Über einen seltsamen Farn der Flora von Ceylon.

Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Farnwedels.

Von **K. Giesenhagen**, München.

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Gegen das Ende meiner Tropenreise in den Jahren 1899/1900, die mich nach Java und Sumatra geführt hatte, fand ich Gelegenheit, der Insel Ceylon einen vierwöchentlichen Besuch abzustatten. Neben den allgemeineren Fragen, die zum Teil in meiner Monographie „Die Farngattung Niphobolus“[1]) verarbeitet worden sind, zum Teil noch der eingehenderen Behandlung harren, hatte ich mir für den Besuch der Insel die Erforschung einiger spezieller Fragen zur Aufgabe gestellt, die mir bei früheren Arbeiten aufgestoßen waren oder sich aus dem Studium der Literatur ergeben hatten. Die kurze Dauer des Aufenthaltes gestattete freilich nicht das Arbeitsprogramm in allen Punkten zu erledigen; immerhin gelang es mir auf zahlreichen Ausflügen in die verschiedenen Vegetationsgebiete der interessanten Insel einige der seltenen Pflanzen, deren ich für meine Arbeit bedurfte, an ihren oft weit entlegenen Standorten aufzufinden und das nötige Material einzusammeln. So konnte ich von einer Tour in das Zentralgebirge die eigentümlichen Hexenbesen an Pteris quadriaurita, deren Verursacher ich bereits im Jahre 1892[2]) an unvollständigem Herbarmaterial untersucht und als Taphrina Laurencia beschrieben hatte, in größeren Mengen und in allen Entwicklungsstadien heimbringen und daran gegenüber den Einwänden Sadebecks den einwandfreien Nachweis erbringen, daß der von mir beschriebene Pilz auf Pteris quadriaurita in der Tat ein Askomyzet aus der Gruppe der Exoasceen ist[3]). Über einen weiteren derartigen Einzelfund sollen die nachfolgenden Zeilen berichten.

In seinen Species filicum gibt Hocker bei der Beschreibung von Pteris quadriaurita[4]) in einer langen Anmerkung eine Übersicht der ihm zu Gesicht gekommenen Formen und Unterarten. Darunter findet

---

1) Giesenhagen, Die Farngattung Niphobolus. Jena 1901.

2) Flora, Ergänzungsband 1892, pag. 130.

3) Giesenhagen, Taphrina, Exoascus und Magnusiella. Bot. Zeitung 1901, pag. 127.

4) a. a. O. Vol. II, pag. 180.

sich auch eine merkwürdig variabele Pflanze von Ceylon, die er mit folgenden Worten schildert: From Ceylon we have received, both from Gardner, n. 1133, and from Mrs. Gen. Walker, a remarkable abnormal state of this species, having only the middle of the pinnae pinnatifid, and this in a very irregular and unequal manner, the segments becoming coufluent into a tail-like point, and below confluent and more or less decurrent to the base.

Auf die gleiche Abnormität weist auch Thwaites in seiner Enumeratio plantarum zeylaniae[1]) hin, indem er bei der Erwähnung von Pteris quadriaurita bemerkt: Et forma ludens; pinnulis plus minus irregularibus, aliis elongatis aliis abbreviatis vel abortivis.

In einem Anhang zu seiner Aufzählung[2]) kommt Thwaites noch einmal auf diese Bemerkung zurück, indem er schreibt:

Fig. 1. Pteris Otaria Bedd. Auf $^1/_2$ verkleinerte Kopie nach Beddome, Ferns of South. Ind., t. XLI.

„Pteris quadriaurita, Retz“ Post „abortivis“ insere: P. Otaria, Beddome, Ferns of South. Ind. t. XLI. An hybrida inter P. quadriauritam Retz., et crenatam Sw.?

1) a. a. O. pag. 386.
2) pag. 438.

Die Enumeratio plantarum zeylaniae von Thwaites ist in den Jahren 1858—1864 erschienen. Das in der zweiten Anmerkung von Thwaites zitierte Werk Beddomes wurde in den Jahren 1863—1864 veröffentlicht. Die beiden Publikationen liefen also zeitweilig nebeneinander her, und so war es möglich, daß die beiden Autoren wechselseitig aufeinander

Fig. 2. Pteri Otaria (?). Auf $^1/_2$ verkleinerte Kopie nach Beddome, Ferns of South. Ind., t. CCXIX.

bezug nehmen konnten. Beddome kommt nämlich auch zweimal auf seine Pteris Otaria zu sprechen und gibt auch zwei verschiedene Abbildungen, die sich auf diese Art beziehen. Zu seiner Abbildung Nr. XLI, deren Hauptfigur in der umstehenden Textfig. 1 auf die Hälfte verkleinert reproduziert ist, schreibt er auf pag. 13: Pteris

Otaria (Beddome) Caudex short erect, frond oblong, coriaceo-membranaceous, below glabrous, above furnished with a few hairs on the costa, pinnate, pinnae 5—6 pairs, the upper pair generally undivided, the others irregularly pinnatifid about the centre, the apex prolonged into a long tail-like acumination, individed at the base, but there furnished with a long tail-like segment, wich is obsolete in the upper pinnae and gradually larger in the lower ones, and pinnatifid in the lowest pair, sterile apex of the pinnae and pinnules serrated.

Slopes below Puntaloor Wynad (Malabar).

Die zweite Abbildung, auf die Hälfte verkleinert wiedergegeben in der nebenstehenden Textfig. 2, findet sich bei Beddome auf Taf. CCXIX und ist auf pag. 73 beschrieben. Es heißt dort:

Plate No. CCXIX is a curious Pteris forwarded from Ceylon by Mr. T. W. Beckett. It is, I belive, a variety of my Pt. Otaria, and seems intermediate between Pteris Otaria and Pt. crenata-it is, I belive Pt. quadri-aurita var. ludens of Mr. Thwaites' enumeration (C. P. 1351 and 3060) and Mr. Thwaites suggests that it may be a hybrid.

Ich glaube annehmen zu können, daß Beddome die von Thwaites als Pteris quadriaurita var. ludens bezeichnete Form als Vorlage für seine Taf. CCXIX benutzt hat. Aber wahrscheinlich hatte er durch Beckett nur einen oder zwei ähnliche Wedel zugesandt erhalten. Wenn er den ganzen Formenkreis der Varietät gekannt hätte, würde er sich wohl nicht mit der einen Figur und der kurzen Notiz begnügt haben.

Ebenso dürfte Thwaites die Pteris Otaria Beddomes wohl nur aus der Abbildung Beddomes gekannt haben. Immerhin bleibt es auffällig, daß er seine interessante Pflanze einfach mit Pteris Otaria identifiziert. Man möchte fast annehmen, daß Thwaites 1864 auch erst wenige Wedel der Forma ludens gesehen und die Eigenart derselben noch nicht erkannt hatte. Später hat Thwaites aber sicher den ganzen Formenkreis aus eigener Anschauung gekannt; denn 1874 schreibt Baker[1]): Mr. Thwaites sends from Ceylon a series of remarkable abnormal forms passing down gradually into a plant with narrow linear pinnae, the lowest with only two smaller similar pinnules on the lower side. Beddome blieb aber auch später noch, als er die wunderbare Variabilität der Forma ludens kannte, bei der Ansicht, daß seine Pteris Otaria dazu gehöre. 1883[2]) beschreibt er die Var. ludens

1) Hooker and Baker, Synopsis filicum 1874, II. Ed., pag. 158.
2) Beddome, Ferns of brit. India.

der Pteris quadriaurita mit folgenden Worten: „Pinnules verry abnormally cut, sometimes only with a waved margin for the greater length, then developing normal segments, then again narrowing into only the waved margin. Bedd. F. S. I. tabs. 41 and 219 (under Otaria). Malabar, Quilon; Ceylon.“

Daß der von Beddome auf Taf. XLI abgebildete Farn in den Variationsbezirk der forma ludens fällt, oder was dasselbe bedeutet, daß einzelne Wedel von der Forma ludens die morphologischen Eigentümlichkeiten aufweisen, welche an Beddomes Figur auf Taf. XLI erkennbar sind und welche in seiner Diagnose der Pteris Otaria zugeschrieben werden, ist unverkennbar. Ob aber der Pteris Otaria, deren Vorkommen von verschiedenen Punkten im südlichsten Vorderindien angegeben wird, die gleiche Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung der einzelnen Wedel zukommt wie der Forma ludens ist fraglich; jedenfalls erwähnt Beddome diese auffällige Tatsache nirgends. Es scheint deshalb geraten, die von Beddome in seinen Ferns of southern India auf pag. 13 beschriebene und auf Taf. XLI abgebildete Pflanze von Malabar zunächst als eigene Varietät von Pteris biaurita L. (= P. quadriaurita Retz.) weiter bestehen zu lassen und die Bezeichnung „forma ludens“ auf die Pflanze von Ceylon zu beschränken, von welcher Thwaites die von Baker erwähnte „series of remarkable forms passing down gradually into a plant with narrow linear pinnae, the lowest with only two smaller similar pinnules on the lower side“ nach Kew gesandt hat. Zu dieser forma ludens gehört dann allerdings wohl auch der von Beddome, a. a. O. auf Taf. CCXIX abgebildete und mit der Bezeichnung P. Otaria? versehene, aus Ceylon stammende Wedel.

Man darf daraus aber nicht schließen wollen, daß diese, meines Wissens, einzige Abbildung von Pteris biaurita f. ludens in der englischen Farnliteratur eine charakteristische Vorstellung von der Pflanze geben kann. Sie stellt eben nur einen einzigen Wedel dar, neben dem vielleicht an demselben Rhizom fünf oder sechs oder noch mehr Wedel von gänzlich anderer Form gestanden haben. Es ist überhaupt nicht leicht, durch eine bildliche Darstellung eine richtige Anschauung von der seltsamen Pflanze zu vermitteln. Bevor ich an den Versuch gehe, habe ich zu erörtern, welches Material mir zum Studium der Form zur Verfügung steht.

Als ich mich in den 90er Jahren mit den durch Taphrina Laurencia verursachten Hexenbesen an Pteris biaurita beschäftigte, war ich durch die oben mitgeteilten Anmerkungen in Hookers Spec. fil. und in Bakers Syn. fil. auf die variabele Form von Pteris biaurita aufmerksam

geworden, weil ich nach den Angaben der beiden Autoren bei ihr Aufklärung über die abnorme Gestaltung der Wedel in den Hexenbesen glaubte erwarten zu dürfen. Geeignetes Untersuchungsmaterial war aber damals für mich unerreichbar. Ich mußte mich mit der Hoffnung trösten, vielleicht später bei einem Besuch in Kew die Serie von Thwaites studieren zu können. Früher als ich erwarten konnte, wurde mir durch die Verleihung des deutschen Buitenzorg-Stipendiums die Möglichkeit gewährt die Pflanze lebend an ihrem Standort in Ceylon aufzusuchen. Als ich im Frühjahr 1900 nach einem längeren Aufenthalt in Buitenzorg und nach mehrmonatlichen zum Teil etwas abenteuerlichen Kreuz- und Querzügen durch Sumatra nach Ceylon kam, suchte ich zunächst bei den dortigen Botanikern Erkundigungen über den Standort des Farns einzuziehen, hatte aber damit keinen Erfolg. Schließlich fand ich in dem Herbarium des botanischen Gartens in Peradenia einen Hinweis, der mich auf die rechte Spur leitete. Nachdem ich mehrere Wochen mit Studien in dem botanischen Garten in Peradenia, mit dem Besuch von Tee- und Kakaopflanzungen und mit Forschungsreisen in das Zentralgebirge und in das Gebiet der Patanas verbracht hatte, kam ich endlich am 25. März in der letzten Woche meines Aufenthaltes auf Ceylon dazu, einen Ausflug zur Aufsuchung des Standortes der Pteris biaurita f. ludens zu unternehmen und hatte das Glück, nahe bei der alten Königsstadt Kandy unweit der als Lady Macarthys Road bezeichneten Landstraße in einem lichten Walde das Gesuchte zu finden. Auf einem Raum von wenigen hundert Quadratmetern standen zahlreiche Exemplare verschiedenen Alters, von denen ich reichliches Material einsammeln konnte, ohne die interessante Vegetation zu beeinträchtigen oder gar in ihrem Bestande zu bedrohen. Ich habe im ganzen 27 Wedel an Ort und Stelle eingelegt und auch ein ganzes Exemplar lebend mitgenommen, um es in der Heimat zu kultivieren und daran die Entwicklung der abnormen Wedelformen zu beobachten. Leider ist es nicht gelungen, die durch die lange Reise geschädigte Pflanze längere Zeit am Leben zu erhalten, so daß ich mit meinen Untersuchungen auf das getrocknete Material angewiesen bin.

Die in meiner Sammlung vorhandenen Wedel, welche ich von einigen wenigen Exemplaren zusammengesucht habe, können leicht, wie seinerzeit schon Thwaites getan hat, in einer Serie angeordnet werden, in welcher die extremsten Formen durch sanft abgestumpfte Übergänge miteinander verknüpft sind. Um die bildliche Darstellung auf dem Raum einer Druckseite unterbringen zu können, habe ich die Herbarblätter willkürlich in neun Gruppen eingeteilt, von denen die extremen

Formen mit A und B bezeichnet, die Zwischenformen mit 1 bis 7 nummeriert sind. In der nebenstehenden Textfig. 3 ist von jeder Gruppe

Fig. 3. Serie von neun Wedeln von Pteris biaurita L. forma ludens A entsprich der normalen Pt. biaurita. B ist die extremste Abweichung ganz ohne Fieder abschnitte an den Fiedern. 1—7 sind stufenweise verschiedene Zwischenforme zwischen A und B. Alle Figuren sind auf $^1/_9$ verkleinert.

ein Wedel mit der angegebenen Bezeichnung auf 1/9 verkleinert photographisch dargestellt.

A ist ein Wedel von der typischen Gestalt der Pteris biaurita. Ich verstehe dabei mit Christensen (Index filicum) unter Pteris biaurita den ganzen Formenkreis, den die englischen Farnsystematiker ihrem Schema zu Liebe auf die beiden Arten Pt. quadriaurita Retz. und Pt. biaurita L. verteilen. Will man die Trennung beibehalten, welche sich auf das Vorkommen einer geschlossenen Nervenmasche am Grunde der Fiederchen (bei biaurita im Sinne der Engländer) stützt, so würde der Wedel A zu Pt. quadriaurita Retz. zu stellen sein.

Auch die übrigen acht in der Figur dargestellten Repräsentanten der Serie und die nicht mit abgebildeten Wedel zeigen sich in vielen Punkten in Übereinstimmung mit den Angaben der englischen Diagnose von Pteris quadriaurita Retz., wie eine vergleichende Betrachtung ihrer wesentlichen Züge ergeben wird. Von einigen wenigen Wedeln, welche noch die Jugendform aufweisen, sehe ich dabei selbstverständlich ab.

Der Wedelstiel ist, wo er in seiner ganzen Länge erhalten ist, von der Basis bis zum ersten Fiederchen gemessen 24 bis 38 cm lang; er ist aufrecht, kahl, nur am Grunde gelegentlich mit ganz vereinzelten Schuppen besetzt, hellgelblich, nach unten bisweilen etwas dunkler werdend. In der englischen Diagnose in Hooker-Baker Syn. fil. heißt es von ihm: st. 1—2 ft. l.; strong, erect, naked or slighly scabrous, straw coloured or brownish.

Die Wedelfläche mißt von der untersten Seitenfieder bis zur Spitze der Endfieder 15 bis über 30 cm. Die größte Breite des Gesamtumrisses beträgt etwa ebensoviel. Die der Endfieder ähnlichen Seitenfiedern stehen in 5 bis 11 Paaren. Der Zwischenraum zwischen den Ansatzstellen der beiden untersten Fiederpaare beträgt 30 bis 45 cm selten darüber. Die Seitenfiedern des untersten Paares, welche am längsten sind (bis zu 18 cm), tragen in der Regel nahe ihrer Basis einen nach abwärts gerichteten, ähnlichen aber etwas kleineren Gabelast. Selten folgt noch ein zweiter und selbst dichter ähnlicher Gabelast in abnehmender Größe an der Basalfieder; häufiger tritt ein solcher Gabelast auch bei den nächst höheren Seitenfiederpaaren auf.

Bakers Diagnose beschreibt diese Gestaltverhältnisse der Wedelfläche folgendermaßen: f. 6 in. to 2 or 3 ft. l., 4 in. to 1 ft. or more br. with a terminal central pinna — — and below this several similar pinnae on both sides, wich are 6—12 in. or more l. — — the lowest 1—2 in. apart at the base, usually again compound, with

one or two similar but smaller pinnul. branching from them at the base on the lower side.

Bezüglich der Textur, der Nervatur und der Sori entsprechen die Wedel genau der Diagnose Baker's: texture subcoriaceous; rachis and both surfaces naked; veins conspicuous, usually once forked, 1 lin. to $^1/_2$ in. apart at the base; sori often continuous along the whole margin of the segments.

Die Wedel der forma ludens fallen demnach in allen bisher betrachteten Punkten ganz in den Rahmen der für Pteris biaurita L. (Christensen) gültigen Diagnose. Wenn man die englischen Maße 1 foot = ca. 30 cm, 1 inch = ca. 2½ cm, 1 line = ca. 2 mm) mit den von mir angegebenen vergleicht, so ergibt sich, daß die forma ludens zu den minderstattlichen Rassen der Pt. biaurita gehört, während sonst auf Ceylon größere Varietäten mit armlangen Wedelflächen und darüber weiteste Verbreitung besitzen. Auch hinsichtlich der Zwischenräume zwischen den Ansatzstellen der äußersten Nervenverzweigungen weisen die englischen Maßangaben für die f. ludens einen zu großen Durchschnitt auf.

Die Merkmale der forma ludens, welche sich nicht oder doch nicht bei allen Wedeln der Diagnose Bakers fügen, beziehen sich ausschließlich auf die Gestalt der Endfieder und der ihr ähnlichen Seitenfiedern Es heißt dort: — a terminal central pinna cut down nearly to the rachis into numerous close parallel linear oblong lobes ½—1 in. l. 2—3 lin. br., the barren ones entire or slightly serrated. Die Breite der Fiedern wird mit 1—2 inches (= 2½ bis 5 cm) angegeben.

Diese Angaben treffen nur für die Wedel der Gruppe A zu. Bei 1 endet jede Fieder in eine kaum 5 mm breite zum Ende hin allmählich verschmälerte Spitze mit ungeteiltem höchstens schwach und undeutlich gekerbtem oder gezähntem Laminarsaum und die Fiederabschnitte nehmen gegen die Basis hin an Länge ab, während bei der typischen Pteris biaurita die Breite der Fiedern in der unteren Hälfte ziemlich gleichbleibt. Bei den Fiedern der Gruppe 2 tritt auch an der Basis der Fiedern ein schmaler ungeteilter Laminarsaum auf, während die mittlere Partie der Fiedern noch die 2½ bis 4 cm breite fiederspaltige Laminarfläche besitzt. Bei den folgenden Gruppen tritt die mittlere breite fiederspaltige Fläche gegenüber den schmäleren Teilen an Basis und Spitze der Fiedern schrittweise immer mehr zurück. Bei Gruppe 5 und 6 wird der breitere Teil nur noch durch vereinzelte unregelmäßige Fiederchen angedeutet; an einzelnen oberen Fiedern der Wedel fehlen die Fiederchen ganz. Das Exemplar, welches die Gruppe 7

vertritt, zeigt noch ganz vereinzelt ein Fiederchen an einer der unteren Fiedern, der Gruppe B fehlen sie völlig, so daß die Fiedern in ihrer ganzen Länge nur die schmalen ungeteilten Laminarsäume tragen.

Um eine Vorstellung davon zu geben, wie allmählich die Übergänge von den breiten fiederspaltigen Fiedern der Gruppe A zu den schmalen ungeteilten Fiedern der Gruppe B hinüberführen, und um die Gesetzmäßigkeit dieser Erscheinung erläutern zu können, verweise ich auf die Textfig. 4, in welcher eine Serie von Fiedern in naturgetreuen Umrißbildern auf zwei Drittel verkleinert dargestellt sind. Die einzelnen Bilder sind nach mittleren Seitenfiedern der verschiedenen Wedelgruppen meiner Serie gezeichnet, wobei ich hauptsächlich darauf Rücksicht genommen habe, daß annähernd gleich große Fiedern zur Vergleichung herangezogen wurden. Die meisten Fiedern stammen von der rechten Hälfte des mit der sorustragenden Seite nach oben liegenden Wedels. Wo Fiedern der anderen Wedelhälfte benutzt wurden, sind sie des leichteren Vergleiches halber von der Blattoberseite aus dargestellt, so daß sie wie die übrigen ihre Spitze nach rechts wenden. Die gegen die Wedelbasis gewendete Hälfte der Fiedern ist also bei allen 10 Bildern übereinstimmend nach abwärts gerichtet. Nur die Fig. 4 i stellt keine Seitenfieder der Rachis dar, sondern den Gabelast einer untersten Seitenfieder. Dieser Ersatz erscheint aber durchaus unbedenklich einmal, weil im allgemeinen der Gabelast der untersten Seitenfieder sich morphologisch genau wie eine höherstehende Seitenfieder der Rachis verhält und weiter, weil der Übergang zwischen den Fiedergestalten h und k auch ohne das Zwischenglied angesichts der vorangehenden Serie keine Schwierigkeit bilden würde.

Überblickt man die gezeichnete Fiederserie, so ergeben sich einige Regeln, die auch bei der Vergleichung des Gesamtmaterials ihre Bestätigung finden: Die seitlichen Fiederabschnitte, welche bei der normalen Pt. biaurita von der Basis an gleichmäßig an beiden Seiten der Wedelfiedern auftreten und gegen die gezähnte Spitze hin an Größe ganz allmählich abnehmen, werden zuerst an der Spitze und an der Basis unterdrückt, während in der Mitte der Fiedern zunächst noch beiderseits je eine geschlossene Gruppe von Fiederabschnitten übrig bleibt. An Stelle der unterdrückten Fiederabschnitte tritt ein schmaler gleichmäßiger, bisweilen am Rande gekerbter Laminarsaum. Die Gruppen der Fiederabschnitte verarmen dann allmählich mehr und mehr, bis zuletzt die ganze Seitenfieder nur noch aus der beiderseits von einem schmalen Flügelsaum begleiteten Mittelrippe besteht. Die beiden Hälften der einzelnen Seitenfieder verhalten sich dabei ziemlich gleichmäßig,

nur scheint die Unterdrückung der seitlichen Fiederabschnitte in der apikalen Längshälfte schneller fortzuschreiten als in den basalen. Seitenfiedern, die wie die in Fig. 4 i gezeichnete nur noch einen oder einige Fiederabschnitte in der basalen Hälfte aufweisen, während die apikale Hälfte derselben gänzlich entbehrt, finden sich mehrfach; dagegen ist der umgekehrte Fall in meinem Material nicht vertreten.

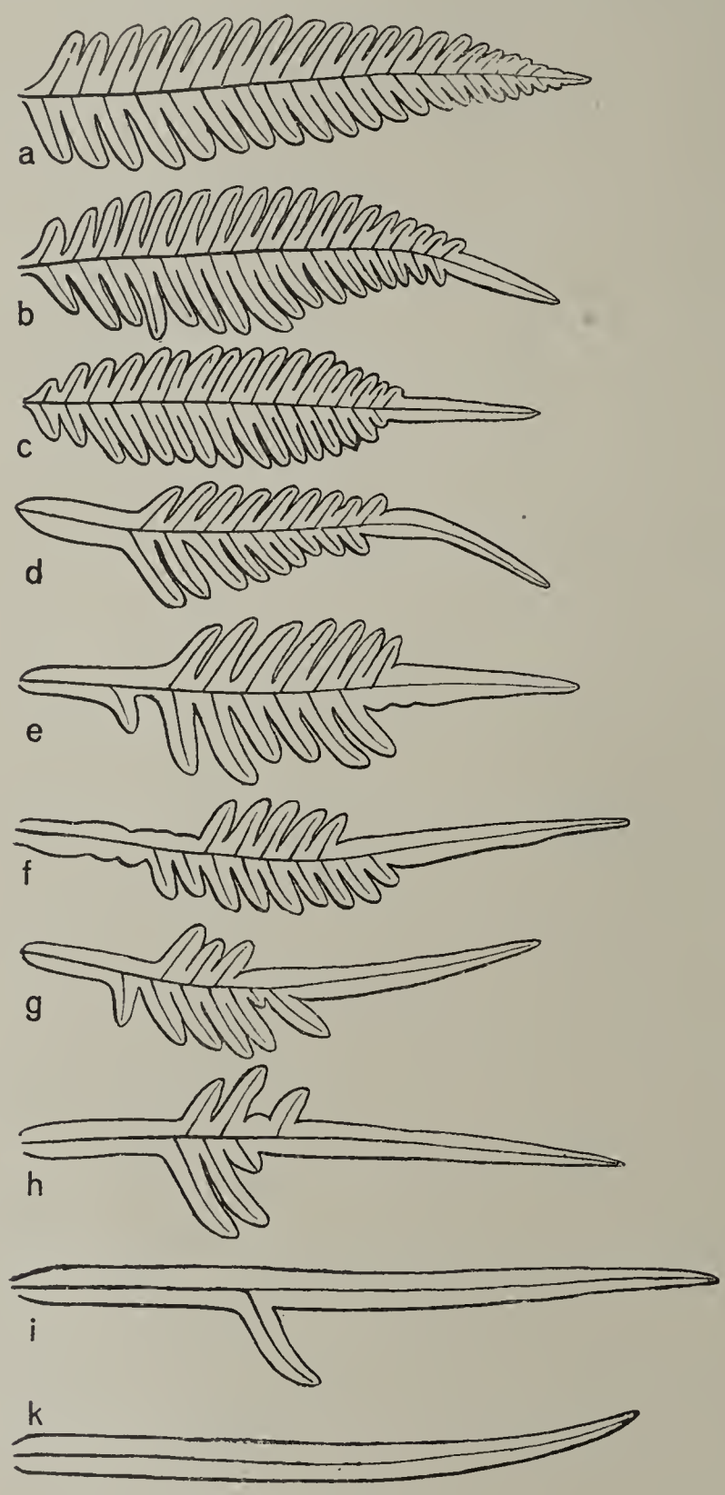

Fig. 4. Serie von Wedefiedern der Pteris biaurita f. ludens. Mit allen Übergängen von der Normalform *a* bis zur extremsten Abweichung *k*.

Wenn wir die aus der Vergleichung einer Seitenfieder abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten an dem Gesamtmaterial prüfen, so läßt sich weiter konstatieren, daß die Seitenfiedern des gleichen Wedels um so weiter von der normalen Gestalt der Pt. biaurita abweichen, je näher sie der Wedelspitze stehen. Die zentrale Endfieder verhält sich in dieser Beziehung wie eine mittlere Seitenfieder, doch mit dem Unterschied, daß ihre beiden Längshälften symmetrisch gestaltet sind. Die Ausbildung von Gabelästen an den unteren Seitenfiedern wird durch die Verarmung der Laubentwicklung nicht beinträchtigt. Es scheint vielmehr, als ob die Befähigung zur Ausbildung von Gabelästen an den unteren Seitenfiedern bei den Formen, bei denen die Fiederabschnitte an den Seitenfiedern mehr oder weniger unterdrückt sind, bisweilen gesteigert ist. Bei den in Fig. 3 abgebildeten Exemplaren der Gruppen 4, 6 und 7 treten die Gabeläste an den drei untersten Fiederpaaren auf; das dort

abgebildete Exemplar der Gruppe 5 zeigt die Gabeläste sogar in der rechten Wedelhälfte an 6, in der linken an 5 unteren Seitenfiedern. Hier treten beim untersten Fiederpaar sogar auch an der apikalen Seite Gabeläste auf. Der Wedel der Gruppe B hat aber die Gabeläste wieder nur an zwei Fiederpaaren, ein Verhalten, das in den meisten Gruppen, auch bei A und I an einzelnen Exemplaren der Gruppen wiederkehrt.

Wir können demnach aus den bisherigen Beobachtungen den Satz ableiten: Die Verzweigung der Wedelfläche hält sich im allgemeinen bei den Wedeln der forma ludens innerhalb der Grenzen, welche der Diagnose der Gattung Pteris biaurita entsprechen. Abweichend und wechselnd ist lediglich die Ausbildung der Laubfläche an den Fiedern.

Wenn nun die Frage aufgeworfen wird, welche Ursachen die verschiedenartige Ausgestaltung der Laubfläche der Wedelfiedern bedingen, so können äußere und innere Faktoren in Betracht gezogen werden. Zunächst liegt die Vermutung nahe, daß wechselnde äußere Verhältnisse die Gestalt der Wedel beeinflussen könnten. Wir wissen, daß bei gewissen Gefäßpflanzen das Blattgewebe anders ausfällt, je nachdem sie am salzhaltigen Meeresstrande oder in salzfreiem Boden wachsen, daß manche Arten verschieden gestaltete Licht- und Schattenblätter bilden, daß unter dem wechselnden Einfluß der Beleuchtung neben chasmogamen auch kleistogame Blüten an derselben Pflanze auftreten können, daß bei Wassergewächsen der Einfluß der verschiedenen Medien zur Ausbildung verschieden geformter Tauchblätter, Schwimmblätter und Luftblätter führen kann, daß die Unterschiede in der Luftfeuchtigkeit aus Blattrosetten an gestauchter Achse langgliederige Sprosse mit veränderter Blattform, aus bedornten Blättern unbewehrte entstehen lassen können. Ähnlich könnten ja wohl auch wechselnde äußere Umstände die Blattgestalt der Pteris beeinflussen und zum Anstoß werden für den Formwechsel der Wedel an derselben Pflanze. Aber die Verhältnisse am Standort der Pteris biaurita ludens und die Art der Verteilung der verschieden gestalteten Wedel an den Pflanzen bieten für diese Auffassung keine Stütze. Da sich die verschieden gestalteten Wedel auf kleinem Raum nebeneinander in derselben Vegetationsperiode entwickeln, können wechselnde Einflüsse vom Boden aus oder durch Beleuchtungs-, Luftwärme- oder Feuchtigkeitsverhältnisse nicht zur Klärung herangezogen werden. Demnach müssen wir die Variabilität der Wedel auf innere Ursachen zurückzuführen suchen.

Thwaites hat in seiner Enumeratio plantarum zeylaniae die Vermutung ausgesprochen, die forma ludens möchte ein Bastard zwischen

Pteris quadriaurita Retz. und Pt. crenata Sw. sein. Was ihn dazu veranlaßte, war wohl der Umstand, daß die extremsten der Gruppe 7 und B unserer Abbildung Fig. 3 angehörigen Wedelformen in ihrer Gesamtgestalt an die fertilen Wedel von Pt. crenata Sw. erinnern. Einer näheren Untersuchung hält aber diese Formähnlichkeit nicht stand. Pt. crenata hat nach den Diagnosen bei Hooker, Baker und Christ nur 2 bis 4 Paare von Seitenfiedern, während die forma ludens 6 und mehr und gerade bei den schmal gefiederten Formen meist 3 bis 11 Seitenfiederpaare aufweist. Ferner ist Pt. crenata Sw. entschieden dimorph. Die sterilen Wedel der Pt. crenata haben eine verbreiterte herablaufende Endfieder, auch die oberen Seitenfiedern ziehen sich an der Rachis herab. Von den unteren Seitenfiedern schreibt Baker: the lower ones subdeltoid, cut down to the rachis below into 2 to 6 obovato-oblong sharply-toothed pinnules, wich are ofter $^3/_8$ or even $^1/_2$ in. br. Christ sagt darüber: Fiedern der sterilen Blätter herablaufend, unten deltoid, kurz in mehrere, eiförmige stumpfe Segmente geteilt, stark gezähnt. — Bei Pteris biaurita f. ludens aber sind die sterilen Wedel den fertilen an Gestalt gleich. Die Endfiedern sind stets scharf und deutlich gegen die gänzlich ungeflügelte Rachis abgesetzt und die Gestalt der unteren Fiedern ist weder als deltoid noch als subdeltoid zu bezeichnen, abgesehen davon, daß ihre Gabeläste bei den Formen ohne Fiederchen, gleichviel ob fertil oder steril, stets lang zugespitzt und kaum bis zu 5 mm breit sind. Der Modus der Verzweigung der Wedelfläche entspricht eben, wie oben gezeigt wurde, auch bei den extremsten Wedeln der forma ludens bis auf die Ausbildung des Laminarsaumes der Fiedern der Diagnose von Pt. biaurita und das wechselnde Verhalten des Laminarsaumes variiert nicht in der Richtung zu verbreiterten, stumpfen, herablaufenden Saumlappen, wie sie der Pt. crenata eigen sind.

Es ist auch an sich nicht wahrscheinlich, daß die verschiedene Ausgestaltung der Wedel an einer und derselben Pflanze die Folge einer Mischung des Erbgutes zweier Arten ist. Die Faktorenanalyse würde ja in einem solchen Falle mit einer wiederholten Änderung des Erbgutes von Wedel zu Wedel, ja von Fieder zu Fieder zu rechnen haben, was kaum den Anschauungen der modernen Genetiker entspricht. Man müßte wohl an eine immer wiederholte Knospenvariation denken, die jedem Wedel, jeder Seitenfieder ein besonderes spezifisches Erbgut vermittelte. Und auch damit wäre noch nicht geholfen, denn wie gezeigt wurde, herrscht bei den Seitenfiedern der Zwischenformen die Gesetzmäßigkeit, daß die Verarmung der Seitenfiedern an seitlichen Fieder-

abschnitten von unten nach oben fortschreitet. Die Knospenvariation dürfte also nicht, wie wir sie sonst auftreten sehen, eine zufällige sein, sondern in gesetzmäßigen Abstufungen gegen die Wedelspitze fortschreiten. Mit einer solchen an sich schon gezwungenen Erklärung würde es aber nicht in Einklang zu bringen sein, wenn wie z. B. bei dem in Fig. 3 als Nr. 4 abgebildeten Wedel nach der Entstehung einer letzten schmalen Seitenfieder, die ganz ohne seitliche Fiederabschnitte bleibt, wieder eine Endfieder angelegt wird, die jederseits fünf wohlausgebildete Fiederlappen trägt.

Die Annahme, daß die Vielgestaltigkeit der Wedelformen auf genetische Faktoren zurückzuführen sei, hat demnach keine Wahrscheinlichkeit für sich. Nachdem ich lange Zeit an der Auffassung festgehalten hatte, daß die forma ludens ein Bastard sei, hat die sorgfältige Analyse ihrer Eigentümlichkeiten mich überzeugt, daß kein zwingender Grund dafür vorliegt, die Form als heterozygot zu betrachten. Auf keinen Fall ist das wechselnde Verhalten der einzelnen Wedel ausschließlich durch eine Bastardierung zu erklären. Zu einer spezifischen regulatorischen Eigenschaft, welche allenfalls das Resultat einer Erbgutmischung sein könnte, müßten immer noch wechselnde äußere oder innere Faktoren hinzutreten, um die Vielgestaltigkeit der Wedel an derselben Pflanze erklärlich zu machen und auf diese wechselnden Faktoren, nicht auf die gleichmäßig wirkende ererbte Voraussetzung ihrer Wirksamkeit, würde meines Erachtens bei der entwicklungsmechanischen Erklärung des Verhaltens der einzelnen Wedel hauptsächlich Gewicht zu legen sein.

Wenn wir unter den Formen Umschau halten nach Arten, bei denen unabhängig von äußeren Umständen verschiedene Wedelformen auftreten können, so zeigt sich, daß ganz allgemein bei den mit reicher verzweigten Wedelformen ausgestalteter Formen einfachere Jugendblätter gebildet werden. Das gilt auch für Pteris biaurita. Goebel[1]) hat den Nachweis geliefert, daß die Jugendblattform eine Hemmungsbildung ist, daß ihre Anlage den gleichen Entwicklungsgang einschlägt wie die Folgeblätter, aber auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen bleibt. Er hat auch gezeigt, daß solche Jugendblattformen auch an der erwachsenen Pflanze wieder auftreten können, wenn die Ernährung der Blattanlagen während ihrer Entfaltung unter das normale Maß herabsinkt. Es gelang ihm, diesen Rückschlag auf die Jugendform experi-

1) Goebel, Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Akad. der Wissensch. 1896, Bd. XXVI, Heft III.

mentell zu erzwingen, indem er durch ungünstige Außenbedingungen eine Schwächung der Versuchspflanzen hervorrief und damit einen Mangel an den Baustoffen, welche für die normale Ausbildung der Blätter die Voraussetzung bilden. Wenn also die Jugendform der Pteris biaurita dem Typus B unserer Serie in Fig. 3 entspräche, so würden sich die verschiedenen Wedelformen wohl als Rückschläge gegen die Jugendblattgestalt erklären lassen, wobei freilich der Umstand, daß die vom normalen Wedel am weitesten abweichenden Wedeltypen an Größe hinter ihnen nicht zurückstehen und wie jene reichlich fruktifizieren können, eine gewisse Schwierigkeit bieten würde. Aber dieser Erklärungsversuch wird schon dadurch hinfällig, daß die Voraussetzung nicht zutrifft. Die Jugendform der Pteris biaurita f. ludens zeigt die Gestaltverhältnisse der normalen Wedel. Ich habe bei meinem Besuch des Standortes auch ein junges Exemplar beobachtet und einen Wedel, der noch die Jugendform zeigte, eingesammelt. Seine Laubfläche ist in Fig. 5 nach einem Naturselbstabdruck in natürlicher Größe dargestellt. Der die Laubfläche an Länge übertreffende Wedelstiel ist der Raumersparnis wegen weggelassen. Leider ist das Exemplar nicht in allen Teilen vollständig, wie überhaupt manche der Wedel in meinem Material Verstümmelungen aufweisen. Das hängt damit zusammen, daß mein Besuch auf Ceylon in die letzte Zeit der Trockenperiode fiel, die Wedel also schon fast ein Jahr alt und den mancherlei Gefahren der ganzen Zeit der Dürre ausgesetzt gewesen waren. Aber man ersieht doch an der Fig. 5 ohne weiteres, daß die Endfieder wie die Seitenfiedern der Jugendform bis zu dem verschmälerten Endabschnitt mit Fieder-

Fig. 5. Jugendform des Wedels von Pteris biaurita ludens, nach Naturselbstdruck in natürlicher Größe.

abschnitten besetzt sind, wie sie der typischen Pteris biaurita zukommen, und daß die Fiederabschnitte an der Basis der Seitenfieder nicht an Größe hinter den nächstfolgenden zurückstehen. Daß auch in noch früheren Entwicklungsphasen die Jugendform der Wedel von Pteris biaurita nicht an die Form des Typus B der Serie erinnert, schließe ich aus einer Beobachtung, die ich vor 25 Jahren gemacht und in meiner Arbeit über Hexenbesen an tropischen Farnen[1]) mitgeteilt und durch eine naturgetreue Abbildung belegt habe. Ich fand an einem durch Taphrina Laurencia hervorgerufenen Adventivsproß an Pteris biaurita einen Erstlingswedel, der von der Infektion freigeblieben war und die normale Form der Erstlingswedel aufwies. Das Präparat, welches mir zur Vorlage für die Fig. 6 auf Taf. XIII bei jener Arbeit gedient hatte, ist noch in meinem Besitz. Eine erneute Vergleichung ergab, daß jene Figur auch mit Rücksicht auf die hier vorliegende Frage hinreichend genau wiedergegeben ist. Die Laubfläche dieses Erstlingswedels ist kaum 1 cm lang. Die Seitenfiedern lassen aber schon das Auftreten der Fiederabschnitte deutlich erkennen und erinnern nicht im geringsten an die mit gleichmäßigem schmalem Laminarsaum versehenen Seitenfiedern des Typus B unserer Wedelserie. Damit dürfte die Vermutung, daß die abnormen Wedel der forma ludens Rückschlagsbildungen zur Jugendform seien, einwandfrei abgewiesen sein.

Bei sehr zahlreichen Farnarten steht ein Dimorphismus der Wedel mit der Fruktifikation in Zusammenhang. Im periodischen Wechsel werden sterile und fertile Wedel gebildet, die oft in der Ausgestaltung der Laubfläche der Wedel sehr weitgehende Unterschiede aufweisen. Ein solcher Zusammenhang existiert aber bei Pteris biaurita f. ludens nicht. Ich besitze von allen neun Typen, die in der Fig. 3 dargestellt sind, fruktifizierende Wedel. Daneben sind von den Typen A, 1, 2, 6, 7 und B auch sterile Wedel vorhanden.

Man wird auch die Heterophyllie, welche bei den Platyceriumarten und den Humus sammelnden tropischen Polypodien in so ausgezeichneter Weise ausgebildet ist[2]), nicht zum Vergleiche heranziehen können. Die Arbeitsteilung, welche zwischen dem Humus sammelnden Blattgrund und dem fruktifizierenden oberen Wedelabschnitt des Polypodium Heracleum eingetreten ist, hat bei ihnen zur Entstehung zweier verschiedener Blattformen geführt, die von der Pflanze abwechselnd, aber ohne bestimmte Reihenfolge gebildet werden. Ein solcher Zusammen-

1) Flora, Ergänzungsband zu Jahrg. 1892, Bd. LXXVI, pag. 130.
2) Vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I, pag. 216 f.

hang zwischen Arbeitsteilung und Blattgestalt existiert bei Pteris biaurita ebensowenig als das serienweise abwechselnde Auftreten der normalen und der abnormen Wedel bei ein und demselben Exemplar.

Es gibt einige Farne — Polypodium phymatodes L. ist ein typischer Vertreter dieser morphologischen Gruppe — deren Wedel von einfachen ungeteilten Flächen durch mancherlei Zwischenformen bis zu regelmäßigen gefiederten oder fiederteiligen Laubflächen variieren. In Fig. 6 sind vier ausgewachsene Wedel aus meiner Sammlung in starker Verkleinerung photographisch dargestellt. Man erkennt bei ihnen unschwer, daß Größe und Gestalt der Wedel in einem geraden Verhältnis stehen; je größer die Gesamtfläche, desto reichlicher und damit regelmäßiger ist die Verzweigung der Fläche. Man geht wohl nicht fehl, wenn man die Vielgestaltigkeit in diesen Fällen mit Ernährungsverhältnissen in Zusammenhang bringt. Je üppiger das Wasser und die Baustoffe der Wedelanlage zuströmen, desto kräftiger und leistungsfähiger wird der Wedelstiel ausgebaut, je reichlicher der junge Wedel mit Wasser und Nährstoffen versorgt ist, desto öfter und regelmäßiger gewinnt sein Vegetationspunkt die Kraft, die Anlage einer seitlichen Verzweigung abzugliedern und desto länger bleiben die Spitzen der Blattabschnitte in wachstumsfähigem Zustande.

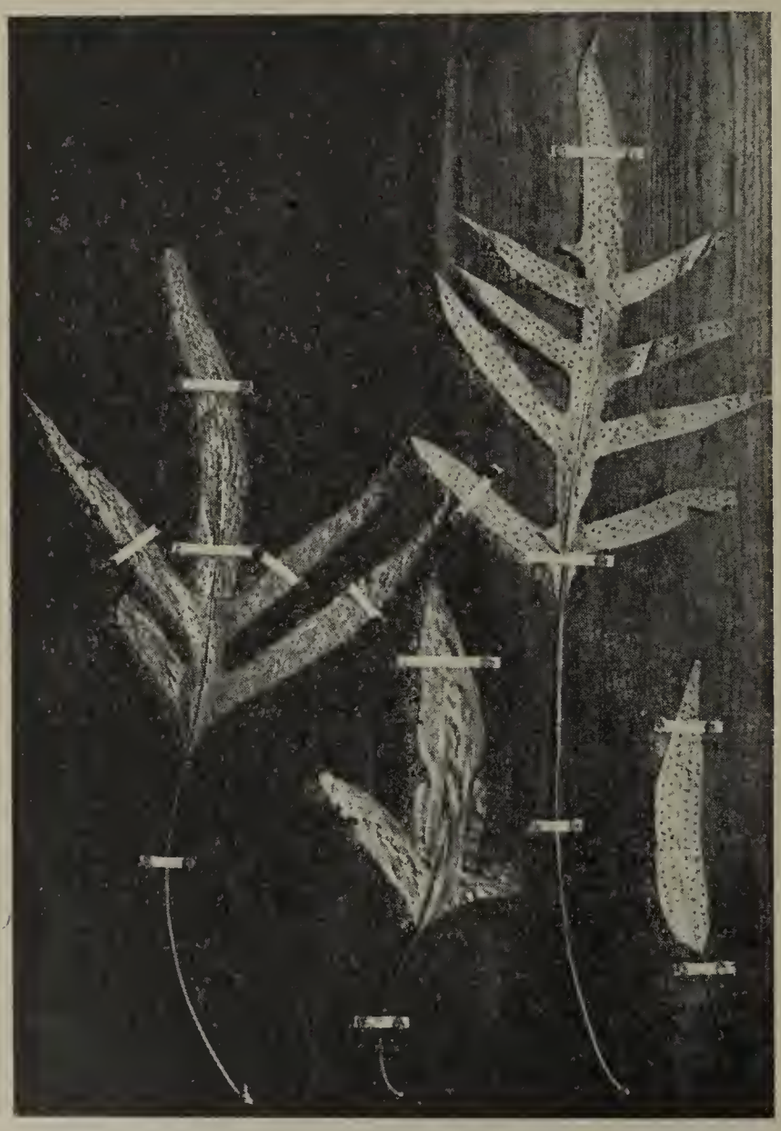

Fig. 6. Vier verschiedene ausgewachsene Wedel von Polypodium phymatodes auf $^1/_9$ verkleinert.

Im Grunde genommen, könnte man die einfacheren Wedel des Polypodium phymatodes auch als Jugendformen ansprechen, wenn nicht ihre reichliche Fruktifikation sie als voll entwickelte Wedelformen legi-

timierte. Wir können das Verhalten wohl in folgender Weise deuten: Bei den meisten Farnen wird vor der Reife zur Sporenerzeugung das Höchstmaß der dem Typus möglichen vegetativen Entfaltung erreicht, oder was dasselbe sagt, die Konstellation der inneren Faktoren, welche die höchstmögliche Gliederung der Wedel ermöglicht, ist eine Vorbedingung für das Eintreten der Fertilität. Bei Polypodium phymatodes aber und den Arten, die das gleiche Verhalten zeigen, tritt die Fertilität schon bei einer minder günstigen Konstellation der Bedingungen ein als die höchst erreichbare Gliederung des vegetativen Apparates.

Wir haben also bei der Gruppe Phymatodes in der Tat etwas Ähnliches wie bei Pteris biaurita f. ludens. Nur dürfen wir den Vergleich nicht auf die ganzen Wedel der f. ludens beziehen; denn bei ihnen bleibt, wie wir gesehen haben, die Gliederung durch die ganze Serie so gleichmäßig, daß sie in allen Fällen der Diagnose der Pteris biaurita entspricht. Stellen wir aber die einzelnen Fiedern der Pteris-Wedel den Wedeln des Polypodium phymatodes gegenüber, so gewinnt der Vergleich, und wir können die Erwägungen, die wir für das Verhalten der Phymatodes-Wedel angestellt haben, auch für die Fiedern der Pteris-Wedel gelten lassen. Bei dem Typus A unserer Serie haben alle Fiedern das Maß der vegetativen Gliederung erreicht, das überhaupt der Art infolge ihrer erblichen Eigenschaften möglich ist. Bei den Zwischenformen und dem Typus B wird dieses Höchstmaß der vegetativen Gliederung der einzelnen Fieder nicht erreicht, ohne daß dadurch die Entwicklung der Fertilität hintangehalten würde.

Es liegt nahe wie bei Polypodium phymatodes so auch bei den Wedelfiedern von Pteris biaurita f. ludens das Zurückbleiben der Gliederung hinter dem für die Art charakteristischen Höchstmaß mit ernährungsphysiologischen Verhältnissen in Zusammenhang zu bringen. Um einen Einblick in diese Verhältnisse zu bekommen ist es nötig, etwas näher auf den Entwicklungsvorgang einzugehen.

Die wesentlichsten Züge im Entwicklungsgang der Farnwedel sind durch zahlreiche Untersuchungen älterer Autoren einigermaßen klargestellt worden. Eine hervorstechende Besonderheit gegenüber der Blattentwicklung der Blütenpflanzen besteht bei den meisten Farnen darin, daß die Entwicklung streng akropetal fortschreitet, daß die Basis der Anlage, also der Wedelstiel, zuerst in den Zustand des Ausgewachsenseins übergeht. Damit ist ein wesentliches Moment der endlichen Formgestaltung, die Maximalgröße, welche die Wedeloberfläche bei übrigens günstigen Entwicklungsbedingungen erreichen kann, im voraus festgelegt. Die verdunstende Oberfläche kann auch unter

den denkbar besten, das Wachstum der Wedelfläche begünstigenden Umständen nicht größer werden, als der Wasserzustrom durch den zuerst ausgewachsenen Wedelstiel gestattet. Der unterhalb der Laubausbreitung gemessene Querschnitt des Wedelstiels oder richtiger des in ihn verlaufenden Leitungsgewebes muß demnach zur Gesamtausbreitung der ausgewachsenen Laubfläche in einem bestimmten Größenverhältnis stehen. Dieselbe Gesetzmäßigkeit gilt natürlich auch für die einzelnen Abschnitte des Wedels. Die Gesamtfläche einer Seitenfieder von Pteris biaurita kann demnach niemals größer werden, als daß ihr Bedarf an Wasser zum Ersatz des Transpirationsverlustes durch den Zustrom gedeckt werden kann, den das vor der Beendigung ihres Wachstums ausgebildete Stielchen an ihrer Basis gestattet.

Das Wachstum und die erreichbare Endgröße der einzelnen Seitenfieder ist ferner abhängig von dem Vorhandensein der organischen Baustoffe und der organischen Substanzen, die ihre lebenden Zellen als Atmungsmaterial nötig haben. Es liegt auf der Hand, daß das organische Material für die erste Anlage einer Seitenfieder von der Rachis aus zugeführt werden muß. Sobald aber an der jungen Seitenfieder Assimilationsparenchym entfaltet worden ist, wird das durch eigene Arbeit erworbene organische Material zu dem von der Rachis aus zugeführten hinzukommen. Die Menge der durch die eigene Assimilation gewonnenen organischen Stoffe steigert sich entsprechend dem Flächenzuwachs der Fieder. Der Bedarf an organischem Material für die Atmung steigert sich annähernd in gleichem Verhältnis. Da die Produktion den Verbrauch durch Atmung übersteigt, so gelangt die sich weiter entwickelnde Seitenfieder zu immer günstigerer Versorgung seiner Wachstumszone mit organischen Baustoffen, je größer sie wird. Wenn trotzdem die Wachstumsenergie der Fieder gegen die Spitze hin geringer wird und schließlich erlischt, so kann dafür nicht ein Mangel an Baustoffen die Ursache sein, sondern lediglich die durch die Wegsamkeit des Stielchens begrenzte Menge des Wassers und der in ihm enthaltenen anorganischen Rohnahrung.

Die von den Assimilationsflächen gebildeten organischen Substanzen werden demnach, wenn die wachstumsfähigen Teile der Fieder wegen der geringer werdenden für die Neubildung von Zellen disponibelen Wassermenge ihr Wachstum einschränken und endlich ganz einstellen, sich in der Fieder anhäufen oder zur Rachis des Wedels abfließen.

Es erhebt sich die Frage, ob neben den erblichen, für die Art spezifischen Eigenschaften der Zellen und den soeben besprochenen

quantitativen Verhältnissen der Versorgung des wachsenden Gewebes mit Wasser und organischen Baustoffen auch noch die Qualität der zugeführten oder selbstgebildeten organischen Substanzen für die Formgestaltung der heranwachsenden Seitenfieder eine ausschlaggebende Bedeutung besitzt. Für die Gewebedifferenzierung, also für die Ausbildung des Assimilationsparenchyms, für die Anlage und Entwicklung der Sporangien u. a. ist die Bildung von qualitativ verschiedenen Baustoffen eine unentbehrliche Voraussetzung. Wenn wir aber unser Augenmerk zunächst lediglich auf die Formbildung durch das Wachstum richten, so hindert uns vorerst nichts an dem Versuch, ob wir bei der Erklärung ohne die Annahme solcher spezifisch formbestimmender Substanzen auskommen.

Die Wachstumsvorgänge, durch welche die Anlage der Fiedern des Wedels von Pteris biaurita und vieler anderen Arten zu der Endgestalt übergeführt wird, sind zweierlei Art; wir können sie als Scheitelwachstum und als Flächenwachstum unterscheiden. Das erstere läßt sich bei den meisten Formen auf das Funktionieren einer Scheitelzelle zurückführen, während das letztere auf Randzellwachstum beruht. Ich will hier auf die anatomischen Unterschiede der beiden Entwicklungsvorgänge nicht näher eingehen und mich mit der auch makroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheit begnügen. Das Scheitelwachstum führt zur Entstehung einer mehr oder minder kräftigen Blattader. Mit ihm steht das Auftreten von Verzweigungen in entwicklungsgeschichtlichem Zusammenhang. Die dadurch gebildeten Seitenscheitel zeigen das gleiche Verhalten wie der Hauptscheitel der Fieder. Durch das Scheitelwachstum wird demnach die Gliederung der Fiedern bestimmt. Das Flächenwachstum tritt an den Flanken der durch das Scheitelwachstum gebildeten Rippen auf. Es führt zur Entstehung eines schmalen Laminarsaumes an beiden Seiten aller unverzweigten Abschnitte der Rippen und wird in gleichmäßigen Abständen von einfachen oder ein- bis zweimal gegabelten Nervillen durchzogen, die sich an die Leitbahnen der Blattrippe anschließen. Das Flächenwachstum ist aus inneren Gründen begrenzt, es geht nicht über ein gewisses Maß hinaus, selbst wenn die Zufuhr von Wasser und Baustoffen am günstigsten sind. Der Laminarsaum hat infolgedessen an der ganzen Fieder von der Basis bis zur Spitze die gleiche Breite und die Nervillen sind nicht zahlreicher und erfahren keine kräftigere Ausbildung, wenn sie von der kräftigsten basalen Partie der Hauptrippe ausgehen, als wenn sie an das stark verschmälerte Ende einer Seitenrippe angeschlossen sind.

Bei den abnormen Fiedern der forma ludens zeigt auch überall das Flächenwachstum, d. h. die Ausbildung des Laminarsaumes an den Flanken der unverzweigten Teile der Rippen das gleiche Verhalten wie bei den typischen Formen der Pteris biaurita. Nur die Gliederung der Fiedern, d. i. der Verzweigungsmodus der durch das Scheitelwachstum gebildeten Rippen, weicht von der Norm ab. Daß aber diese Gliederung von der Menge des zuströmenden Wassers nicht unabhängig ist, läßt sich daraus ableiten, daß die auch am normalen Wedel letzten Verzweigungen gegen die Fiederspitze schwächer angelegt sind und kürzer bleiben als die vorhergehenden.

Neben der Abhängigkeit von dem gegen das Ende des Entwicklungsverlaufes geringer werdenden Wasserzustroms wirken Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Gliedern formbestimmend mit. Man kann diesen Zusammenhang in folgender Weise auffassen. Um eine seitliche Verzweigung bilden zu können, bedarf der fortwachsende Scheitel der Wedelfieder einer gewissen Mindestmenge von gewissen Baustoffen. Sinkt die Zufuhr unter diese Mindestmenge herab, so unterbleibt die Verzweigung. Bei der Fieder des normalen Wedels ist die Voraussetzung für die Verzweigung sehr bald nach dem begonnenen Wachstum der Scheitelanlage gegeben, und zwar verhalten sich die beiden Flanken der Anlage in sofern verschieden, als in der Regel die erste Verzweigungsanlage an der basalwärts gerichteten Flanke eintritt, was mit der unsymmetrischen Ausbildung des im Querschnitt hufeisenförmigen Leitbündels der Fiederanlage in Zusammenhang stehen mag. Auch die oben bereits konstatierte Tatsache, daß im allgemeinen die basalwärts gerichteten Fiederabschnitte etwas länger sind, kann durch diese Asymmetrie des Leitbündels erklärt werden.

Die an dem Hauptscheitel angelegten Seitenscheitel wirken als Konkurrenten, die den Hauptscheitel in bezug auf die Versorgung mit den die Verzweigung bedingenden Baustoffen beeinträchtigen und zunächst die unmittelbare Neubildung weiterer Verzweigungsanlagen an dem Hauptscheitel hintanhalten.

In dem Maße, als die Zuführung der nötigen Baustoffe gefördert wird, erlangt der Hauptscheitel nach einiger Zeit wieder die Befähigung zur Verzweigungsanlage. Das Spiel wiederholt sich und führt zu dem gleichmäßigen Rhythmus, dem die regelmäßige Fiederung der Wedelfiedern ihren Ursprung verdankt. Da die Verzweigungsanlagen an der basalwärts gerichteten Flanke der Fiederanlage wegen der Asymmetrie des Leitbündels etwas kräftiger ausfallen als an der apikalen Flanke so ist es erklärlich, daß an dieser Seite der Fieder der Wiedereintrit

der Verzweigungsmöglichkeit an dem Hauptscheitel um ein Geringes länger hinausgeschoben wird. Die Verzögerung in dem Auftreten der ersten Verzweigung an der apikalen Flanke der Fieder wird dadurch häufig in der Weise ausgeglichen, daß im mittleren Teil der Fiedern die Fiederabschnitte annähernd genau gegenständig werden und gegen die Spitze hin die Anlage der apikalen Verzweigung vor der entsprechenden Verzweigungsanlage der anderen Flanke auftritt. Daß dieses Verhältnis nicht die ausnahmslose Regel bildet und manchmal sogar ins Gegenteil verkehrt ist, spricht gewiß dafür, daß dieses Moment der Formgestaltung nicht auf einer erblich fixierten Eigentümlichkeit der Art beruht, sondern von inneren, vom Zufall abhängigen Konstellationen quantitativer Natur bedingt wird.

Auf die abnormen Wedelfiedern der forma ludens übertragen, würde die Erklärung also lauten: Aus inneren Ursachen, welche durch anatomische Verhältnisse und durch quantitative Beziehungen der Baustoffbildung erklärbar sind, besitzen die Scheitel der Fiederanlagen anfänglich die materielle Beschaffenheit, auf welcher die Verzweigung beruht, nur in verringertem Grade oder überhaupt nicht. Im ersteren Falle erscheinen die Fiederabschnitte an der Basis der Fieder kleiner als normal (Fig. 4 b, c), im letzteren Falle bleibt die Basis der Fiedern ungefiedert (Fig. 4 d—k). Wenn im weiteren Verlauf der Entwicklung die Versorgung des Scheitels über das für die Verzweigung erforderliche Mindestmaß steigt, so treten noch seitliche Fiederabschnitte in mehr oder minder regelmäßiger Folge auf (Fig. 4 d—i). Kürzere oder längere Zeit bevor der Scheitel sein Wachstum einstellt, sinkt seine Versorgung mit Baustoffen wieder unter das für die Verzweigung erforderliche Mindestmaß herab, was die Entstehung eines kürzeren oder längeren ungefiederten Endabschnitts zur Folge hat (Fig. 4 b—i). Bei Fiedern, welche die Form k in der Fig. 4 aufweisen, wird das Mindestmaß der Versorgung des Scheitels mit den für die Verzweigung nötigen Baustoffen überhaupt nicht erreicht.

Welche inneren, anatomischen und physiologischen Faktoren für die unzureichende Versorgung des Scheitels der Seitenfiedern an diesen abnormen Pteriswedeln verantwortlich zu machen sind, muß zunächst dahin gestellt bleiben. Es fragt sich auch, ob die oben entwickelten Anschauungen von dem formbestimmenden Einfluß des anatomischen Baues des Wedelstiels, der Beziehung zwischen der Gestalt und der Versorgung des Scheitels mit Wasser und Baustoffen und der direkten korrelativen Beeinflussung der neuentstehenden Teile durch die vorher

entstandenen, ohne weiteres auf die Gestaltbildung des ganzen Farnwedels übertragen werden können; ob vielleicht in ihnen der Schlüssel gefunden werden kann für die überraschende Tatsache, daß in den verschiedensten durch ihre Sorusbildung sicher unterschiedenen phylogenetischen Gruppen der Farne die gleichen Gestalten des vegetativen Apparates wiederkehren.

Für diese allgemeinen Fragen von weittragender Bedeutung erhoffe ich mir eine exaktere Beantwortung von anatomischen und experimentellen Untersuchungen, die ich vor einiger Zeit in Angriff genommen habe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Giesenhagen Karl (Carl) Friedrich Georg

Artikel/Article: Über einen seltsamen Farn der Flora von Ceylon 294-316