und in Zahl wechselnd". Über die geographische Verbreitung schreibt er (1889, S. 567): „Europa, Island, Kleinasien, Persien, Himalaya, Sibirien, Kamtschatka. Nordamerika südwärts bis in die Rocky Mountains, Patagonien. Südöstliches Neuholland und Tasmanien". Auch bei liebevollster Vertiefung wird sich in diesen Angaben nichts finden lassen, was eindeutig zugunsten der Annahme eines Glazialreliktes spräche.

Ebenso unhaltbar ist es m. E., in *B. virginianum* ein Glazialrelikt sehen zu wollen. In Mitteleuropa ist die Pflanze von nur wenigen Stellen bekannt geworden (Südbayern, Steiermark, Kärnten, Niederdonau, Ostpreußen). Nach Luerssen (1889, S. 592) wächst es „auf Waldwiesen". Der Standort am Steinberg bei Ramsau liegt bei nur 975 m Höhe. Samuelsson (1919, S. 244) gibt zwar ein Dutzend skandinavischer Fundorte an; davon liegt aber kein einziger in dem nördlichen Lappmark. Sehr mit Vorsicht ist eine recht unsichere Angabe in Mildes Monographie zu gebrauchen, in der es heißt: „. . . wahrscheinlich wuchs die Pflanze hier mit *B. lanceolatum* Angstr. zusammen, mit welchem sie auch nach E. Fries in sehr naher Beziehung stehen soll, . . ." (Milde, 1869, S. 185). Christ (1900, S. 175) macht hinsichtlich ihrer Verbreitung folgende Angaben: „Waldpflanze Amerikas von der subarktischen Zone längs der Anden bis Brasilien, . . . Dann im nordöstlichen Asien und nordöstlichen Europa bis Schweden, Ostpreußen, Galizien und Banat; weder im Tiefland, noch in den Gebirgen Mitteleuropas. An zerstreuten Punkten der östlichen Alpenhälfte . . . Seltenheit der mittleren Waldregion unserer nordöstlichen Alpen . . . im tiefen Humus des halben und ganzen Waldschattens". Eine Angabe aus dem Manual of Pteridology (1938, S. 412) dürfte unsere Aufmerksamkeit erregen, die besagt: „Wesentlich geselliger scheint nur das von seinem nordamerikanischen Hauptareal bis Brasilien und Eurasien ausstrahlende *B. virginianum* zu sein, das in nordamerikanischen Laubwäldern recht hohe Frequenz erreicht, so in einem von Cain in Indiana untersuchten Urwald

mit 76% die höchste der dortigen Farne". In Christ (1910, S. 303) lesen wir im Zusammenhang mit der Schilderung der Amazonasflora, daß zur Waldflora des subandinen Boliviens *Lindsaya arcuata, lancea, guyanensis, Dryopteris erieurii, Adiantum hirtum, Saccoloma elegans* und — *Botrychium virginianum* gehöre.

Bleibt von den angeführten Arten noch *Botrychium lanceolatum* Angstr. übrig. In den arktischen und subarktischen Zonen Europas, Asiens und Amerikas verbreitet, im Zwischengebiet fehlend, einige wenige isolierte Vorkommen in den Alpen: damit dürfte der ursprüngliche Zusammenhang zwischen dem Hauptareal im hohen Norden und dem Nebenareal in den Alpen gewährleistet sein. Entscheidend ist, daß die Art auch heute immer nur in der engeren Eisumgebung vorkommt; dies die Erklärung für das Fehlen im Zwischengebiet.

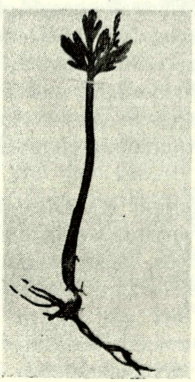

Abb. 5

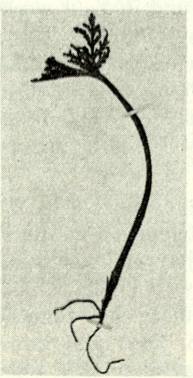

Abb. 6

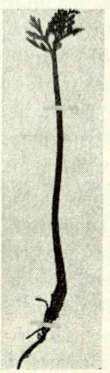

Abb. 7

Botrychium lanceolatum Angstr.
Standort: Aus Nordschweden, Juli 1874, leg. Behm Aus Nordschweden, Juli 1870, leg. Alfr. Palmquist Aus Nordschweden. Juli 1887, leg. Dr. C. Hakansson

Die eigentliche Heimat darf im polaren Gebiet vermutet werden. Samuelsson führt (1919, S. 243) etwa 3 Dtz. skandinavische Standorte an; darunter mehrere im nördlichen Lappmark. Hier mag der Ausgangspunkt der glazialzeitlichen Wanderung sein, der letztlich zu den alpinen „Kältewüsten oder Tundren" führte, mit den zusagenden Klima- und Bodenbedingungen. Das Zwischengebiet mußte zwar z. T. auch von *B. lanceolatum* durchwandert werden; die mangelnde Rauheit des Klimas mag ein Bleiben verunmöglicht haben. Somit sind die Standorte in den Alpen — damit auch der bei Niederthai — Reliktenstandorte, und *B. lanceolatum* Angstr. muß als echtes Glazialrelikt bezeichnet werden. Alle übrigen angeführten *Botrychium*-Arten dagegen müssen als Wander-

relikte angesehen werden. Dies meine Ansicht, nach rein sachlicher Vertiefung, ohne vorgefaßte Meinung. In den Kreis der Erörterungen ist noch eine weitere Art einzubeziehen, *Botrychium boreale* (Fr.) Milde. In der Zusammenstellung auf Seite 57/58 fehlt die Art, von der bis heute kein Standort in Mitteleuropa bekannt ist. Die Einbeziehung ist notwendig, in Bezug auf das Gestaltproblem (Siehe Pteridologische Notizen Nr. 2!) und im Rahmen des vorliegenden Verbreitungsproblems. Die Art ist in der Arktis und Subarktis Eurasiens und Amerikas verbreitet. Abb. 8 gibt ein Exemplar aus Finnland wieder, das alle wesentlichen Merkmale erkennen läßt: Spreite des Trophophylls über der Mitte der Pflanze stehend, fiederteilig, oberes Ende zugespitzt. Primärsegmente aus verschmälerter Basis eiförmig, spitz, fächerförmig eingeschnitten bis deutlich fiederteilig. Sporophyllabschnitt bis mehrfach fiederteilig. Basale Hälfte der Primärsegmente stärker entwickelt als die entsprechende apikale: Nervatur der Primärsegmente ohne echte Mittelrippe.

Samulsson (1919, S. 242) gibt 32 skandinavische Standorte an, darunter mehrere aus der Lappmark. Eine Pflanzenart des Nordens.

Hinsichtlich des Grades der Bindung an Arktis und Hochalpen läßt sich ungefähr folgende Reihe aufstellen:

1. *B. boreale* (Fr.) Milde. Nur arktisch.
2. *B. lanceolatum* Angstr. Glazialrelikt, arktisch-alpin.
3. *B. matricariaefolium* A. Braun. Wanderrelikt, auch arktisch-alpin.
4. *B. multifidum* Rupr. Wanderrelikt, auch arktisch-alpin.
5. *B. simplex* Hitchc. Wanderrelikt, auch arktisch-alpin.
6. *B. Lunaria* Sw. Wanderrelikt, auch arktisch-alpin.
7. *B. virginianum* Sw. Wanderrelikt, nicht arktisch-alpin.

Hinsichtlich der Nervatur, dem Grade der Telomverwachsung besteht für Trophophyll- und Sporophyllabschnitt Übereinstimmung bei

1. *B. lanceolatum* Angstr.
2. *B. matricariaefolium* A. Braun
3. *B. multifidum* Rupr.
4. *B. simplex* Hitchc.
5. *B. virginianum* Sw.

Bei den folgenden Arten besteht insofern keine derartige Übereinstimmung, als der Trophophyllabschnitt fächerartige, der Sporophyllabschnitt fiederartige Nervatur aufweist, d. h. bezüglich der Telomverwachsung Verschiedenheiten zeigt:

1. *B. boreale* Milde
2. *B. Lunaria* Sw.

Abb. 8

Botrychium boreale (Fr.) Milde

Aus Finnland (Lapponia)

August 1919

leg. Justus Montell

Anhang. Es sei noch darauf verwiesen, daß sich unerwartete Schwierigkeiten der Feststellung von Wuchsorten in den Weg stellen können.

Bekanntlich lebt der Gametophyt saprophytisch-mycotroph und keimt nur beim Vorhandensein völliger Dunkelheit. Wie oft mag dieses Moment übersehen und einfach das Fehlen der Pflanze registriert werden. Auch über die Rolle, welche die Mycorrhiza des Sporophyten spielt, ist wenig bekannt. Burgeff (Manual of Pteridology, 1938, S. 190/191) sagt im Hinblick auf diese Frage „Wer mag hier verantwortlich sein, der Pilz oder die Pflanze?" Und weiter „Bei der Unsicherheit aller dieser Vermutungen . . . erscheint ein solcher Versuch aussichtslos". Bedacht muß auch werden, daß bei der Besiedelung durch Botrychien die Langsamkeit im Wachstum eine nicht unbedeutende Rolle spielt. Nach Gams (Manual of Pteridology. S. 398) vegetieren die Prothallien der Ophioglossaceen rein saprophytisch „mindestens 8 - 10 Jahre", und an von Gletschern verlassenen Moränenböden taucht *„Botrychium Lunaria* erst nach mehr als 30 Jahren" wieder auf. Mit den anderen Arten dürfte es ähnlich sein. Warnen möchte ich vor der Feststellung: ausgestorben. Warten wir 10 Jahre ab! Botrychien sind in ihrem Wachstum recht eigenwillig; aber sie sind nicht besonders empfindlich, auch nicht gegen die Anwendung von Düngern.

Anmerkungen

1. **Luerssen,** 1889, S. 569: „Sie (d. i. Botrychium lanceolatum Angstr. H. W.) findet sich hier nur in Tirol: im Val di Non, wo sie auf der in der Nachbarschaft von Cles gelegenen Alpe Malgazza im August 1868 von Loss in der Höhe von 4986' und in Gesellschaft von B. rutaefolium, Lunaria und matricariaefolium entdeckt wurde.

2. **Christ,** 1900, S. 173: „1. S. Bernadino luogo erboso presse il laghetto vicino al villaggio. 13. Juli 1850 Franzoni, schon von F. v. Tavel (Bericht Deutsch. Bot. Ges. IX. 1891, 172) richtig im Herb. Franzoni (jetzt im Museum von Locarno) erkannt.
2. Au dessus de Pontresina. Reuter 1859 in Herb. Reuter und Herb. Boiss. Ebenda Caviezel 1890 Herb. Poyt.
... Nach Milde, Monogr. Botrych. 133 auch am Col de Balme auf französ. Gebiet, aber von mir in keinem unserer Herb. gesehen, auch von Payot nicht angegeben".
C. de Rey-Pailhade, 1895, S. 47: „Habitat: Chamonix (Haute-Savoie): aux Couverets es aux sources de l'Aryron (Payot, Florule du Mont-EBlanc) L'échantillon que nous possédons, désigné par M. Payot sous le nom B. Reuteri, est un B. lanceolatum. (Hierzu sei bemerkt, daß das vom Autor als B. lanceolatum Angstr. abgebildete Exemplar zweifellos richtig bestimmt ist).
Newman, 1854, S. 324: „Hier wird eine von Mr. Cruickbank stammende Abbildung gegeben, die zweifelsohne zu B. lanceolatum Angstr. gehört. Sie wird jedoch irrigerweise unter B. rutaceum Swartz gebracht.

3. In den Wäldern um Niederthai ist, wie übrigens in zahlreichen Wäldern des mittleren und oberen Ötztales die Caprifoliacee Linnaea borealis L. sehr häufig anzutreffen. Diese Art wird von Meusel (1943, S. 318) zu den amphiboreal-montan-kontinentalen Gewächsen gerechnet („... die in den nordöstlichen Ebenen vorkommen und, durch eine grope Areallücke getrennt, erst in den zentralen Gebirgsketten der Alpen wiederkehren").

4. Die Bezeichnung „Wanderrelikt" wie ich sie auffasse und hier verwende, beinhaltet eine Wanderschaft ohne erkennbares Ziel, insbesonders soweit Arktis und Hochalpen in Frage stehen.

2. Morphologische Betrachtungen zum Botrychium-Blatt

Hier stehen sich zwei Arbeitsprinzipien gegenüber: dasjenige der phylogenetischen und das der vergleichenden Morphologie. Deren Deutungsversuche mögen völlig gleichwertig nebeneinander stehen. Zum vorliegenden Problem liegen aus jüngerer Zeit zwei grundlegende Bearbeitungen vor, die mit den Thesen von Troll und diejenige mit denen von Zimmermann (siehe Anmerkung Nr. 1). Jedem, der sich an diesem Problem versucht, muß natürlicherweise das Recht zugebilligt sein, die seinem eigenen Denken gemäße Richtung auszuwählen und diese konsequent beizubehalten. Es darf ihm aber auch nicht verwehrt sein, sich in die andere Richtung hineinzudenken und sich mit dieser auseinanderzusetzen.

Ihrem Wesen nach stehen die beiden Betrachtungsprinzipien ähnlich zueinander wie etwa die beiden Denkrichtungen der aristotelischen und der symbolisch-mathematischen Logik. Kennt die eine nur ein einziges Ableitungsverfahren und sucht sie nach Stationen in der Gesamtentwicklung der Organismen, die wie die Konstanten der aristotelischen Logik verwendet werden, so kennt das andere Verfahren daneben noch alle möglichen Variabeln an, nebst deren mannigfaltiger Verknüpfung. Sieht man bei der genetisch ausgerichteten Morphologie als einzige vollgültige Regulative die Formen zurückliegender Zeiten an, so denkt man in der anderen zwar nicht ausschließlich, aber immerhin schwerpunktmäßig in wirksamen, die Form bestimmenden Energien. Neben den Drang nach rein materialer Wahrheit, der der einen Richtung wichtigster Arbeitsinhalt ist, tritt bei der anderen dazu die ernstliche Suche nach auch formaler Richtigkeit. Wie jeder andere dürfte auch dieser Vergleich hinken.

Gibt es in Wirklichkeit die von der einen Richtung anerkannten Konstanten? Wenn auch unbedingt bestätigt werden muß, daß das genetische Ableitungsverfahren immer und immer wieder den Versuch unternimmt, beim Arbeiten ganz am Objekt zu bleiben, so treten doch Schwierigkeiten bei dem Versuch auf, den im Verlauf des phylogenetischen Geschehens rückschauend festgestellten Fakten den Rang von Fakten in eigentlicher Bedeutung, d. i. von Konstanten in rein denkerischer Beziehung, zu geben. Gewisse Zweifel daran kommen zum Ausdruck in einer Fußnote, in welcher Zimmermann (1942, S. 421/422) schreibt: „Unmittelbare Ahnen der heutigen Ophioglossaceen sind aus dem Palaeozoikum nicht bekannt, und die späteren Formen stimmen grundsätzlich mit den heutigen überein. Man muß sich aber auch hier wieder darüber klar sein, *daß wir mit Bestimmtheit eigentlich nie ein Fossil als Ahn heutiger Formen ansprechen können:* wir können nur im Sinne der Merkmalsphylogenetik die Abwandlung bestimmter Merkmale in einem Verwandtschaftskreis verfolgen . . ." (Kursivdruck H. W.) Im Raume der Biologie sind vermeintliche Konstante nicht selten ebenso schwankend wie Variable.

Beinahe-Konstante, die wertmäßig kaum höher eingesetzt werden sollten denn echte Variable, stehen in Menge zur Verfügung. Begeht man nicht bisweilen insoferne eine Ungenauigkeit, als man die ersteren dem Sinne und dem Werte nach den letzteren gleichsetzt, und umgekehrt? Äußern sich Zusammenhänge im Organismus nicht in der Form von Bezugnahmen, deren Größenwerte nicht allzu feststehend sind? Es bedarf jedenfalls vieler Beobachtungen, in jedem einzelnen Falle, von verschiedenen Seiten angestellt, und erst wenn sie mit gleichem oder doch wenigstens sehr ähnlichem Ergebnis abschließen, mag ein geltendes Urteil gefällt werden.

Auf die Feststellung der Kata- bzw. Anadromie bei den Arten der Ophioglossaceen legt Zimmermann großen Wert, obgleich diese erst ab der Fieder- bzw. Nervenein heit des zweiten Grades getroffen werden kann. Alle erstgradigen Zusammenhänge, z. B. ein solcher zwischen Blattasymmetrie und Blattstellung am Rhizom, gleichen noch immer einer terra incognita. Luerssen führt darüber, über Kata- und Anadromie, das Folgende aus (1889, S. 18): „Außer auf die Nervationstypen ist auch auf die Reihenfolge der in der Regel zweizeilig abwechselnden Nerven zu achten. Während sowohl der erste secundäre Nerv ungeteilter Blätter, als auch der erste primäre Abschnitt fiederschnittiger oder in höherem Grade geteilter Blätter bei derselben Art bald nach rechts, bald nach links fällt, *tritt* mit den *tertiären Nerven eines ungeteilten Blattes* oder mit den *secundären Nerven (resp. Segmenten) eines fiederschnittigen oder in höherem Grade geteilten Blattes eine bestimmte Stellung der Nerven und Segmente gleicher Ordnung* ein und es sind dieselben *anadrom*, wenn der erste dieser Nerven (resp. das erste Segment) auf der *oberen*, der *Blattspitze* zugekehrten Seite hervortritt, . . . dagegen *katadrom*, wenn der erste der betreffenden Nerven (resp. das erste Segment) auf der *unteren*, der *Blattbasis* zugewendeten Seite sich abzweigt."

Einen erstgradigen Zusammenhang, bei Luerssen („bald nach rechts, bald nach links") noch nicht festgestellt, habe ich an *Polypodium vulgare* L. untersucht. (Anmerkung Nr. 3) Hier zeigten die Wedel einen Zusammenhang zwischen geförderter Blatthälfte und Stellung des Blattes am Rhizom (Wolf, 1940, S. 59: „Die Wedel unserer Farnspecies zeigen also Förderung der adaxialen Hälfte"). Diesen Zusammenhang suche ich auch bei den Botrychien zu finden. Ich beabsichtigte und beabsichtige, mehrere Exemplare von *Botrychium multifidum* Rupr. daraufhin zu untersuchen: zeigt doch diese Art bis hinein in den Monat August außer dem diesjährigen Trophophyll auch noch dasjenige des Vorjahres: indes, ich traf bis heute das umfangreiche lebende Material nicht an, und Herbarpflanzen geben oft keine sicheren Ergebnisse, meist wegen Unvollständigkeit oder schlechter Präparation. Auch der Zusammenhang zwischen den Förderhälften des Sporophyllabschnittes und des Trophophyllabschnittes — an der lebenden Pflanze gut feststellbar — ver-

möchte wertvolle Hinweise zu geben. Seit der genannten negativen Feststellung durch Luerssen ist m. W. nichts bekannt geworden. Vorübergehen sollte man nicht an der Frage. Zunächst müßten die Vorgänge am Achsenscheitel, dem aus mehreren Zellen bestehenden, gemeinsamen Vegetationspunkt Zimmermanns eindeutig geklärt sein. Es scheint mir, als ob hinsichtlich der Verkettung von Trophophyll- und Sporophyllabschnitt die Frage, ob eine echte oder eine modifizierte Dichotomie vorliegt, eindeutiger als bisher beantwortet sein müßte. Liegt die Gabel, aus der heraus die beiden Abschnitte sich ausbilden, in einer, wenn vielleicht auch nur angenäherten Horizontalen, so dürfte dies zugunsten der These Troll, die von einer peltaten Spreite ausgeht, sprechen; ist sie aber vertikal ausgerichtet, so würde dies zugunsten der Telomtheorie von Zimmermann aussagen. Weitere Untersuchungen hätten ev. klärende Wirkung, und solche Untersuchungen sollten sich nicht nur auf die „normalen" Fälle erstrecken, sondern müßten auch alle monströsen Bildungen, die ja schon angesichts ihrer Häufigkeit als Monstrositäten umstritten sind, umfassen. Die von mir als Fälle intralaminarer Peltation beschriebenen und abgebildeten „Mißbildungen" (Wolf 1942, S. 428) verlangen nach weiteren kritischen Beobachtungen. Zimmermann schreibt (1942, S. 428), daß die beiden Phyllome „gabelartig miteinander verkettet" seien; an anderer Stelle meint er (1942, S. 428): „Wir haben also im strengen Sinne keine Gabel zwischen den beiden Abschnitten". Beides kann richtig sein. Sofern Rezente in Frage kommen, wäre dem Fall bei *Psilotum* nachzuspüren; hier liegen außer senkrecht orientierten Abgliederungen *(Psilotum triquetrum* Sw.) auch peltatartig abgeflachtzweitilige Gabelungen *(Psilotum flaccidum* Wall.) vor.

Zweifelsfrei dürfte sein, daß am Achsenscheitel sich zwei neue Scheitel konstituieren, deren Wachstum in divergierenden Richtungen erfolgt. Nun scheint mir die Möglichkeit schweren Irrtums gegeben zu sein, wenn nicht einkalkuliert wird, daß an beiden Abschnitten oder doch am einen davon ein Stiel entwickelt sein kann, selbstredend nicht etwa da sein muß. Und dieser ev. Stiel dürfte die Strecke sein, um die — nach Zimmermann (1942, S. 428), der sich auf Hofmeister, Holle, Campbell u. a. beruft — nach meinem Dafürhalten der Trophophyllteil tiefer ausgegliedert wird als der Sporophyllteil. Der Gedanke, von Prantl in die Worte gefaßt (1881, S. 152): „Immerhin liegt jedoch die Möglichkeit vor, die schon oberseits erfolgende Anlage des fertilen Blattteils von *Botrychium* aus der seitlichen Anlage einer hinteren Fieder zurückzuführen" hat m. W. nirgends eine Stütze gefunden, es sei denn durch rein gedankliche Annahmen; auch eigene Untersuchungen lassen den Gedanken als völlig unberechtigt erscheinen.

Zur Zeit sehe ich nur die folgenden, durch die schematischen Zeichnungen der Abbildung Nr. 9 dargelegten Möglichkeiten:

1. Der Achsenscheitel am oberen Ende des Stipes ist äußerlich deutlich erkennbar, d. h. die beiden Abschnitte trennen sich an einem

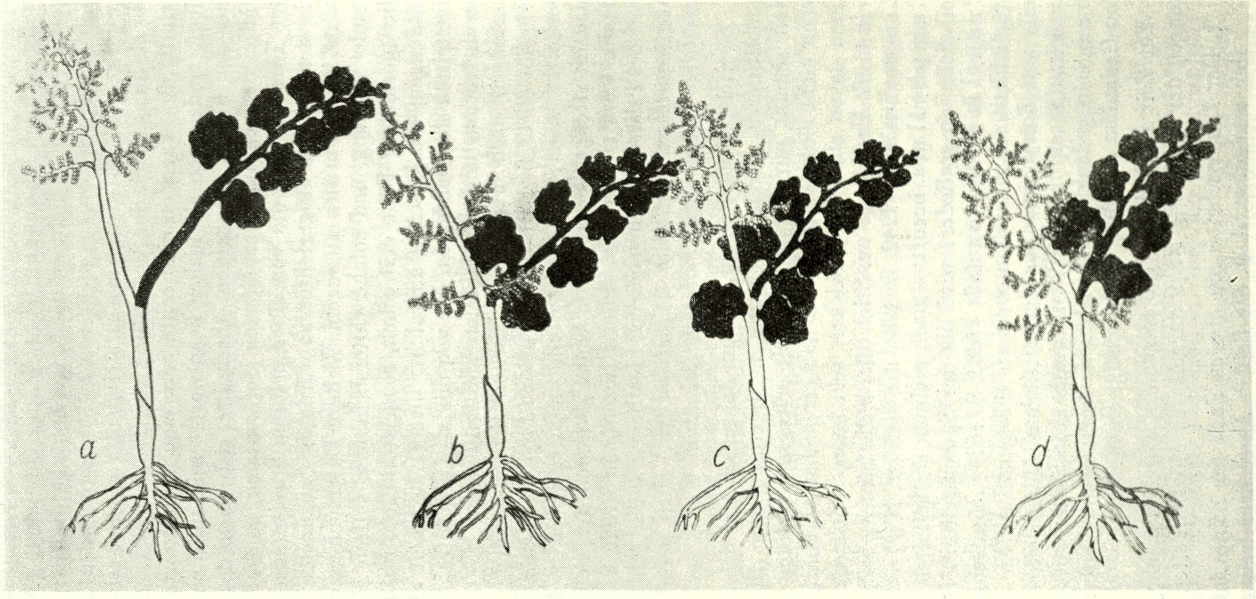

Abb. 9 Formen der Verkettung des Trophophyll- mit dem Sporophyllabschnitt, schematisch
a. multifidum-Typus. b. lanceolatum-Typus. c. lanuginosum-Typus. d, metamorpher Typus

erkennbaren Punkt, dem Dichotomus. In diesem Fall kann jeder der beiden Abschnitte oder doch einer von beiden einen Stiel ausbilden oder ungestielt bleiben (Abb. Nr. 9, Fig. a u. b).

2. Der Achsenscheitel am oberen Ende des Stipes ist äußerlich nicht deutlich erkennbar, was bedeutet, daß der eine der beiden Abschnitte etwas höher inseriert zu sein scheint (Abb. Nr. 9, Fig. c u. d).

Der durch Fig. a dargestellte Fall tritt relativ häufig bei *B. multifidum* Rupr. auf, weshalb wir von ihm als dem *multifidum*-Typus sprechen können. Fig. b stellt dann den *lanceolatum*-Typus, Fig. c den *lanuginosum*-Typus dar. Den durch Fig. d dargelegten Fall kann ich nicht ohne weiteres belegen. Aber angesichts der Labilität, die hinsichtlich der Fertilität des Sporophyll- und hinsichtlich der Sterilität des Trophophyllabschnittes herrscht, halte ich ihn doch für sehr möglich. Die beiden basalen Segmente des Trophophyllabschnittes in Fig. c oder das gesamte Trophophyll könnten, ausnahms- oder normalerweise, sporifizieren. Ähnliche Metamorphosen sind seit langem in Menge beobachtet worden (Milde, 1858, S. 663 6. und 7. monströse Bildung); der Fall eines reinen Sporophyten, d. h. beide Abschnitte sind sporifizierend, wurde von mir beobachtet und abgebildet (Wolf, 1952, S. 150). Doch müßte im vorliegenden Falle ja ein teilweiser oder völliger Austausch der Funktionen erfolgt sein, und hierfür habe ich keinen eindeutigen Beleg.

Die in Abb. Nr. 9, Fig. c und d gezeigten Fälle sind m. E. nur deutbar bei Annahme korrelativer Beeinflussung, die zu ev. periodischer Verwachsung beider Abschnitte bis zu der Stelle führt, an der äußerlich ein Trennungspunkt erkennbar wird. Der Gedanke kongenitaler Verwachsung, wie der der Übergipfelung des einen durch den anderen Abschnitt, wie ihn z. B. Zimmermann (1942, S. 428) darlegt, wird dadurch nicht berührt, wird keinesfalls als unmöglich abgetan. Die zahlreichen Übergangsformen ergeben eindeutig die Homologie der beiden Organe. Doch nun zu konkreten Fällen innerhalb der einzelnen *Botrychium*-Arten! Milde (1859, S. 167/8) schließt an *Botrychium ternatum* Sw., unter welchem er auch unser heutiges *Botrychium multifidum* Rupr. verstand, als besondere Art das im heißen Asien vorkommende *Botrychium lanuginosum* Wall. an. In der von Milde gegebenen Diagnose heißt es u. a.: „Panicula bi-quadro-pinnatisecta, pedunculo ad basin, plerumque supra basin laminae sterilis es rachis oriundo . . .“ (d. i. zu deutsch: „Fruchtrispe 2 - 4 fach fiederschnittig, Rispenstiel am Grunde der Spreite oder höher aus deren Spindel entspringend . . .“). Zu dieser immerhin auffälligen Stellung schreibt Zimmermann (1942, S. 429): „Der Formenkreis von *B. lanuginosum* zeigt im übrigen die einzige nennenswerte morphologische Abweichung von den übrigen *Botrychium*- und *Ophioglossum*-Arten. Der Sporophyllabschnitt entspringt in der Regel oberhalb des untersten Trophophyllsegmentes. Auch noch weiter oben können „adventive“ Sporophyllabschnitte stehen. Da im übrigen aber die Lage der Verzweigungsebenen genau die gleiche ist, wie

bei unseren heimischen Formen, beeinflußt diese Formabweichung unsere phylogenetischen Anschauungen nicht . . ."

Die Angabe „in der Regel" gibt zu erkennen, daß auch andere Möglichkeiten gegeben sind. Wenden wir uns vom *B. multifidum* bzw. *B. lanuginosum* weg zum heimischen, verbreiteten *B. Lunaria* Sw., so lesen wir bei Milde (1869, S. 102): „Rispenstiel an der Basis der sterilen Spreite oder ein wenig höher entspringend . . .". Wir stellen demgemäß fest, daß hier kein grundlegender Unterschied gegenüber *B. lanuginosum* besteht. Eigene Exkursionsbeobachtungen bestätigen, daß überhaupt keine „großen" Unterschiede zwischen den einzelnen Arten vorliegen. Auf einer Exkursion stellte ich ca. 500 Wedel von *B. Lunaria* Sw. fest. In 490 Fällen (= 98%) lag die Abzweigungsstelle wenig entfernt *unterhalb* der Trophophyllbasis (also wie in Abb. 9, Fig. a), in 6 Fällen lagen sich die Basen der beiden Abschnitte genau *gegenüber*, in weiteren 4 Fällen zweigte der Sporophyllabschnitt eindeutig *oberhalb* des untersten oder sogar zweituntersten Trophophyllsegmentes ab (wie in Abb. 9, Fig. b und c). Gleichgerichtete, mit aller Gründlichkeit durchgeführte Untersuchungen im Juni 1946 im Kiefernwald südlich Sandhausen bei Heidelberg ergaben: in ca. 60% der Fälle entsprang der Sporophyllabschnitt *unterhalb* des untersten Trophophyllabschnittes (Abb. 9, Fig. a), in ca. 20% lagen sich die beiden Basen genau *gegenüber* (Abb. 9, Fig. b) und in weiteren 20% der Fälle entsprang der Sporophyllabschnitt *oberhalb* des untersten bis drittuntersten Trophophyllsegmentes (Abb. 9, Fig. c).

In all' den Fällen, bei welchen der Sporophyllabschnitt unterhalb der Trophophyllbasis abzweigt, ist am letzteren ein Stiel vorhanden, in all' denjenigen aber, bei welchen die Abzweigungsstelle mit der Basis zusammenfällt, ist am Trophophyll kein Stiel ausgebildet; es sind demnach ganz normale Fälle. Nur dann, wenn der Sporophyllabschnitt oberhalb der untersten Trophophyllsegmente abzweigt, ist die Entscheidung kritisch.

Eine andere Aufgabe bietet sich an in der Untersuchung der morphologischen Beziehungen, die zwischen Trophophyllabschnitt und Sporophyllabschnitt bestehen. Eine geringe Vorarbeit glaube ich in meiner letzten diesbezüglichen Abhandlung gegeben zu haben (1952), in welcher die beiden Arten, die eine weitgehende Übereinstimmung in den zwei Abschnitten zeigen, es sind die Arten *Botrychium matricariaefolium* A. Br. und *Ophioglossum vulgatum* L., neben die eine Art stellte, bei der diese Nichtübereinstimmung zu den charakteristischen Eigentümlichkeiten gehört, zu *Botrychium Lunaria* Sw.

Zimmermann sieht in dieser Übereinstimmung ein primitives Merkmal. Er schreibt (1930, S. 204): „*Ophioglossum* ist sowohl im Laubblatt- wie im Sporangienteil durch eine außerordentlich starke Verwachsung der Telome ausgezeichnet . . . In Übereinstimmung mit der stärkeren Verwachsung der Phylloide ist auch im Sporangienteil des Wedels bei *Ophioglossum* jederseits die ganze Reihe der Sporangien

seitwärts zu einem „Synangium" verwachsen". In Bezug auf *Botrychium* schreibt Zimmermann (1942, S. 422): „Primitiv an den Wedeln von *Botrychium multifidum* ist: 1. die eben erwähnte Übereinstimmung im Bau von Sporophyll- und Trophophyllabschnitt, ein Merkmal, das uns besonders beschäftigt, weil es zugunsten der These 2, aber gegen These 1 spricht". Unter These 1 ist die kongenitale Verwachsung für den Sporophyllabschnitt, unter These 2 die Telomtheorie nach Zimmermann zu verstehen.

Auf die übrigen *Ophioglossaceae* geht Zimmermann ebenfalls ein (1942, S. 428): „Sie zeigen nur insofern eine für uns wesentliche Abweichung, als die Telome hier im allgemeinen stärker verwachsen sind. Schon die meisten *Botrychium*-Arten wie etwa *Botrychium Lunaria* oder gar *Botrychium simplex* haben höchstens einfach bis doppelt gefiederte Trophophyllabschnitte ... Die (der ursprünglichen Blattgestaltung entsprechende) große Übereinstimmung des Sporophyll- und Trophophyllabschnittes zeigt sich auch hier wieder darin, daß je stärker der Sporophyllabschnitt verwachsen ist, umso stärker auch der Trophophyllabschnitt verwächst. Am stärksten verwachsene Sporophyllabschnitte besitzen die Ophioglossen wie *Ophioglossum vulgatum*. Hier sind auch die einzelnen Sporangien synangial verwachsen ..." In den Pteridologischen Notizen Nr. 1 habe ich auf Seite 61 eine Übersicht gegeben, die sich auf Übereinstimmung bzw. Nichtübereinstimmung in den beiden Abschnitten bezieht. Vom phylogenetischen Standpunkt aus gesehen, käme ich, unter Beschränkung auf das mehr boreale Genus *Botrychium* zu den folgenden Aneinanderreihungen:

1. Sporophyll- und Trophophyllabschnitt in Nervatur bzw. Telomverkettung *nicht übereinstimmend* (d. h. Nervatur der Primärsegmente beim Sporophyllabschnitt fiederig, beim Trophophyllabschnitt fächerig, Telome am Sporophyllabschnitt relativ weitgehend isoliert, am Trophophyllabschnitt relativ stark miteinander verwachsen):
   a) *Botrychium Lunaria* Sw.
   b) *Botrychium boreale* Milde
   c) *Botrychium matricariaefolium* A. Braun
2. Sporophyll- und Trophophyllabschnitt in Nervatur bzw. Telomverkettung *übereinstimmend* (d. h. Nervatur in den Primärsegmenten beider Abschnitte fiederig, Telome beidemale gleich-stark verwachsen):
   a) *Botrychium lanceolatum* Angstr.
   b) *Botrychium multifidum* Rupr.
   c) *Botrychium simplex* Hitchc.
   d) *Botrychium virginianum* Sw.

Was jedoch keineswegs besagt, daß von den an der Spitze stehenden *B. Lunaria* die Weiterentwicklung ausgeht, sondern nur, daß sie sich bis zu diesem Stadium als Endstadium entwickelt. Alle Arten beginnen

in ihren Trophophyllabschnitten mit einem stark an *B. Lunaria* gemahnenden Stadium. Sie differenzieren sich erst im Laufe der Weiterentwicklung.

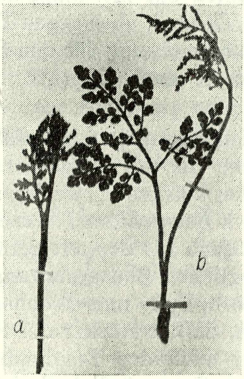

Abb. 10 a. Wedel v. *Botrychium matricariaefolium* A. Braun b. Wedel v. *Botrychium multifidum* Rupr. Aus Ostpreußen Juli 1931 leg. Büchle

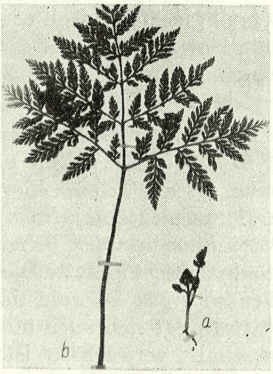

Abb. 11 a. Wedel v. *Botrychium simplex* Hitchc. b. Wedel (Trophophyllabschnitt) v. *Botrychium virginianum* Sw. a. Aus Schlesien b. Aus Ostpreußen leg. Milde

Nehmen wir, was wohl von nur hypothetischem Werte, aber m. E. vertretbar erscheint, *Botrychium lanceolatum* Angstr. als Ausgangspunkt der Entwicklungen innerhalb des Genus' *Botrychium*, so würden die obigen Zusammenstellungen doch besagen, daß zwei, auf Sprungmutationen beruhende, auseinander hervorgegangene Linien von ihm ausgehen müßten. Die eine würde mit *B. Lunaria* Sw., die andere mit *B. virginianum* Sw. enden. Auch Zimmermann muß an diesen Gegensatz gedacht haben, als er (1930, S. 203) schrieb: „*Botrychium* hat im allgemeinen stark verwachsene Telome. Bei anderen Arten, z. B. bei *B. virginianum*, sind die Telome schwächer verwachsen und die Blätter überhaupt reicher unterteilt". Wir kommen etwa zu folgender Gruppierung der zum Genus *Botrychium* gehörenden Arten:

Botrychium lanceolatum Angstr.

B. matricariaefolium A. Br.	*B. simplex* Hitchc.
B. boreale Milde	*B. multifidum* Rupr.
B. Lunaria Sw.	*B. virginianum* Sw.

(Dazu alle übrigen stark gefiederten Arten)

Würde die eine Entwicklungsreihe in der Richtung nach der Nichtübereinstimmung der beiden Abschnitte hin tendieren: *B. lanceolatum, matricariaefolium, boreale* und *Lunaria* (Vgl. auch Abb. Nr. 12); so würde die Tendenz in der anderen Reihe in Richtung nach immer weitergehender Übereinstimmung gehen: *B. lanceolatum, multifidum, simplex* und *virginianum* (Vgl. auch Abb. Nr. 13).
In der ersten Reihe läßt sich feststellen:

Bei *B. lanceolatum* ein über eine lange Zeit wirksames Kostalmeristem; insbesondere soweit der *ramus tertiarius posticus infimus* bzw. *secundus* in Frage stehen, also gerade diejenigen Nervenäste, die bei Arten anderer Gattungen zu Anastomosen neigen. Ihr Verlauf führt fast geradlinig gegen den Blattrand, sie tragen weit vorgetriebene, in spitze Zähne endende Emergenzen (Abb. Nr. 12 Fig. a).

Bei *B. matricariaefolium* beobachten wir frühzeitigeres Erlöschen des Kostalmeristems und länger anhaltendes Wirksambleiben des Inter- und Intrakostalmeristems; dies muß zur Abstumpfung und Verbreiterung der Segmentabschnitte führen. Man vergleiche Fig. b mit Fig. a der Abbildung Nr. 12!

In beiden Fällen ist aber den Primärsegmenten eine gut ausgebildete Kosta eigen; nicht läßt sich übersehen, daß sie bei *B. matricariaefolium* schwächer ausgebildet ist. Bei dieser Art lassen die Sekundärsegmente fast keine Tendenz zur Ausbildung eines Mittelnervs erkennen. Bei ihr sind die Tertiärnerven eindeutig nach der Breite orientiert, nicht, wie bei *B. lanceolatum* noch immerhin feststellbar, mehr nach der Länge. Mir scheint entscheidend die Feststellung, daß die Randpartien bei *B. matricariaefolium* ein reicheres Nervengewebe erkennen lassen als bei *B. lanceolatum.*

Bei *B. boreale,* und in verstärktem Maße bei *B. Lunaria* ist der, übrigens undeutliche Mittelnerv auf ein kurzes Stück beschränkt, das im Saum des zwischen den Primärabschnitten liegenden und diese verbindenden Gewebes gesucht werden muß. Auf den flächenförmig ausgebreiteten Primärsegmenten des Trophophylls ist vom Mittelnerven nichts mehr festzustellen (Abb. Nr. 12 Fig. c und d). Das Zurücktreten des Mittelnervs und Hand in Hand damit gehend, die Verlängerung der „ursprünglich in den Sekundärsegmenten, hier aber in den Primärsegmenten" liegenden Nerven hat zur Folge einen Nerven-Typus, wie er, im Anschluß an Bearbeitungen von A. Braun und Mettenius, von Luerssen als *Nervatio Cyclopteridis* bezeichnet wird. Über diesen Typus schreibt er (Luerssen, 1889, S. 13): „Die Mittelrippe erlischt bereits an der Basis des Blattes oder der Segmente und von ihrer Spitze strahlen die gewöhnlich wiederholt gegabelten Secundärnerven regelmäßig fächerförmig aus."

Den gesamten Trophophyllabschnitt besehen, zeigt er in dieser Entwicklungsreihe eindeutig die Tendenz zur Streckung in der Länge und zur Verkürzung in der Breite. Der Sporophyllabschnitt macht jedoch

diese Entwicklung nicht mit. Dadurch kommt es zu der mehrfach betonten Nichtübereinstimmung hinsichtlich der Nervaturverhältnisse und hinsichtlich der Telomverkettung. Ganz unverkennbar zeigt sich diese Tatsache in den oft unrichtig als monströs bezeichneten Übergangsformen, wie ich sie in der Natur aufgefunden und in meiner letzten Abhandlung auch bildlich dargezeigt habe. (Wolf, 1952) Den genau entgegengesetzten Verlauf weist die zweite Entwicklungsreihe auf. Sie geht von *B. lanceolatum* zunächst zu *B. simplex*, von diesem zu *B. multifidum* und, im Anschluß an mehrere, hier nicht im Einzelnen behandelte, außereuropäische Formen, zu *B. virginianum*.

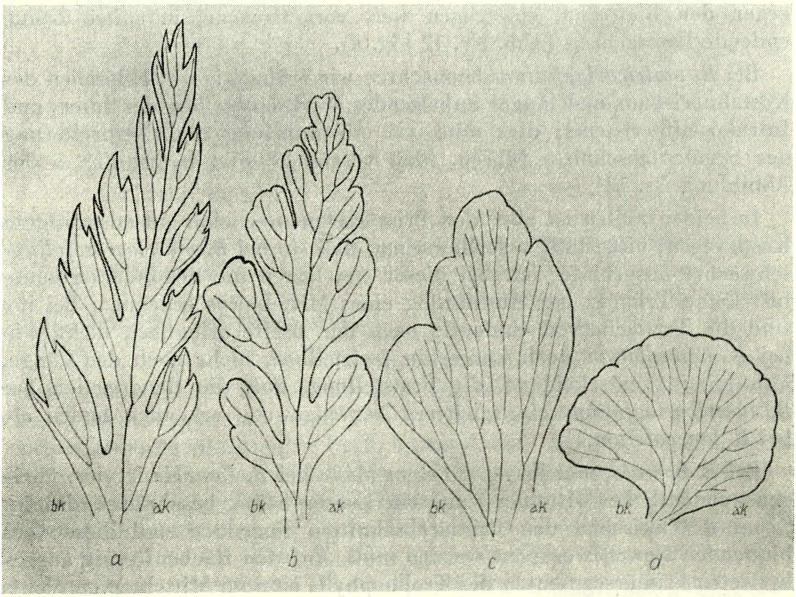

Abb. 12 Entwicklungsreihe, die zur stärkeren Verwachsung der Telome, zur *Nervatio Cyc'opteridis* führt: a. *Botrychium lanceolatum* Angstr. b. *B. matricariaefolium* A. Br. c. *B. boreale* Milde d. *B. Lunaria* Sw.
Abgebildet ist jeweils das unterste Primärsegment der jeweils linken Trophophyllhälfte (vergrößert). bk = basiskope, ak = akroskope Segmenthälfte.

Zur Nervatur des *B. simplex* sagt der als kritisch bekannte Milde (1869, S. 142/143): „Aus dem Blattstiele treten in die Basis der Spreite 2 getrennte Venen ein, die sich bei der einfachsten Form schnell wiederholt gabeln (7 und mehrere Male); bei den stärkeren Formen *incisum, subcompositum, compositum* vereinigen sich jene 2 getrennte Venen stellenweise zu einer Mittelrippe, die sich aber sehr bald weit vor dem Ende der Spreite in wiederholte Gabeläste auflöst. Die Venen sind weit-

läufiger als bei *B. Lunaria* angeordnet". Beim Lesen dieser Diagnose fühlt man nach, wie schwer es Milde geworden war, sie niederzuschreiben; ließ sich doch die Nervatur in keine der aufgestellten Typen einreihen. Dieser absolut richtigen Diagnose gegenüber bleibt mir unerfindlich, wie Milde an anderer Stelle (1869, S. 138) schreiben konnte: „Aderung die der *Cyclopteris*".

Die gleiche Schwierigkeit stellt sich einer Kennzeichnung der Nervatur von *B. multifidum* entgegen. Man spürt diese, wenn man bei Milde liest (1869, S. 153): „Die Aderung ist stets die der *Cyclopteris*, eine Mittelvene fehlt also den Abschnitten letzter Ordnung, die Hauptvene zerteilt sich bei ihrem Eintritt in das Segment letzter Ornung fächerförmig, die einzelnen Venen gabeln sich wiederholt bis 5 mal".

Diese Angaben sind, wie ich bei mehreren Untersuchungen feststellte, zweifellos richtig. Sie wirken aber unvollständig und nähren den Verdacht, als sei die Nervatur kaum entfernt von dem in *B. Lunaria* wirksamen Typus.

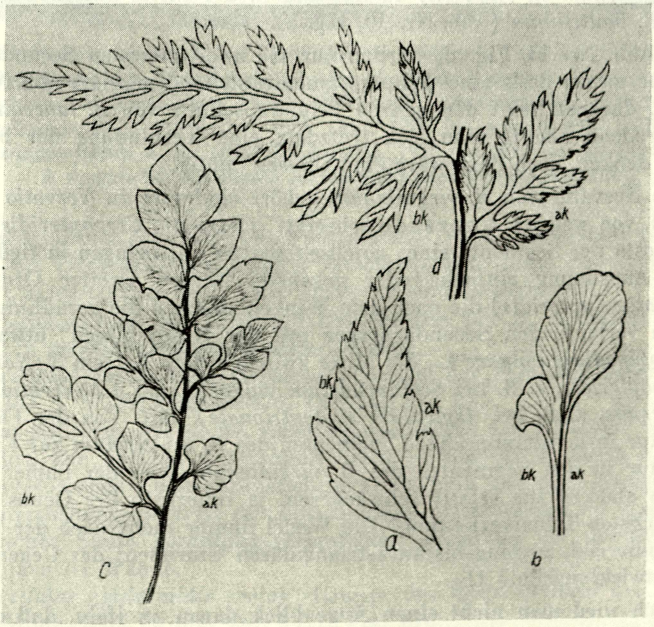

Abb. 13 Entwicklungsreihe, die zur geringeren Verwachsung der Telome, zur *Nervatio Eupteridis* führt: a. *Botrychium lanceolatum* Angstr. b. *B. simplex* Hitchc. c. *B. multifidum* Rupr. d. *B. virginianum* Sw.
Abgebildet ist jeweils das unterste Primärsegment der jeweils linken Trophophyllhälfte (vergrößert), bei d dagegen nur deren basale Sekundärsegmente.
bk = basiskope, ak = akroskope Segmenthälfte.

Und doch welch' ein Unterschied in der Nervatur der beiden Species! Die Kosta, bei *B. Lunaria* kurz und auf einen nur schmalen Flügel zwischen den Primärsegmenten längs der Rhachis beschränkt, ist bei *B. multifidum* stark ausgebildet und verlängert, durchzieht das gesamte Segment der Länge nach, dehnt sich über die meisten Secundärsegmente, in einigen, wenigen Fällen auch über die basalen Teile der Tertiärsegmente aus. Das Primärsegment von *B. Lunaria* (Abb. Nr. 12, Fig. d) ist ebenbürtig dem Primärsegment von *B. multifidum* (Abb. Nr. 13, Fig. c). Aus dem ungeteilten ist ein aus 20 - 30 Teilabschnitten zusammengesetztes Primärsegment „geworden".

Die bedeutende Verlängerung der Kosten 1., 2. und ev. sogar 3. Grades, wesentlich stärker ausgeprägt als bei *B. simplex*, geringer aber als bei *B. virginianum* (Abb. Nr. 11, Fig. a und Abb. Nr. 13, Fig. d) führt zur Verbreiterung des Trophophyllabschnitts, der von Art zu Art mehr die Form einer stark aufgegliederten, großflächig-triangulären Spreite annimmt. Man sehe sich *B. simplex* und den Trophophyllabschnitt von *B. virginianum* in Abb. Nr. 11 an; und in der Mitte zwischen beiden steht *B. multifidum* (Abb. Nr. 10, Fig. b).

In Abb. Nr. 13, Fig. d, werden nur die zwei untersten Secundärabschnitte, an der Basis eines Primärsegmentes stehend, gezeigt; Abb. Nr. 12, Fig. a, dagegen zeigt den ganzen Primärabschnitt von *B. lanceolatum*. Selbstredend könnte man sich trotzdem eine Verbindung der beiden Arten denken, doch dazu wäre ein „Umweg" nötig.

Die Nervatur von *B. virginianum* gehört eindeutig zu *Nervatio Eupteridis*, von welcher Luerssen schreibt: *„(Nervatio Ctenopteridis)* Aus der Kosta der Segmente eines geteilten Blattes entspringen in fiederartiger Anordnung einfache oder gegabelte Nerven zweiter Ordnung, *(Nervatio Eupteridis)* die nach dem Winkel, welchen die geradlinig zum Rande verlaufenden Secundärnerven mit der Kosta bilden" etwa, wie bei *Polypodium vulgare* L., die Mitte zwischen dem Extrem 3 *(Nervatio Sphenopteridis*, z. B. bei *Scolopendrium vulgare)* und 4 *(Nervatio Taeniopteridis*, z. B. bei *Asplenium septentrionale)* hält. Von der Fächernervatur in den letztgradigen Segmenten des *B. multifidum* zur Fiedernervatur in den Segmenten des *B. virginianum;* von der immer noch relativ starken zur relativ schwächeren, ja innerhalb des Genus sogar schwächsten Telomverkettung! Die Wedel immer mehr nach der Breite zu tendierend, zu lang-bis kurz-triangulären Umrissen; das Gegenstück zu Entwicklungslinie 1!

Doch wird man nicht einen Augenblick daran zweifeln, daß die in beiden Entwicklungsreihen genannten Arten innerlich zusammengehören; die Verzweigung der Abschnitte in 2 Ebenen erinnert bei allen Arten an die „Urgestalt der Blätter" (Zimmermann, 1930, S. 421).

Nicht zu verkennen ist, daß im Hinblick auf Telomverkettung und Nervatur *Botrychium virginianum* Sw. eine Sonderstellung einnimmt; eine Stellung, die unter den *Botrychium*-Arten in Annäherung nur noch

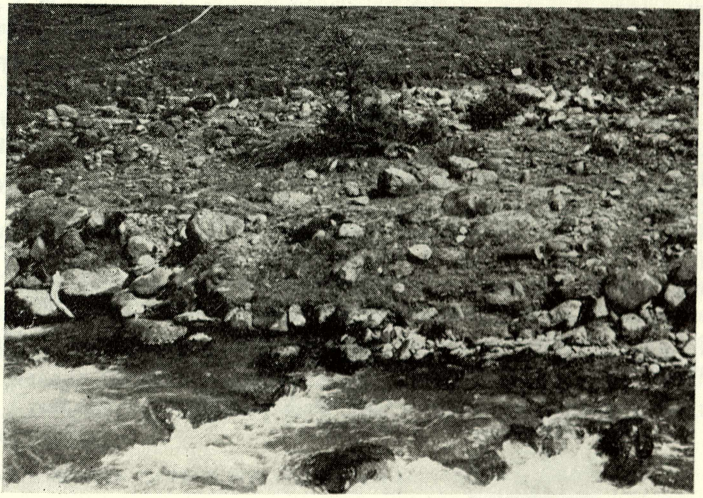

Abb. 14 Moränenlandschaft bei Niederthai, am südlichen Ufer des Horlachbaches. Im Vordergrund der Horlachbach, dahinter die Moräne. der Standort von 4 *Botrychium*-Arten: *B. lanceolatum* Angstr. (1954 und 1956 vorhanden, 1925 fehlend), *B. multifidum* Rupr. (1954 und 1956 nicht, 1955 in geringer Zahl vorhanden), *B. matricariaefolium* A. Br. (1954 1 Exemplar. 1955 und 1956 ca. 50 Exemplare), *B. Lunaria* Sw. (in allen 3 Jahren mehr oder weniger zahlreich).

von *Botrychium lanuginosum* Wall. erreicht wird. Interessant ist, daß auch bei Herausstellung anderer Gesichtspunkte diese Sonderstellung weiter unterstrichen wird. Unter letzteren sind zu nennen:

1. Oberhautzellen des Trophophyllabschnittes bei *B. virginianum* besitzen *geschlängelte* (gewundene) Wände.
   (*„cellulae epidermidis flexuosae"*-Gruppe der *Flexuosicellulares* bei Milde. S. Milde. 1869. S. 176, Taf. IX., Fig. 21)
   Eine Zellform, wie sie bei vielen Polypodiaceen und Dicotylen wiederkehrt. Die übrigen *Botrychium*-Arten — nur im Hinblick auf die ausgesprochen außereuropäischen Arten muß mangels genügendem Untersuchungsmaterial die Entscheidung offen bleiben — zeigen an gleicher Stelle *geradlinig*-verlaufende, jedenfalls nie deutlich geschlängelte Wände.
   (*„cellulae epidermidis rectae"*-Gruppe der *Recticellulares* bei Milde. S. Milde, 1869, S. 101, Taf. VIII., Fig. 13).
   Die Epidermiszellen über den Nerven sind bei allen Botrychien, also auch bei *B. virginianum* gerade gestreckt.
   Bei dem Entwicklungssprung von *B. multifidum* bzw. *Botrychium ternatum* Sw. zu *B. virginianum* dürfte sich eine nennenswerte Umstimmung „abgespielt"haben, die sich auf Polypodiaceen und Dicotylen entscheidend ausgewirkt hat.

2. Blattstielbasis bei *B. virginianum,* in ihrem scheidenartigen Teil frei von Gefäßbündeln, *offen,* d. i. mit einem Längsspalt versehen, aus welchem gelegentlich die nächstjährige Knospe herausragt (offene Scheide)
„Basis infima petioli gemmam includens rima longa verticali aperta" § II. *Osmundopteris* bei Milde. S. Milde, 1869, S. 176. Taf. VII, Fig. 12 und 17). Eine Erscheinung, die wir bei einigen Dicotylen, so bei *Viburnum* und *Platanus* wieder beobachten können.
Bei den übrigen *Botrychium*-Arten Blattstielbasis in ihrem bündelfreien Teil *geschlossen,* d. h. vollständig zusammenschließend; die nächstjährigen Knospen schwach-grün durchschimmernd (geschlossene Scheide) *„Basis infima stipitis gemmam includens, undique clausa"* § I. *Eubotrychium* bei Milde. S. Milde 1869, S. 101, Taf. VII, Fig. 9 und 11).

Abb. 15 *Botrychium Lunaria* Sw.
Basis des Stipes mit der nächstjährigen Knospe; letztere, voll ergrünt, an der Spitze bereits durchgebrochen.
August 1955 leg. H. Wolf

Zu den ursprünglichen Merkmalen im Bereich des Genus *Botrychium* zählt Zimmermann u. a. das Phänomen der Katadromie. Er äußert sich dahingehend, daß „primitiv an den Wedeln von *Botrychium multifidum* ... die im Sporophyll- und Trophophyllabschnitt übereinstimmende „Katadromie" sei „durch die die Ophioglossaceen sowohl an die ältesten „Farn"wedel (...) wie auch an einige heutige „lebende" Fossilien unter den rezenten Farnen (...) anklingen, durch die sie sich aber von der Masse der heutigen Farne (...) unterscheiden" (Zimmermann, 1942, S. 422/423).

Schon Milde und später Luerssen haben der Frage, ob Kata- oder Anadromie, hohe Bedeutung beigelegt. Luerssen (siehe seine Definition auf Seite 64!) ordnet die Farne in folgenden Gruppen unter:

Polystichoideae ..., welche am gesamten Blatte (Basis bis Spitze) anadrome Stellung sämtlicher Nerven und Segmente gleicher Ordnung zeigen ...

Phegopteroideae ..., bei denen die secundären Nerven und Segmente der untersten primären Abschnitte anadrom, diejenigen der oberen primären Abschnitte katadrom sind, sämtliche tertiären Nerven und Segmente dagegen anadrome Stellung zeigen ...

Cyatheoideae ..., welche katadrome Tertiärnerven ... besitzen. Doch ist zu bemerken, daß auch das erste Paar der secundären Segmente ... der oberen primären Abschnitte des Blattes anadrome Tertiärnerven ausbilden ...

Cheilanthoideae ..., welche in den Segmenten letzter Ordnung katadrome Nerven ... zeigen.

Eine recht schwierige, weil ungemein verwickelte Angelegenheit! Um das gesamte Genus *Botrychium* unterbringen zu können, müßte man es den *Cyatheoideae* zuzählen; doch könnte diese Einreihung nicht zufriedenstellen.

Nach meinen eigenen Beobachtungen gilt für *Botrychium:*

Katadromie herrscht vor: am eindeutigsten beim Sporophyllteil, wo sie auch für *B. virginianum* gilt. Ausnahmefälle von dieser Regel sind mir mehrere unter die Finger gekommen; auch allen früheren Bearbeitern. Zimmermann (1942, S. 423, Fig. 6) gibt einen solchen Fall bei *Trichomanes* wieder. Er schreibt darüber (Zimmermann, 1942, S. 424) „Wenn wir von psychologischen Hemmungen wie der Abneigung gegen die Phylogenetik absehen, so mögen an dieser Vernachlässigung eines für den Blattaufbau und für die Blattentstehung außerordentlich wichtigen Merkmales mehrere Gründe schuld sein, nämlich 1 ...

2. die gelegentliche Verwischung des Katadromie- bzw. Anadromie-Merkmales durch andere phylogenetische Wandlungen".

Im Gegensatz zu dem Nichtphylogenetiker, meint Zimmermann, überrascht es den Phylogenetiker nicht, „daß gerade die Farnwedel (allerdings nur die heutigen!) vorzugsweise anadrom gebaut sind, daß sie also ein stärker abgeleitetes Merkmal zeigen, während die Angiospermenblätter (...) eindeutig das primitivere Merkmal der Katadromie bewahrt haben".

Sehen wir uns die auf europäische Arten sich beziehenden Formen der Abbildungen Nr. 12 und Nr. 13 an! Wir finden, daß die an den Primärfiedern sich zuerst abzweigenden Nerven bzw. Segmente auf der *basiskopen* (bk) Segmenthälfte liegen. Einzig und allein bei *B. virginianum* verhält es sich anders: das erste Secundärsegment wird auf der *akroskopen* (ak.) Hälfte abgezweigt; also ein Fall von *Anadromie.* Aber auch bei weiteren, stark zerteilten Arten der übrigen Kontinente können wir uns vorstellen, daß nur noch ein schwacher Entwicklungsstoß genügen würde, zur Anadromie zu kommen (Vgl. Bild Nr. 294 „*Botrychium daucifolium* Wall". In *Beddome* Indian Ferns!)

Wir nehmen uns das Trophophyll von *B. virginianum* der Abbildung Nr. 11 vor, und wir finden hier das verwirklicht, was schon Luerssen (1889, S. 591) feststellte: „unterstes Paar der Primärsegmente ... mit *anadrom* geordneten Secundärsegmenten, stets kürzer als die folgenden ..., das zweite und bisweilen auch das dritte Primärsegment kräftiger Pflanzen noch mit *anadromen*, die folgenden mit *katodromen* Segmenten 2. Ordnung ..." Aber selbst dort, wo, wie bei *B. virginianum* das primitive Merkmal der *Katadromie* „überwunden" wurde und sich *Anadromie* eingestellt hat, herrscht noch ein der *Katadromie* verwandtes Merkmal vor, nämlich die Förderung der *basiskopen* (bk.) Segmenthälfte. Auch wenn sie keine allzu hohe Stärke aufweist, wie etwa bei den Wedeln von *Pteris semipinnata* L.; ihre Wirkung ist unverkennbar. Gewiß ist auch das Gegenteil, die Förderung der *akroskopen* Hälfte, etwa bei *Asplenium heterocarpum* Wall. vertreten. Es geht hier keinesfalls um Mehrheitsverhältnisse; ausschlaggebend scheint mir die vorherrschende Tendenz zu sein.

Gerechtfertigt, in der *Katadromie* ein innerhalb der Ophioglossaceen wirkendes Prinzip, ein typisch primitives Merkmal zu sehen? Konstante, Beinahe-Konstante oder nur Variable? Ein Fall von Evidenz? Oder nur von plausiblem Werte? Auf jeden Fall nicht absurd; nach meinem Dafürhalten sogar unbedingt gerechtfertigt.

Anmerkungen

1. Die beiden Abhandlungen sind:
   a. **Troll, W.** Über die Blattbildung der Ophioglossaceen, insbesondere von Ophioglossum (Planta, 19. Band, 3. Heft. 1933).
   b. **Zimmermann, W.** Die Phylogenie des Ophioglossaceen-Blattes. (Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Band LX, Heft 9. 1942).
2. Hierbei ist natürlich nicht an die Konstanz der Arten gedacht. Die Aufgabe, Tatsachen zu erforschen und in diesen den phylogenetischen Wandel zu sehen, gibt einer realen Wandlung ev. den Wert einer Ordnungs-Konstanten. Etwa in dem Umfange, wie bei einer Art oder einer anderen Ordnungs-Einheit ein bestimmtes Merkmal wiederkehrt.
   Die zeitliche Begrenzung der Formenbeständigkeit bleibt Voraussetzung: während aber in einem Zeitraum das eine oder andere Merkmal sich als ordnungs-konstant erweist, mag ein anderes währenddessen zu einer anderen u. U. recht labilen Form abgewandelt sein.
3. **Wolf,** Studien an Polypodium vulgare L. (Hedwigia. Band 79. 1940) An vielen Fällen beobachtete ich den genannten Zusammenhang. Zwischenzeitlich registrierte ich einige Fälle, die den genannten Zusammenhang nicht zeigten.

Nachträge

Zu 1) *Botrychium lanceolatum Angstr., ein Glazialrelikt*

Im August 1955 besuchte ich für etwa 2 Wochen den 1954 bekannt gewordenen und weitere Standorte bei Niederthai auf. Ich machte die folgenden Beobachtungen:

Botrychium lanceolatum Angstr. Im vorigen Jahr an der Moräne bei Niederthai (Abb. 1, 2, 3) festgestellt, in diesem Jahr hier nicht beobachtet.

Im Gegensatz hierzu fand ich diese Art in ca. 200 m größerer Höhe über dem letztjährigen Fundort in einer ausgedehnten Lichtung des Lärchen- und Zirbenforstes. Außerdem beobachtete ich sie im Grasstall-Tal in ca. 2250 m Höhe in einem Einzelexemplar und im Horlachbach-Tal oberhalb des Larstighofes in ca. 1850 m Höhenlage in mehreren Exemplaren. Meine auf Seite 64 ausgesprochene Vermutung, daß die primären Standorte in größerer Höhe in der Nähe der heutigen Gletscher liegen würden, erfährt durch meine diesjährigen Beobachtungen bis zu einem gewissen Grade ihre Bestätigung; bis zur wirklichen Klärung dieser Frage bedarf es jedoch noch weiterer Beobachtungen.

Vom 5. bis 18. Juli 1956 stattete ich der Umgebung von Niederthai wieder meine Visite ab. An der Stelle, an welcher ich 1954 „eine individuenreiche Kolonie von *B. lanceolatum* Angstr." angetroffen habe, sah ich diesmal nur einige wenige Exemplare (Abb. Nr. 4). Doch war es für mich einigermaßen überraschend, an halbschattiger Stelle der sich hier bergaufwärts in den Lärchen- und Zirbenwald hinziehenden Moräne einige verstreute Einzelexemplare anzutreffen. Der neue Fundort dürfte mit demjenigen des Jahres 1955 zusammenhängen; er dürfte die Vermutung gerechtfertigt erscheinen lassen, die primären Standorte nicht nur in der Nähe von Gletschern, sondern in größerer Höhe, z. B. in der Nähe heute gletscherfreier Gipfel zu suchen.

In der Umgebung des Larstighofes wurde in ca. 1850 m Höhe ein weiteres Exemplar gesichtet (Abb. 19). Dagegen war der Besuch des weitaus höher gelegenen Zwieselbachtales, dem eine ganze Tagestour gewidmet war, nur negativer Erfolg beschieden. Das über 2100 m hoch gelegene, ausgedehnte Tal war noch von z. T. größeren Schnee- und Eismassen bedeckt — das Wasser zeigte wie im unteren Horlachbache eine weit stärkere Gletschertrübe als in den beiden Vorjahren. Die Wiesen waren von kaum erblühten Trollblumen erfüllt; an den Rändern der Schneefelder waren neben Krokuspflanzen in größerer Menge soeben aufgeblühte Soldanellen zu sehen. Von Botrychien keine Spur. Es bedarf demnach weiterer Beobachtungen, bis die Frage primären bzw. secundären Vorkommens von *B. lanceolatum* Angstr. beantwortet werden kann.

Botrychium matricariaefolium A. Br. 1954 an der Niederthaier Horlachbach-Moräne in einem einzigen Exemplar beobachtet, war diese Art 1955 in üppiger Entwicklung anzutreffen. An trockener, fast vegetationsloser Stelle zwischen einigen größeren Steinblöcken zählte ich 12 gut entwickelte Exemplare, darunter auch mehrere als Monstrositäten bezeichneten Stücke. So auch Fälle intralaminarer Peltation (Abb. 16). Noch zahlreicher war die Art im Juli 1956. Immer an den trockensten Stellen der Moräne, waren die Exemplare viel weiter vorgeschritten als die anderen Arten. Wie Abb. 20 erkennen läßt, waren die Sori schon um die Mitte des Monats Juli fast alle geöffnet.

Botrychium multifidum Rupr., das 1954 hier völlig fehlte, war 1955 zwar vorhanden, jedoch nicht in derjenigen Menge, wie einst Hoeppner - Krefeld diese Art hier antraf. Außerdem fand sich die Art noch auf den Moränen-Blöcken am Wege gegen den Mäusle-Sattel, bei den chemaligen Flachsrösten (Abb. 17). Der *Trophophyllteil* lag jeweils angedrückt nahe dem Boden, während der *Sporophyllteil* sich bis knapp 10 cm über diesen erhob. Im Jahre 1956 war die relativ spät sich entwickelnde Art nicht zu beobachten.

Abb. 16 *Botrychium matricariaefolium* A. Br.
Von der Moräne bei Niederthai. An der Basis des Trophophyllabschnitts entspringt der Kosta ein kurzer Abschnitt mit einigen Sori. Aug. 1956 leg. H. Wolf

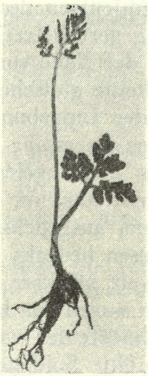

Abb. 17
Botrychium multifidum Rupr.
Von der Moräne bei Niederthai
August 1955
leg. H. Wolf

Botrychium Lunaria Sw. An allen besuchten Standorten in mäßiger bis geringer Zahl zu finden. In der Horlach-Moräne ist diese Art in den Jahren 1955 und 1956 keineswegs häufiger gewesen als *B. matricariaefolium* A. Br., eine Beobachtung, die eindeutig gegen die bisweilen geäußerte Ansicht spricht, in dieser Art eine sehr seltene Varietät von *B. Lunaria* Sw. sehen zu wollen.

Zu 2) *Morphologische Betrachtungen zum Botrychium-Blatt*

Am häufigsten war *Botrychium Lunaria* Sw. oberhalb des Larstighofes (ca. 1850 m hoch) auf einer Wiese mit derart üppiger Vegetation, daß hier auf Bedüngung, selbstverständlich natürlicher Art, geschlossen werden kann. Alle hier gesehenen Exemplare zeigten enormen Umfang der einzelnen Segmente; sie wären bei der Form *imbricatum* Wirtg. einzureihen. F. Wirtgen gibt für diese Form folgendes Hauptdiagnostikum an (Wirtgen, 1925, Seite 23): „Segmente des sterilen Abschnittes dachziegelartig sich decken, das zunächst obere zur Hälfte auf das unter ihm befindliche hinübergreifend".

In der Form *imbricatum*, bei welcher das unterste Segmentpaar senkrecht zur Ebene der übrigen Segmente steht und die Basen der beiden Blatteile „einhüllt", möchte ich den Typus von *Botrychium Lunaria* Sw. sehen, in den zahlreichen übrigen dagegen, Tieflandformen, die durch Mutation in tieferen Lagen entstanden sind. Abb. 18 d zeigt den von mir aufgefundenen und gedeuteten Typus, soweit das *Trophophyllteil* in Frage steht.

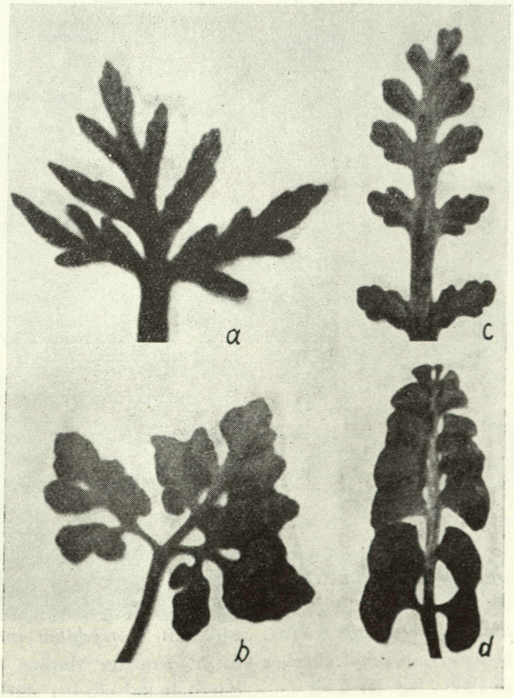

Abb. 18 *Trophophyllteil* von a. *B. lanceolatum* Angstr. b. *B. multifidum* Rupr. c. *B. matricariaefolium* A. Br. d. *B. Lunaria* Sw.

Eine mir wesentlich erscheinende Beobachtung betraf die nächstjährige Knospe bei dieser Art, auch vom Larstighof. Wie aus Abbildung 15 zu ersehen, ist in diesem Falle die Knospe bedeutend weiter vorgetrieben, außerdem voll ergrünt und an der Spitze bereits durchgebrochen; sie zeigt somit Anklänge an *Botrychium virginianum* Rupr. Meine Ansicht hinsichtlich der Stellung von *Botrychium lanceolatum* Angstr. hat sich in keiner Weise geändert. Auch nicht, wenn ich, wie in Abbildung 18 geschehen, die *Trophophyllteile* der bei Niederthai vor-kommenden Arten nebeneinander stelle. *Botrychium lanceolatum* Angstr. mit

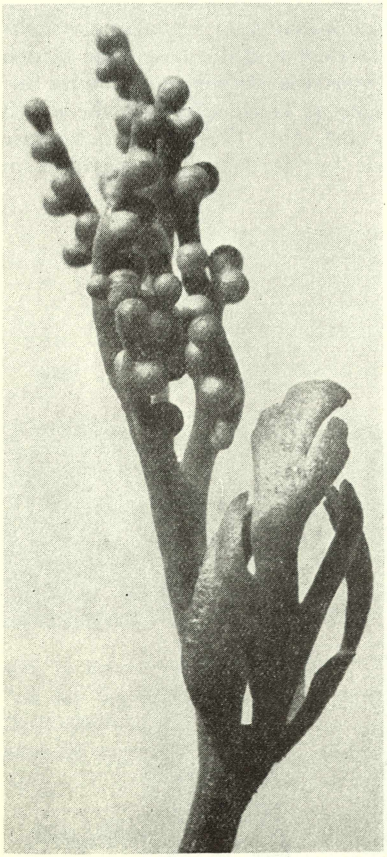

Abb. 19 *Botrychium lanceolatum* Angstr. Von der Moräne beim Larstighof. Stärker vergrößert. Juli 1956 leg. H. Wolf

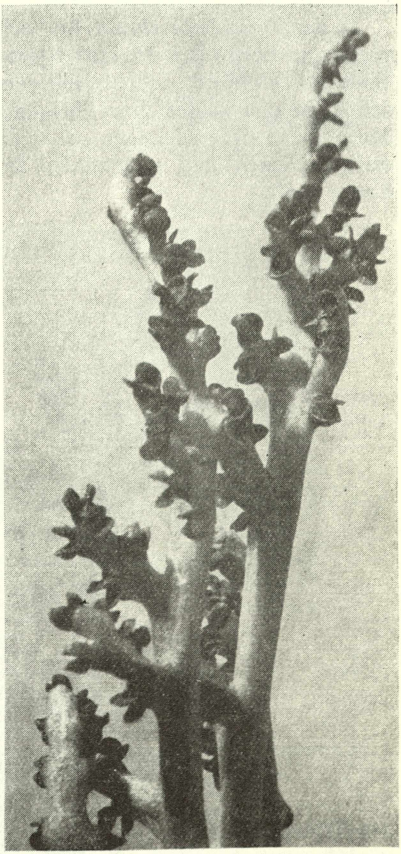

Abb. 20 *Botrychium matricariaefolium* A. Br. Von der Moräne bei Niederthai. Sporophyllabschnitt, stärker vergrößert, um die bereits geöffneten und leeren Sori zu zeigen. Juli 1956 leg. H. Wolf

scharf zugespitzten Primär- und Secundärsegmenten, katadrome Anordnung der Tertiärnerven und, für das Aussehen am wesentlichsten, von deutlich nach der Breite strebendem, triangulärem Umriß (Abb. 18, a).

Bei *Botrychium multifidum* Rupr. bleibt alles bis auf das Ende der Primär- bzw. Secundärsegmente, das eine Verbreiterung aufweist. Das Kostalmeristem ist also früher erloschen, das Zwischenmeristem dagegen länger wirksam geblieben (Abb. 18, b).

Bei *Botrychium matricariaefolium* A. Br. dokumentiert sich eine Tendenz nach der Länge des Wedels (Abb. 18, c).
Diese Tendenz bleibt auch bei *Botrychium Lunaria* Sw., allerdings bei starker Verbreiterung der Segmente unter Aufgabe einer Mittelrippe die nur noch in dem schmalen Saum zwischen Kosta und Segment zu finden ist (Abb. 18, d).

Das *Sporophyllteil* zeigt bei allen angeführten Arten etwa gleiche Ausbildung, hätte sich demnach an der Deszendenz nicht mitbeteiligt.

Abb. 21 Niederthai i. Ötztal. Zwischen Kirche und Dorf der Horlachbach, an dessen Oberlauf rechtsseitig die Moräne erkennbar ist. Nach einer käuflichen Photographie.

LITERATUR

Bertsch, K.	1941	Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. LIX, Heft 3.
Bower, F. O.	1903	Proceeding of the Royal Society. Vol. 71.
Christ, H.	1900	Farnkräuter der Schweiz. Bern.
	1910	Geographie der Farne. Jena.
Engler und Prantl.	1902	Natürl. Pflanzenfamilien 1. Tl. 4. Abt. Leipzig.
Giesenhagen, K.	1918	Flora N. F. Bd. XI.
	1925	Flora N. F. 18. und 19. Bd.
Glück, H.	1933	Botan. Jahrbücher Bd. 69, Heft 2.
Goebel, K.	1918	Organographie der Pflanzen. 2. Tl. 2. Heft Jena.
	1922	Botan. Abhandl. Heft 1.
Hofmeister, W.	1857	Abhandlungen d. K. Gesellschaft d. Wissenschaften.
Hooker, W. J.	1868	Synopsis Filicum London.
Luerssen, Chr.	1889	Die Farnpflanzen. Leipzig.
Mansfeld, R.	1940	Verzeichnis d. Farn- und Blütenpflanzen. Jena.
Meusel, H.	1943	Vergleichende Arealkunde. Berlin-Zehlendorf.
Mettenius, G.	1856	Filices Horti Botanici Lipsiensis. Leipzig.
Milde, J.	1858	Verhandlg. d. K. Leop.-Carol. Akademie d. Naturforscher. Vol. XXVI.
	1865	Die höheren Sporenpflanzen. Leipzig.
	1867	Filices Europae et Atlantidis. Leipzig.
	1869	Botrychiorum Monographia. Wien.
Newman, Edw.	1854	History of British Ferns. London.
Porsild, M.	1920	The Flora of Disko Island and ... West Greenland. Kopenhagen.
	1935	Meddelser om Greenland. Bd. 93. Nr. 3.
Rey Pailhade, C. de	1895	Les Fougères de France. Paris.
Samuelsson, G.	1919	Svensk Botanik Tidskrift Bd. 13, h. 3 4.
	1923	Svensk Botanik Tidskrift Bd. 17, h. 2.
	1938	Magasin for Naturvidenskapene. Bd. 78.
Schimper-v. Faber.	1935	Pflanzen-Geographie. Jena.
Troll, W.	1933	Planta. 19. Bd. 3. Heft.
	1937	Vergleichende Morphologie d. höh. Pflanzen. Berlin.
Velenovsky, J.	1892	O Morfologii. Rozpravy. Ceske Akademie.
Verdoorn, Fr.	1938	Manual of Pteridology. The Hague.
Wirtgen, Ferd.	1924	Verhandl. des Naturhistorischen Vereins der preuß. Rheinlande und Westfalens. 81. Jahrgang.
Wolf, H.	1933	Hedwigia. Bd. 73.
	1935	Mitt. d. Pfälz. Ver. f. Natkde. u. Naturschutz. N. F. Bd. V.
	1940	Hedwigia. Bd. 79.
	1941	Verh. Nat.-Med. Ver. z. Heidelberg. 18. Bd. 4. Heft.
	1952	Jahresber. Ver. f. Natkde. Mannheim. 117. 118. Jahresber.
Zimmermann, W.	1930	Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
	1942	Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. LX, Heft 9.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: 20_2

Autor(en)/Author(s): Wolf H.

Artikel/Article: Botanisch-zoologische Sektion. Pteridologische Notizen 51-84