Über Knospenbildung an Farnblättern.

Von **Walter Kupper.**

(Mit 47 Figuren.)

Die Knospenbildung an Farnen ist ein seit Jahrzehnten vielfach behandeltes Gebiet. Die älteren Autoren (Kunze, Braun, Hofmeister, beschäftigten sich zunächst hauptsächlich mit den Ausläufern einiger Nephrolepis-Arten und von Struthiopteris germanica, die aus Knospen an oder neben den Blattbasen entstehen, und dann mit den Seitenknospen der Farne überhaupt (Hofmeister, Karsten, Stenzel, Mettenius). Als solche wurden die an Sprossen und Blattbasen auftretenden Knospen bezeichnet im Gegensatz zu den durch Gabelung zustande gekommenen Verzweigungen. Hofmeister rechnete allerdings die auf den Blattbasen stehenden Knospen nicht zu den Seitenknospen, sondern faßte sie als Adventivknospen auf; aber Karsten, Stenzel und Mettenius wiesen nach, daß dieselben als Gabeläste oder als Seitenknospen am Grunde der Blattstiele vom Stamm ihren Ursprung nehmen und nur mit jenen eine kürzere oder längere Strecke emporwachsen, so daß sie nachher wie Adventivknospen am Blattstiel aussehen. Während Stenzel diejenigen von Aspidium filix mas und Aspidium aculeatum var. vulgare Döll. noch als wirklich blattstielständige Knospen gelten ließ, machte Mettenius keinen Unterschied zwischen diesen und den andern Fällen und deutete nur noch diejenigen Knospen als adventive, welche ebenso unabhängig von den Blattbasen wie die durch Dichotomie entstandenen Sprosse, als Neubildung unter dem Vegetationspunkt der Hauptachse entstehen.

Durch Heinrichers Untersuchungen wurde dann die Entwicklungsgeschichte der Knospen auf der Blattspreite von Asplenium bulbiferum Forst. und einigen andern Farnen bekannt.

Lachmann beobachtete die Umwandlung von Wurzeln in Sprosse bei Asplenium esculentum Kr. Rostowzew führte den genaueren Nachweis dieser Umwandlung für den genannten Farn und für einige Platycerium-Arten (Platycerium Willinkii, alicorne Desv., Stemmaria Desv., Hilli Moore), und ergründete auch die Art der Entstehung der seitlichen Knospen an den Wurzeln von Ophioglossum vulgatum L.

Die Knospen von Cystopteris bulbifera, die in biologischer Hinsicht von Interesse sind und schon von Matouschek beschrieben waren, wurden ebenfalls von Rostowzew von den jüngsten Stadien ihrer Entwicklung an verfolgt, und Sadebeck schilderte endlich die auffallend geformten, rhizomartigen Knospen an den Wedeln von Phegopteris sparsiflora Hk.

So hatte sich im Lauf der Jahre eine ansehnliche Literatur über die Knospenbildung an Farnen angesammelt, und es waren eine Anzahl sehr interessanter Verhältnisse bekannt geworden. Besonders die Fälle mit ausgesprochenen Anpassungen an besondere Lebensbedingungen fesselten die Aufmerksamkeit.

Sonderbarerweise waren aber einige der merkwürdigsten Formen der Knospenbildung an Farnblättern bis vor kurzem ganz unbeachtet geblieben, nämlich die Entstehung von Knospen an der Spitze von Farnblättern unter gleichzeitiger Verlängerung der Rhachis über die Fiedern hinaus und das Vorkommen von fiederlosen knospenden Ausläuferblättern.

Goebel[47]) zeigte an Adiantum Edgeworthii Hk., daß die Stammscheitelzelle der Knospen dieses Farnes direkt aus der Scheitelzelle des Mutterblattes hervorgeht, so daß man hier von der Umwandlung eines Blattes in einen Sproß sprechen könnte. Auch die Ausläuferblätter wurden von Goebel[49]) zuerst als solche erkannt und für Asplenium obtusilobum Hk. und Asplenium Mannii Hk. nachgewiesen.

Zweck der vorliegenden Arbeit war es, die Entwicklung der Spitzenknospen an Adiantum Edgeworthii weiter zu verfolgen, einige andere Fälle der Knospenbildung an Blattspitzen zu untersuchen und hauptsächlich auch klarzulegen, wie die Anlage der Knospen an den Blattausläufern vor sich geht.

Im Anschluß an diese Untersuchungen suchte ich dann an Hand des im Münchner Kryptogamenherbar vorhandenen Materials und der Literatur einen Überblick über die Verbreitung der Knospenbildung an Farnblättern überhaupt zu gewinnen, und das meiner Arbeit beigegebene Verzeichnis der aufgefundenen Fälle ist vielleicht geeignet, eine vorläufige Orientierung zu ermöglichen, bis wir durch weitere Bearbeitung eines umfassenderen Materials ein klares Bild gewinnen können.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit im pflanzenphysiologischen Institut zu München von Februar 1904 bis Februar 1906 ausgeführt wurde.

Für das reiche Material, das mir Herr Professor Goebel aus den Gewächshäusern des Gartens, sowie aus dem Herbar zur Verfügung stellte, und ganz besonders für das nie ermüdende Interesse, das er meinen Bestrebungen entgegenbrachte, und die immer aufs neue anregenden Ratschläge sage ich ihm meinen aufrichtigen, herzlichen Dank.

Adiantum Edgeworthii Hook.

Die Knospen dieses zierlichen asiatischen Farns, der als Epiphyt an beschatteten Baumstämmen wächst, entstehen am Ende einer peitschenförmigen, fiederlosen Verlängerung der Blattrhachis, die weit überhängt und die Adventivknospe auf der Unterlage absetzt. Diese merkwürdige Erscheinung, die bei einer ganzen Anzahl von Adiantumarten in gleicher Weise auftritt, konnte natürlich der Aufmerksamkeit der Botaniker nicht entgehen. Schon Hooker[2]) nannte alle mir bekannt gewordenen Fälle bis auf Adiantum capillus junonis Rupr. und das erst später gefundene Ad. Schweinfurthii Kuhn. und faßte sie zu einer besonderen Gruppe zusammen. Auch in der Synopsis filicum von Hooker und Baker finden wir diese „radicantes-group“ unter der Überschrift: „the rhachis often elongated and taking root at the apex“. Die Bildung der Wurzeln ist also hier besonders hervorgehoben, während das Wichtigere, die Anlage von Knospen, nicht erwähnt wird und wohl oft übersehen wurde. Allerdings fallen ja an jungen Stadien die Wurzeln besonders auf, da sie von der jungen Pflanze zuerst gebraucht werden und darum den andern Organen in der Entwicklung vorauseilen. Aber es bleibt trotzdem bezeichnend und beweist den Mangel an biologischem Interesse bei den älteren Systematikern, daß die leicht erkennbaren Tatsachen in dieser Weise ungenau zum Ausdruck gebracht wurden.

Die Entstehung der Knospen wurde erst durch Goebel[47]) untersucht. Er suchte festzustellen, ob sie wirklich an der Spitze des Blattes sich bilden oder nur in deren unmittelbarer Nähe, und gelangte zu dem Resultate, daß der Sproßscheitel der Knospe direkt aus der Scheitelzelle des Blattes entsteht, so daß hier die Knospe als terminale Neubildung auftritt.

Ich hatte also für diesen Fall nur die Aufgabe, eine Nachuntersuchung vorzunehmen und wenn möglich die Entwicklung weiter zu verfolgen. Es kann gleich hier schon angeführt werden, daß meine Resultate mit denen Goebels in allen Punkten übereinstimmen.

Das Blatt von Ad. Edgeworthii wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, die von zwei gewölbten Seitenflächen gegen die letzten

Segmente abgegrenzt ist und eine ebenfalls gewölbte zweispitzige Außenfläche besitzt, der wir im folgenden hauptsächlich unser Augenmerk zuwenden müssen, da sich die Teilungsvorgänge in der Scheitelzelle an ihr besonders leicht erkennen lassen. Die Scheitelzelle ist, wie bei andern Farnen, so orientiert, daß die Medianebene des Blattes die Längsachse der Außenfläche in sich aufnimmt. Aus den Segmenten, die zwei regelmäßige Längsreihen bilden und deren Mittelstücke zu Randzellen werden, sprossen die Fiedern hervor. Bei einzelnen Blättern, wahrscheinlich bei den ersten jeder Vegetationsperiode, geht die Scheitel-

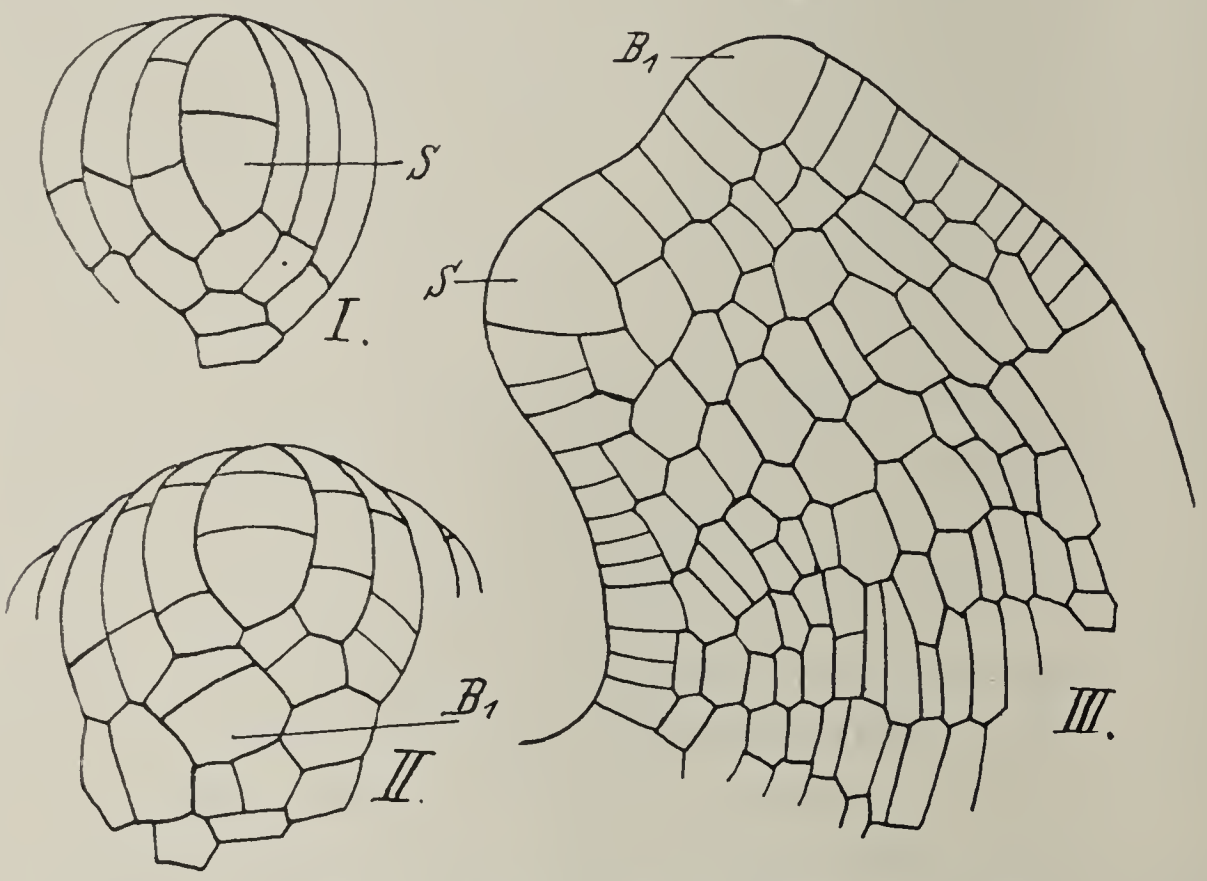


Fig. 1. Adiantum Edgeworthii: Entstehung einer Knospe an der Spitze eines Blattes. *I* Erste Teilung in der Blattscheitelzelle. *S* Sproßscheitelzelle der Knospe. *II* Blattscheitelzelle mit zwei Querwänden. B_1 Stelle, an der das erste Blatt entsteht. *III* Längsschnitt durch eine Blattspitze mit Knospenanlage. *S* Sproßscheitelzelle. B_1 erstes Blatt der Knospe.

zelle unmittelbar nach der Anlage der letzten Seitenfieder in Randwachstum über und es entsteht eine Endfieder. Bei allen andern Blättern aber erfährt sie noch einige wenige regelmäßige Teilungen Dann stellt sie ihre Tätigkeit als Blattscheitelzelle ein und es tritt in ihr eine antikline Querwand auf, die die Seitenwände und die Außenwand rechtwinklig trifft. (Fig. 1 *I* und Goebel[47]), Fig. 302.)

Damit ist bereits der erste äußerlich sichtbare Schritt zur Knospenbildung getan. Diese Teilung erfolgt außerordentlich früh, zu einer Zeit, wo das ganze Blatt samt der eingerollten Spitze nur einige Millimeter mißt, trotzdem schon alle seine Teile angelegt sind und nur noch ausgestaltet werden müssen.

Die Blattscheitelzelle ist durch die entstandene Wand in zwei annähernd gleich große Hälften zerlegt worden, die beide dreiseitig-pyramidale Gestalt haben. Eine von ihnen ist von nun ab Sproßscheitelzelle der Knospe und zwar ist es nach meinen Beobachtungen immer die obere, der Konkavseite der Rhachis zugekehrte.

Der Blattscheitel ist also direkt zum Sproßscheitel geworden. Es wurden auch verschiedene Blattscheitelzellen gefunden, in denen zwei

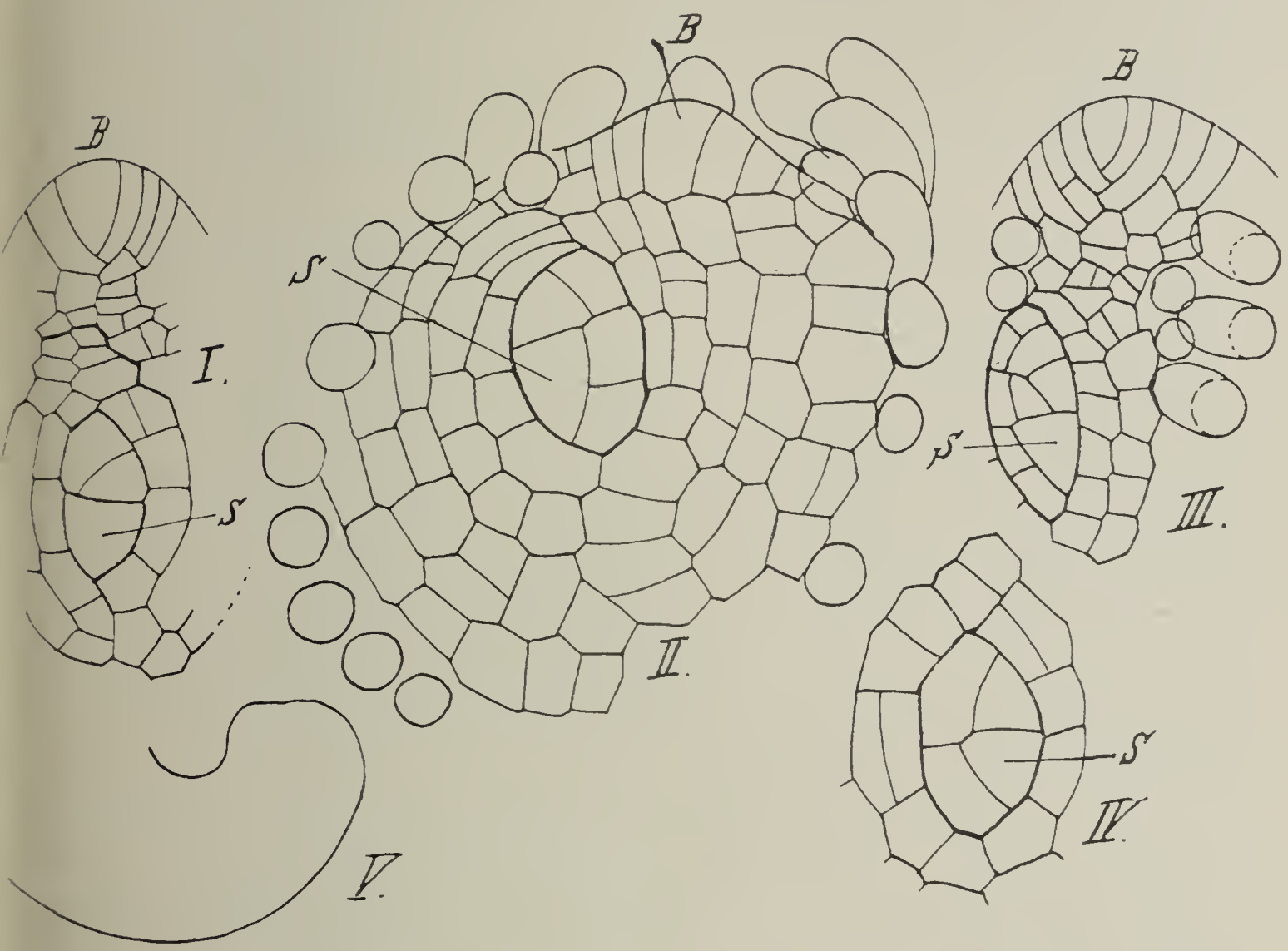


Fig. 2. Blattspitzenbürtige Knospenanlagen, zum Teil mit Anlage des ersten Blattes. *I* Adiantum Edgeworthii. *II* Ad. caudatum. *III* Ad. capillus junonis. *IV* Ad. lunulatum. *V* Seitenansicht von *II* im Umriß (schwach vergrößert). *S* Sproßscheitelzelle in der aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandenen Zellgruppe (diese mit stärkeren Umrissen). *B* erste Blattanlage, unabhängig vom Stammscheitel entstanden.

Querwände vorhanden waren. Vielleicht geht hier die Sproßscheitelzelle aus dem Mittelstück hervor; wahrscheinlicher erscheint mir aber, daß auch in diesen Fällen die dreiseitige Zelle auf der Konkavseite Sproßscheitelzelle wird und die zweite Querwand nur als erste Teilung im anderen etwas größer ausgefallenen Stück der Blattscheitelzelle aufzufassen ist. Die Spitze der Rhachis fängt nun an, sich beträchlich zu verdicken, wobei besonders die Unterseite ein gesteigertes Wachstum zeigt, so daß der junge Knospenscheitel mehr und mehr auf die Oberseite der Blattspitze

verlagert wird. Auf der Konvexseite wölbt sich in der Nähe der früheren Blattscheitelzelle, deren Gestalt noch lange erkennbar bleibt, eine Gruppe von Zellen auffallend vor. Dieser kleine Zellhöcker (Fig. 1 *II*), der vom Sproßscheitel durch eine sich fortwährend vertiefende Einbuchtung getrennt ist, zeigt auf seiner höchsten Stelle bald eine ungewöhnlich große Zelle, die rasch aufeinander folgende Teilungen erfährt, durch die sie zu einer zweischneidigen Blattscheitelzelle umgestaltet wird. Dies ist die Anlage des ersteren Blattes der Knospe (Fig. 2). Dieses entsteht somit nicht etwa aus einem Segmente der neugebildeten Sproßscheitelzelle, sondern außerhalb der früheren Blattscheitelzelle aus dem meristematischen Gewebe der Spitze des Mutterblattes (Goebel[47], p. 449).

Die Entfernung der Blattanlage vom Knospenscheitel schwankt etwas. In Fig. 2 *I* können wir noch deutlich zwei Segmente am Scheitel des Mutterblattes erkennen und das junge Blatt scheint im dritten oder vierten Segment zu entspringen, während es in anderen Fällen (Fig. 1 *II*) sich näher am Vegetationspunkt der Knospe bildet. Bei Adiantum Edgeworthii baut sich also nicht die ganze Adventivknospe aus den Segmenten der Sproßscheitelzelle auf, wie es z. B. nach Heinricher[20]) bei Asplenium bulbiferum Forst. der Fall ist, sondern die ganze Spitze des Mutterblattes besteht aus embryonalen Gewebe, und der Sproßscheitel und das erste Blatt werden an ihr getrennt nebeneinander und fast gleichzeitig gebildet, ganz analog wie die ersten Organe der Keimpflanze am Embryo entstehen.

Das junge Blatt stellt sich von Anfang an in die Verlängerung des Mutterblattes, und es sieht deshalb später ganz so aus, als ob dieses ununterbrochen weiter gewachsen wäre und die Knospe sich auf seiner Oberseite gebildet hätte (Fig. 3 und Goebel[47]).

Die erste Wurzel entsteht endogen auf der Unterseite des Mutterblattes, dem Vegetationspunkte der Knospe gerade gegenüber. Die Wurzelanlage scheint gewöhnlich in der dritten Zelllage sich zu bilden und bleibt noch einige Zeit von den beiden äußersten Zelllagen bedeckt (Fig. 3).

Diese Vorgänge haben sich alle bereits abgespielt, wenn das Mutterblatt erst etwa 2 cm lang geworden ist und seine ersten Fiedern zu entfalten beginnt. Die junge Knospe liegt also immer noch im Mittelpunkt der schneckenförmigen Einrollung der Blattspindel. Sie ist hier vorzüglich gegen alle schädigenden äußeren Einflüsse geschützt, denn sie ist nicht nur von mehreren Windungen der Rhachis umschlossen, sondern zu beiden Seiten von sämtlichen Fiedern bedeckt,

die der eingerollten Blattspindel dicht anliegen und so angeordnet sind, daß jede von ihnen alle jüngeren schützt. Da sich nun die Fiedern

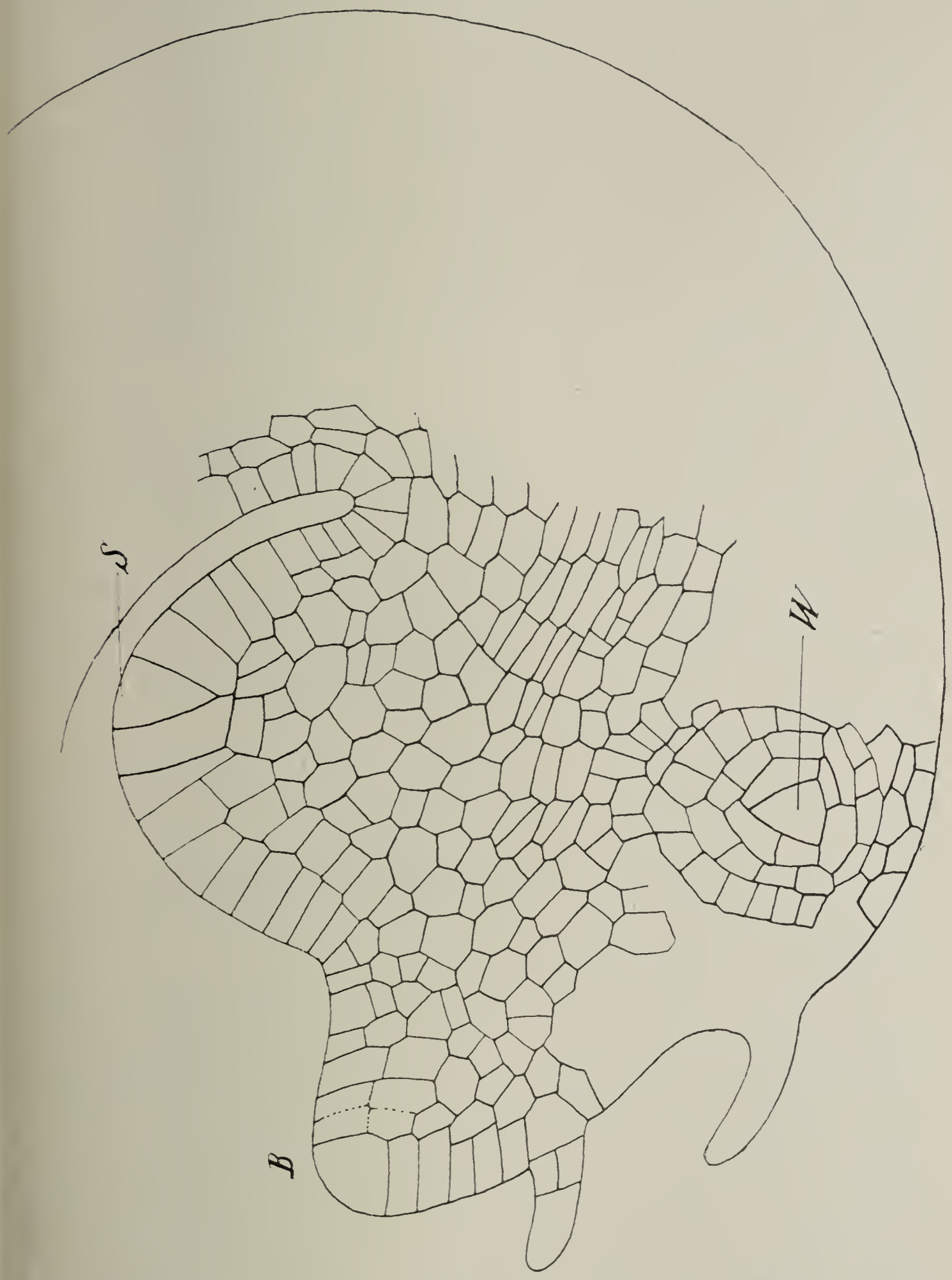


Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Knospe von Adiantum Edgeworthii (aus drei Mikrotomschnitten kombiniert). *S* Sproßscheitelzelle, *B* erstes Blatt der Knospe, das scheinbar die Fortsetzung des Mutterblattes bildet, *W* erste Wurzelanlage, endogen in der dritten Zelllage entstanden.

auszubreiten anfangen und das Blatt sich abrollt, erhält die junge Knospe ein neues Schutzmittel in Gestalt von zahlreichen Haaren. die namentlich im Umkreis des Vegetationspunktes und des jungen Blattes auftreten und von allen Seiten her dieselben überdecken. Sie erschweren die Untersuchung der älteren Stadien ungemein; die Entwicklung der Knospe konnte aber trotzdem noch einen Schritt weiter verfolgt werden.

Während das erste Blatt sich lebhaft entwickelt, macht der Sproßscheitel nur geringe Fortschritte. In der Sproßscheitelzelle tritt endlich die erste Teilung ein, indem eine Wand parallel zu einer der Seitenwände entsteht (Fig. 2—5). Dadurch wird das erste Segment abgeschnitten. Eine weitere Segmentierung wurde aber an keiner der freipräparierten Knospen beobachtet. Die Teilungen der Knospenscheitelzelle erfolgen also äußerst langsam. Die andere Hälfte der ursprünglichen Blattscheitelzelle hat sich inzwischen mehrmals geteilt. Da die neuen Wände fast immer annähernd parallel zu einer Seitenwand oder zur Querwand verlaufen, so bleibt auch hier gewöhnlich eine Zeitlang eine dreiseitige Zelle erhalten. Sie ist aber stets kleiner als die Sproßscheitelzelle und wird wohl zuletzt verschwinden.

Der Scheitel der Knospe, auf dem immer noch die Umrisse der früheren Scheitelzelle des Mutterblattes leicht erkennbar sind, verbreitert sich jetzt bedeutend nach den beiden Seiten hin. Bald sehen wir links und rechts eine Gewebepartie sich zu ungefähr gleicher Höhe mit dem Vegetationspunkt emporwölben.

Die Scheitelzellgruppe beteiligt sich aber an dieser Veränderung nicht, sondern das Wachstum findet hauptsächlich in den beiden Segmentreihen des Mutterblattes statt. Die Mittelstücke, die sonst die Randzellen liefern, werden hier durch Längs- und Querwände geteilt, die senkrecht aufeinander stehen, und es gehen aus ihnen unter sich gleiche, annähernd isodiametrische Zellen hervor.

Auf den beiden Zellhöckern werden zwei neue Blätter angelegt, und bald sehen wir erst an dem einen und dann am andern eine Blattscheitelzelle auftreten. Auch diese beiden Blätter entspringen nicht aus Segmenten der Sproßscheitelzelle, sondern, genau wie das erste Blatt, in einiger Entfernung vom Sproßscheitel aus dem embryonalen Gewebe. Die Zelle, aus der die Blattscheitelzelle hervorgeht, ist schon früh mit Sicherheit zu erkennen, denn sie nimmt genau den höchsten Punkt eines Höckers ein, wird größer als die angrenzenden Zellen und ist in der Wachstumsrichtung des entstehenden Blattes stark gestreckt.

Die beigegebenen Figuren 4 und 5 geben verschiedene Entwicklungsstadien der Knospe mit den Anlagen des zweiten und dritten

Blattes. In Fig. 4 ist die Scheitelzelle des zweiten Blattes eben aus einer oberflächlichen Zelle ausgeschnitten worden. Sie ist nicht aus den aufgeteilten Randzellen hervorgegangen, sondern steht mehr auf der geförderten Konvexseite des Mutterblattes. Fig. 5 stellt einen etwas älteren Zustand dar. Das erste Knospenblatt, das die Fortsetzung des Mutterblattes bildet, ist hier weggelassen. Die Scheitelzelle des dritten Blattes ist auch hier noch nicht gebildet, aber die Blattmutterzelle ist bereits zu erkennen. Besonders scharf tritt sie im opt. Querschnitt (Fig. 5 *II*) der Knospe hervor, der nach dem gleichen Objekt gezeichnet ist.

Hier haben wir in der Mitte die Sproßscheitelzelle, rechts die Scheitelzelle des zweiten Blattes (B_2), die viel größer erscheint, da der

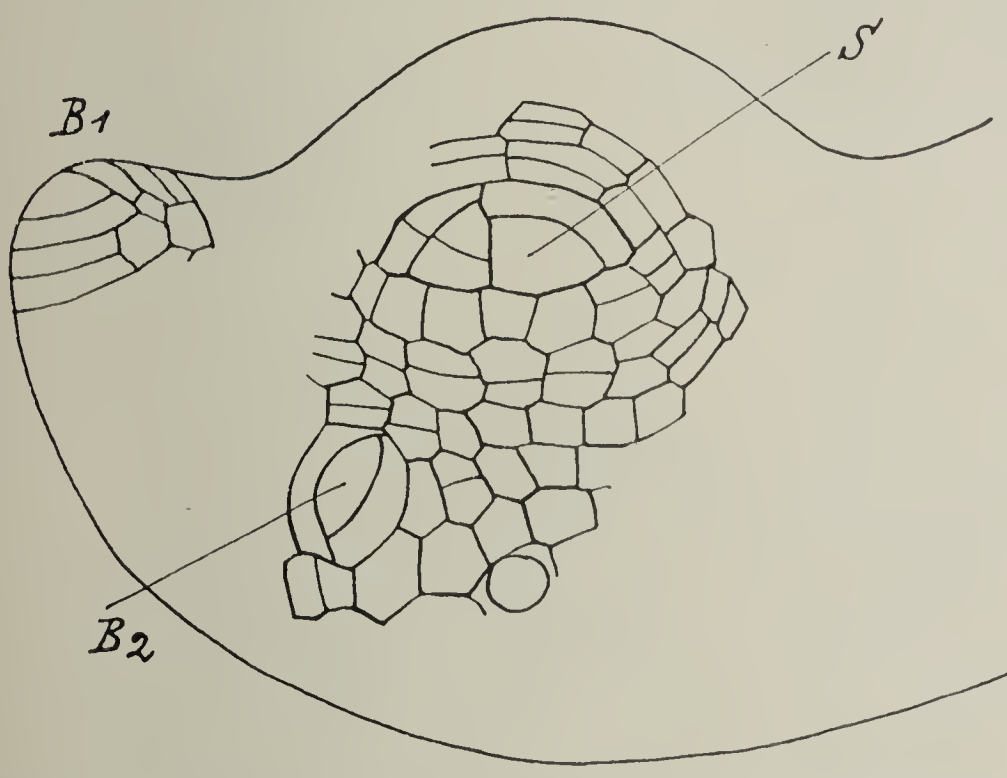


Fig. 4. Adiantum Edgeworthii. Spitzenknospe mit zwei Blattanlagen (B_1 und B_2) schräg von oben gesehen. *S* Sproßscheitelzelle.

Schnitt durch die Längsachse ihrer Außenfläche geht, und links die Initiale des dritten Blattes. Die aus der Scheitelzelle des Mutterblattes hervorgegangene Zellgruppe ist noch wenig verändert und auch die zuletzt abgegebenen Segmente sind noch zu erkennen, obschon sie auf der Konvexseite durch das hier gesteigerte Wachstum verzerrt sind.

Das zweite und dritte Blatt sind höher inseriert als das erste, da die ganze Scheitelpartie der Knospe inzwischen durch das rasche Wachstum der darunter liegenden Gewebe emporgehoben wurde. Da jetzt in dieser Zone ein Stillstand einzutreten scheint, die Blätter am Vegetationspunkt aber sich rasch entwickeln und auch das erste Blatt bedeutend an Umfang zunimmt, so entsteht unter den Basen des zweiten und dritten Blattes eine halsartige Einschnürung, durch die der obere Teil der Knospe gegen ihr erstes Blatt abgesetzt ist. Es macht darum

den Eindruck, als ob dieses Blatt gar nicht zur Knospe gehöre, und es erscheint jetzt mehr als je als die weitergewachsene Spitze des Mutterblattes, um so mehr, als das Leitbündel dieses letzteren sich direkt in das neue Blatt hinein fortsetzt. Die Entwicklungsgeschichte allein kann uns also in diesem Falle den wahren Sachverhalt enthüllen, und wenn man nur die fertigen Zustände untersuchen und sich dabei auf

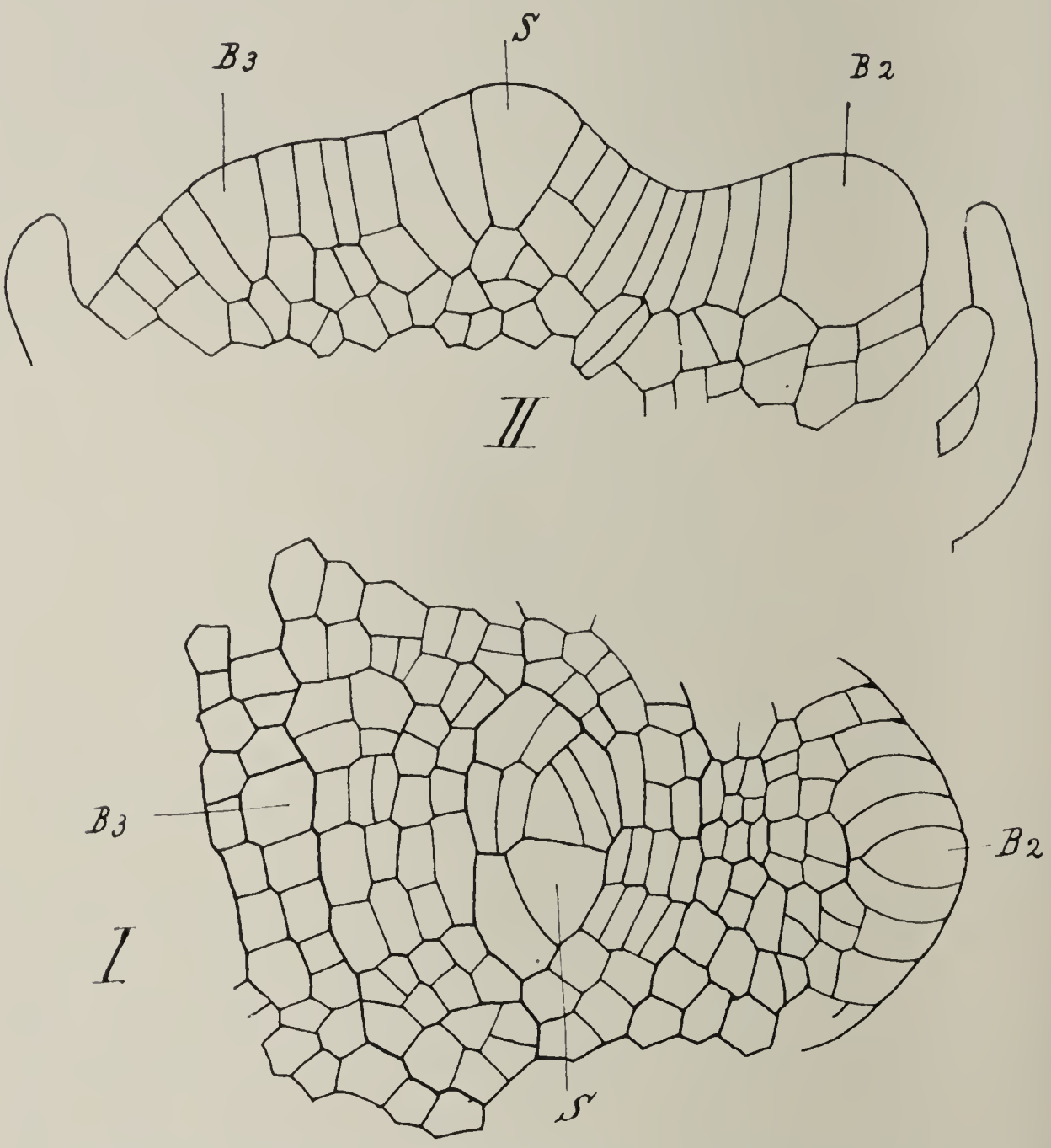


Fig. 5. Adiantum Edgeworthii. Ältere Knospe. *I* Scheitelansicht. *II* optischer Querschnitt derselben Knospe. *S* Sproßscheitelzelle in der aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandenen Zellgruppe. B_2 zweites Blatt (das erste ist nicht mitgezeichnet). B_3 Mutterzelle des dritten Blattes. Beide Blätter unabhängig vom Stammscheitel entstehend.

den Verlauf der Leitbündel stützen würde, so käme man zu ganz verkehrten Resultaten. Die Leitbündel stellen eben hier, wie in zahlreichen andern Fällen, in den in der Entwicklung befindlichen Organen die kürzeste und bequemste Verbindung mit den Nahrung und Wasser zuführenden Teilen der Pflanze her, ohne sich nach morphologischen Begriffen zu richten. Auch das zweite und dritte Blatt werden durch

seitliche Auszweigungen des Leitbündels des Mutterblattes direkt mit diesem verbunden, und erst nachher bildet sich ein besonderes Knospenleitbündel, indem zuerst einige Tracheïden angelegt werden, welche den jungen Sproß mit seiner ersten Wurzel verbinden und sich nicht an das Leitbündel des Mutterblattes anlegen (Fig. 6).

Der Anschluß an dieses wird erst nachher durch andere Tracheïden hergestellt.

Neben der ersten Wurzel auf der Unterseite des Mutterblattes sind inzwischen noch einige weitere entstanden und bald treten auch am Sproß der Knospe die ersten Wurzelanlagen auf.

Die Knospe ist nun in ihrer Entwicklung so weit vorgeschritten, daß sie selbständig werden kann. Das Mutterblatt hat unterdessen seine Fiedern zum größten Teil entfaltet und sich, besonders in den basalen Partien, bedeutend gestreckt. Die Streckung schreitet mit der Entfaltung der Fiedern und der Abrollung scheitelwärts fort und erfolgt zuletzt an der fiederlosen Verlängerung der Rhachis. An Blättern, deren Knospen bereits die ersten drei Blattanlagen besaßen, war diese Verlängerung erst etwa 5 mm lang, während sie ausgewachsen 10 cm und mehr messen kann. Auch der fiedertragende Teil der knospenden Blätter erscheint oft gegenüber den gewöhnlichen Wedeln stark verlängert und die obersten Fiedern sind meist weiter auseinander gerückt und viel kleiner, als die unteren. Gut entwickelte Blätter können mit dem fiederlosen Ende eine Länge von 60—70 cm erreichen.

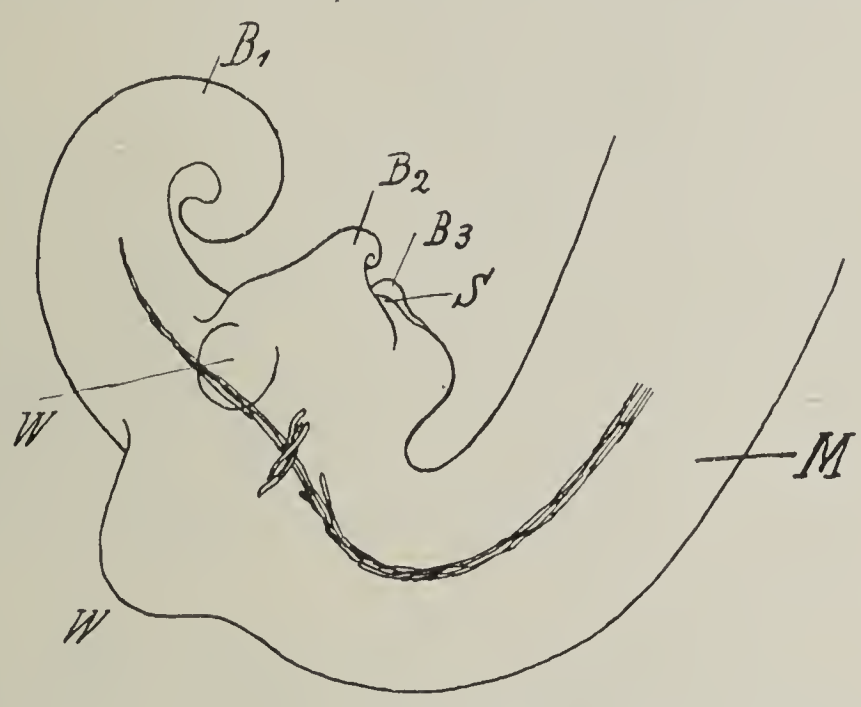


Fig. 6. Adiantum Edgeworthii. Ältere Knospe; das erste Blatt (B_1) scheinbar die Verlängerung des Mutterblattes (M) bildend, dessen Leitbündel sich direkt in das Knospenblatt fortsetzt. W Wurzeln.

Die verlängerte Rhachis berührt das Substrat bereits, ehe sie völlig abgerollt ist, und die Knospen können sich darum sofort bewurzeln und zu neuen Pflanzen heranwachsen. Auch in den Gewächshäusern, wo dieser Farn teilweise in hängenden Töpfen gezogen wird, machen die Knospen keine Ruhezeit durch, sondern wachsen ununterbrochen weiter, obschon sie frei in der Luft hängen. Die Wurzeln treiben dabei nicht oder nur wenig aus und vertrocknen meist. An jeder Knospe

wächst das erste Blatt besonders schnell und bildet, wie dann auch die nachfolgenden, ebenfalls eine Knospe an der peitschenförmig ausgezogenen Rhachis, die sich in gleicher Weise weiter entwickelt.

So entsteht eine sonderbare Verkettung von zahlreichen jungen Pflänzchen, die in dichtem Gewirr weit herunter hängen. In der Natur besorgen natürlich die Knospen die Vermehrung und Ausbreitung des Farnes, und wo sie einen günstigen Boden finden, überzieht bald ein so dichtes Geflecht von Blättern den verfügbaren Raum, daß man die einzelnen Pflanzen kaum herauslösen kann. Die Weiterentwicklung der jungen Pflänzchen erfolgt in normaler Weise, indem die dreischneidige Scheitelzelle in langsamem Tempo Segmente abgibt, in denen die später auftretenden Blätter entstehen. Ob mehr als drei Blätter unabhängig vom Stammscheitel auftreten können, wurde nicht untersucht und ist ja auch nicht von großem Interesse.

Im Münchner bot. Garten werden außer Adiantum Edgeworthii noch drei andere Formen dieser Gattung kultiviert, die ebenfalls Adventivknospen an der Spitze der ausgezogenen Rhachis bilden und sich in ihrem Wachstum genau so verhalten, wie der eben geschilderte Farn. Es sind dies Ad. caudatum L., Ad. lunulatum Burm. und Ad. capillus junonis Rupr. Die Entwicklung ihrer Knospen wurde ebenfalls eingehend untersucht. Diese stimmt aber in allen Stadien so vollkommen mit der von Ad. Edgeworthii überein, daß ich auf ihre Beschreibung verzichten kann.

Doch habe ich einige Figuren denen von Ad. Edgeworthii zum Vergleich gegenübergestellt (Fig. 2 *II*— *V*). Auch andere, den genannten Farnen nahe verwandte Adiantumarten bilden Peitschen mit Spitzenknospen. Es sind mir im ganzen 12 Fälle bekannt, die ich in der später folgenden Liste zusammengestellt habe.

Asplenium prolongatum Hk.

Auch unter den Asplenien finden sich zahlreiche Formen, die an der Spitze der verlängerten Rhachis ihrer Blätter je eine Knospe bilden. Von Asplenium prolongatum stand mir frisches Material zur Verfügung und ich unterzog darum auch die Knospen dieses Farnes einer genaueren Untersuchung, da die makroskopische Betrachtung es nicht unwahrscheinlich machte, daß die Entwicklung eine etwas andere sei als bei den Adiantumarten. Der Farn ist von derb-lederiger Textur und jedenfalls ganz anderen Vegetationsbedingungen angepaßt als Adiantum Edgeworthii und seine Verwandten, die alle an sehr feuchten, schattigen Standorten wachsen.

Bei Asplenium prolongatum sind an den Exemplaren des Münchener botanischen Gartens Blätter mit einer Endfieder ziemlich selten; fast alle endigen in einer fiederlosen Verlängerung der Rhachis, die sich energisch nach unten krümmt.

Die Blätter wachsen zuerst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, die wie bei Adiantum Edgeworthii die Segmente für den Aufbau des ganzen Blattes liefert. Dann wird sie in ähnlicher Weise geteilt, wie bei den eben besprochenen Farnen. Auch bei Asplenium prolongatum geht die Sproßscheitelzelle direkt aus der Blattscheitelzelle hervor. Die erste Teilung geschieht ebenfalls zunächst durch eine antikline Querwand, die aber die Seitenwände der Scheitelzelle nicht rechtwinklig trifft, sondern fast immer schief gestellt ist. Fig. 7 zeigt uns eine auf diese Weise geteilte Blattscheitelzelle. Die Längsachse der Außenwand liegt

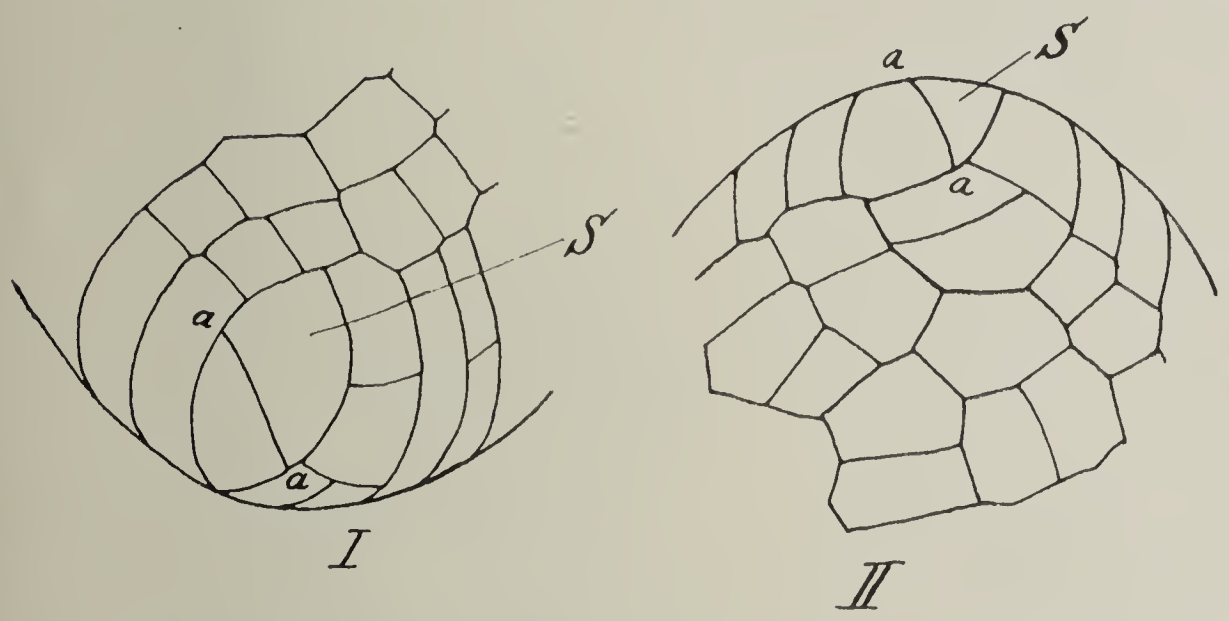


Fig. 7. Asplenium prolongatum. Erste Querteilung (*a a*) in der Blattscheitelzelle. *S* Scheitelzelle der sich bildenden Spitzenknospe; *I* von der Konkavseite (Oberseite), *II* von der Konvexseite gesehen.

in diesem Falle nicht genau in der Medianebene des Blattes, was besonders aus der Ansicht der Konvexseite zu erkennen ist. Diese ungewöhnliche Orientierung ist dadurch zustande gekommen, daß schon die zuletzt aufgetretene Segmentwand nicht mehr ihren normalen Verlauf parallel zu den älteren Segmentgrenzen nahm, sondern eine derartige Ablenkung erfuhr, daß das letzte Segment auf der Unterseite ungefähr doppelt so breit wurde, als in der gegen die Konkavseite des Blattes gerichteten Hälfte. Die strenge Gesetzmäßigkeit der Teilungen am Blattscheitel hört also auf, sobald die Knospe sich zu bilden anfängt und es sich darum handelt, die Sproßscheitelzelle zu gestalten.

Daß trotzdem, wie aus den folgenden Figuren hervorgeht, fast immer eine gewisse Regelmäßigkeit innegehalten wird, kommt wohl nur daher, daß das zu erreichende Ziel auf dem kürzesten Wege angestrebt

wird, der bei gleichen Voraussetzungen natürlich immer der gleiche sein muß.

Die der Blattoberseite zugekehrte Hälfte der Blattscheitelzelle wird zur Sproßscheitelzelle. Sie beginnt sogleich mit der regelmäßigen Segmentierung, da sie ja bereits die dreiseitig-pyramidale Gestalt hat, wenn auch die Seitenwände anfänglich noch etwas ungleich sind. Die erste Segmentwand der neuen Scheitelzelle läuft gewöhnlich einer der früheren Seitenwände der Blattscheitelzelle parallel. Die zweite kann mit der anderen Seitenwand (Fig. 9) oder mit der Querwand gleichlaufend sein. Auch hier erfolgen die Teilungen der Scheitelzelle in langsamem Tempo, während die andere Hälfte der ehemaligen Blattscheitelzelle verhältnismäßig rasch in kleinere Zellen zerlegt wird. Dabei entstehen gewöhnlich auch Zellen mit dreiseitiger Außenfläche, die man allenfalls mit der Sproßscheitelzelle verwechseln könnte. Diese ist aber immer zu erkennen an ihrer Größe in der Flächenansicht, ihrer Lage, auf dem höchsten Punkte und hauptsächlich an ihrer bedeutenderen Ausdehnung in der Wachstumsrichtung des jungen Sprosses.

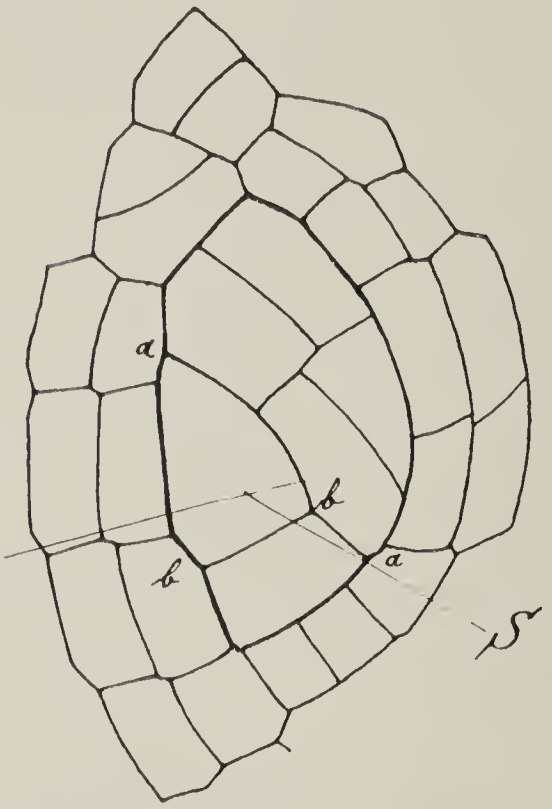


Fig. 8. Asplenium prolongatum. Junger Knospenscheitel. Die Scheitelzelle *S* hat durch die Wand *b b* ein erstes Segment abgegeben. Die aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandene Zellgruppe ist stärker umgrenzt.

Auch neigen sich die Haare, die ringsum in großer Zahl entstehen, und nachher auch die breiten Paleen alle dieser Zelle zu, und die längeren von ihnen kreuzen sich gerade über ihr. Später bilden die Segmente das einfachste und untrüglichste Mittel zu ihrem Nachweis.

Die Bildung der Sproßscheitelzelle erfolgt nicht ausnahmslos genau in der geschilderten Weise, sondern es sind natürlich allerlei kleine Modifikationen möglich. So wurden z. B. vereinzelte Fälle beobachtet, wo die erste Querwand die Seitenwände der Blattscheitelzelle rechtwinklig traf.

Auch andere Abweichungen kommen vor, die wohl meist dadurch verursacht werden, daß die Konvexseite der Blattspitze viel stärker wächst als die Konkavseite, wodurch nicht selten unregelmäßige Teilungen veranlaßt werden.

Diese Steigerung des Wachstums scheint mitunter schon einzusetzen, ehe die Querteilung der Scheitelzelle erfolgt. Sie ist so energisch,

daß die ganze Scheitelzellgruppe vollständig auf die Blattoberseite gerückt wird, so daß die Gewebe der Unterseite das äußerste Ende der Blattspitze einnehmen. Zugleich verdickt sich der ganze Gewebekomplex, und zwar wiederum besonders auf der Unterseite. Dadurch wird hier Raum geschaffen zur Anlage der Wurzeln, von denen die erste in der Mitte des vorderen Randes auftritt, worauf sich ihr andere seitlich anreihen, so daß an ältern Stadien die Knospe auf der Vorderseite von einem Kranze junger Wurzeln umsäumt ist.

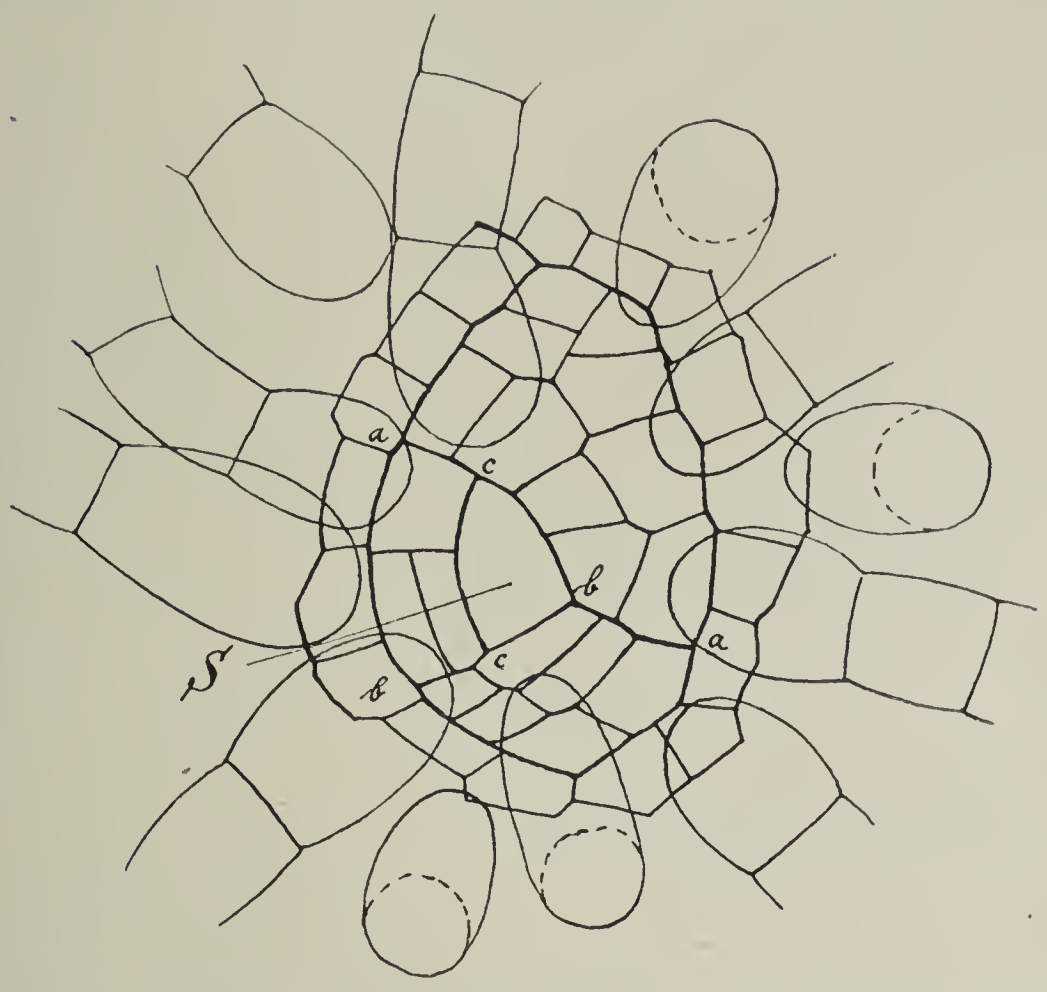


Fig. 9. Asplenium prolongatum. Knospenscheitel. Die Scheitelzelle hat durch die Wand *cc* ein zweites Segment abgegeben. Sonst wie Fig. 8.

Die Wurzelanlagen treten hier oft in der ersten Zelllage unter der Epidermis auf (Fig. 11).

Die jüngsten Entwicklungsstadien der Blätter sind bei den Knospen von Asplenium prolongatum äußerst schwer aufzufinden und zu erkennen, da die Paleen, die rings um den Scheitel hervorsprossen, bei ihrer Entstehung oft ganz ähnliche Bilder bieten. Doch konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß das erste Blatt auch hier nicht aus einem Segment der Sproßscheitelzelle entspringt, sondern ziemlich weit außerhalb der charakteristischen Zellgruppe auftritt, die aus der früheren Blattscheitelzelle hervorgegangen

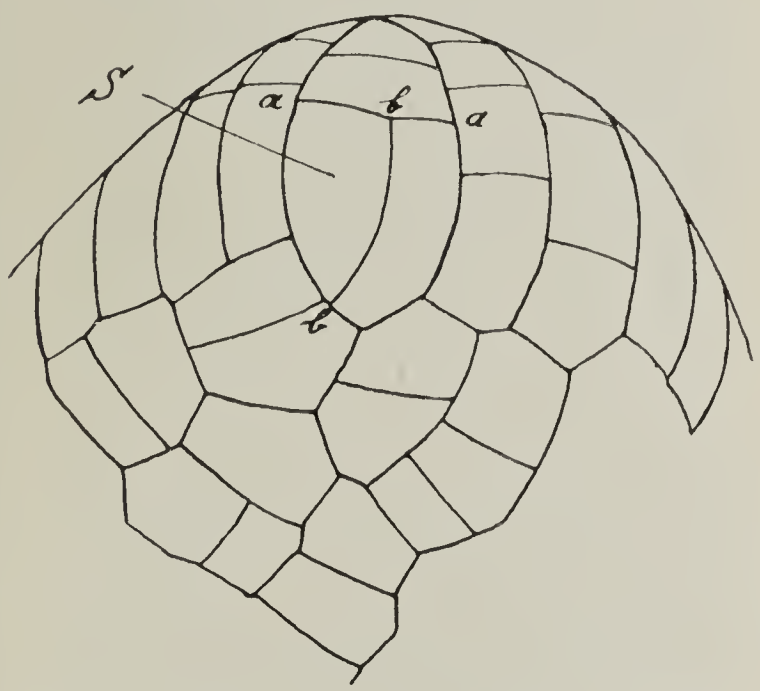


Fig. 10. Asplenium prolongatum. Knospenscheitelzelle durch ungewöhnliche Teilung entstanden. Bezeichnung wie Fig. 8.

ist. Die erste Blattanlage befindet sich immer auf der Vorderseite der Knospe, meist nicht genau in der Mediane des Mutterblattes.

Wenn die Knospe austreibt, was nur selten geschieht, ohne daß sie mit dem Boden in Berührung kommt, so stellt sich dieses erste Blatt in die Verlängerung des Mutterblattes (Fig. 12), während das zweite und dritte immer rechts und links aufzutreten scheinen.

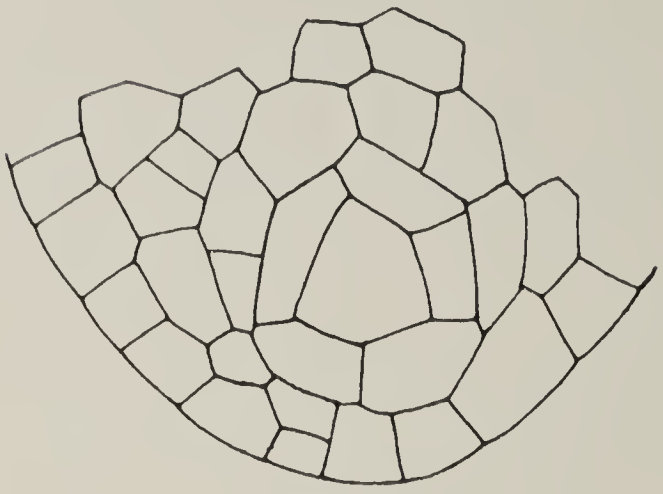


Fig. 11. Asplenium prolongatum. Wurzelanlage endogen in der zweiten Zelllage.

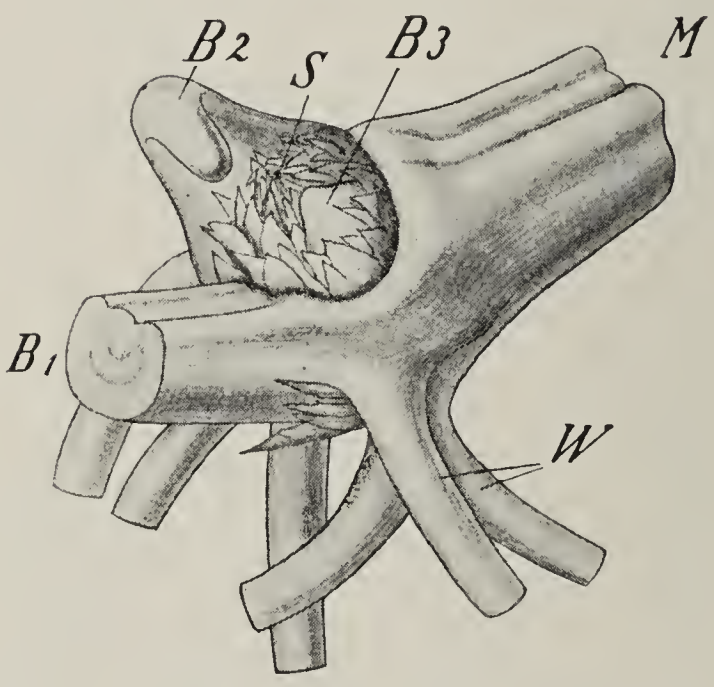


Fig. 12. Asplenium prolongatum. Ältere Knospe. *M* Mutterblatt. B_1 erstes Knospenblatt, als Fortsetzung des Mutterblattes erscheinend. B_2 und B_3 zweites und drittes Knospenblatt zu beiden Seiten des von Paleen bedeckten Knospenscheitels *S* stehend. *W* Wurzeln.

Für gewöhnlich erfolgt an den in Töpfen kultivierten Exemplaren das Austreiben der Knospen, da sie das Substrat nicht erreichen können, überhaupt nicht. Sie nehmen wohl manchmal einen Anlauf dazu, aber die Wurzeln vertrocknen bald und bisweilen stirbt dann die ganze Knospe ab.

In den meisten Fällen bleibt sie aber früh stehen, ohne deshalb die Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. Darauf werde ich in einer später folgenden Arbeit über Regeneration zurückkommen.

Das Blatt von Asplenium prolongatum führt ein Leitbündel, das aus zwei vereinigten Blattspursträngen zusammengesetzt ist, die immer am unteren Drittel der seitlichen Ränder einer Blattlücke sich an den Zentralzylinder des Sprosses ansetzen. Das Leitbündel des Blattes ist rinnenförmig gebogen und kehrt die Konkavseite nach oben. Diese Rinne erweitert sich, wo die Knospe gebildet wird und löst sich gleichsam in die Leitbündel der Wurzeln auf. Das Gefäßbündel des ersten Blattes beginnt wieder mit zwei Strängen, die sich am Ende des Mutterblattbündels seinen oberen Rändern ansetzen, dann nach vorne umbiegen und bald sich vereinigen (Fig. 13).

Auch das Leitbündel des jungen Sprosses steigt von den Rändern des Mutterblattbündels auf und schließt sich sogleich zum Zentralzylinder,

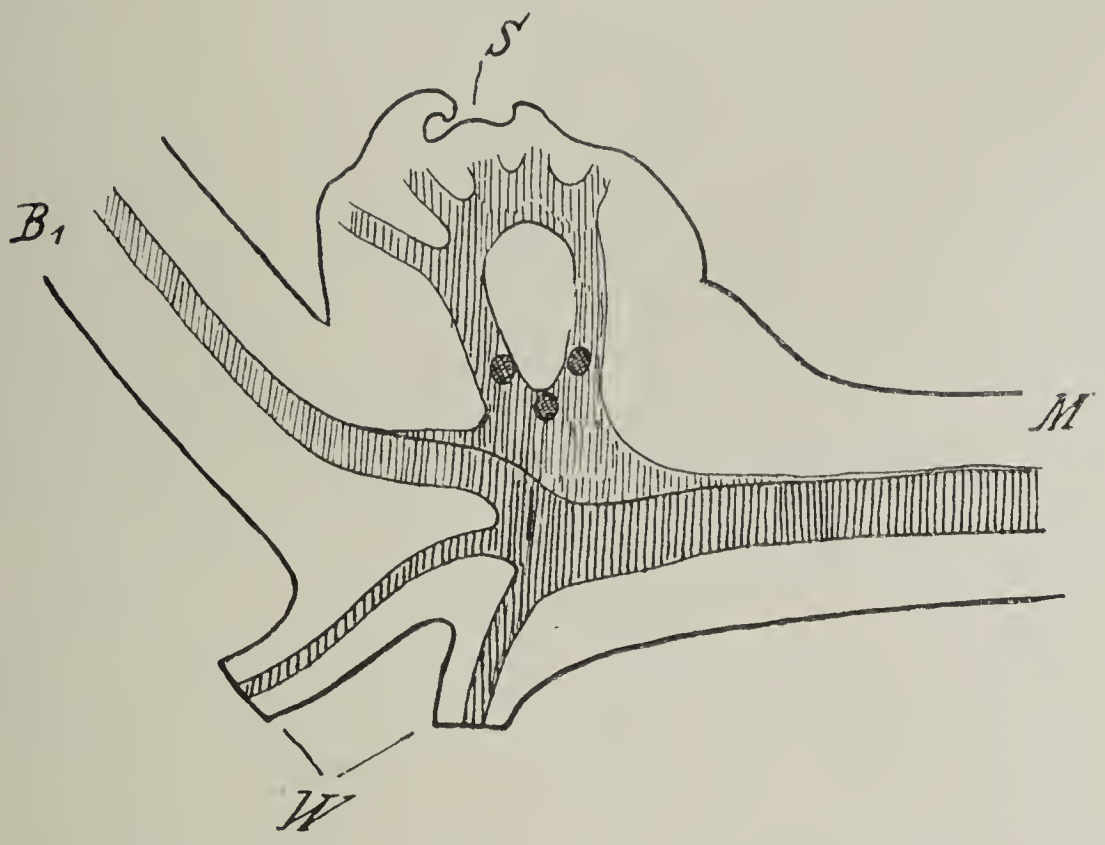


Fig. 13. Asplenium prolongatum. Längsschnitt durch eine Knospe, den Ansatz der Leitbündel des ersten Blattes, des Sprosses und der Wurzeln der Knospe an das Leitbündel des Mutterblattes zeigend. Die drei schraffierten Kreise sind die Ansatzstellen der beiden Blattspurstränge eines Blattes und eines Wurzelbündels an den Rändern einer Blattlücke. Bezeichnung wie Fig. 12.

nur die Blattlücken offen lassend. Alle Wurzeln entspringen von nun an am Sproß und zwar je eine unter jedem Blatte. Das Wurzelbündel setzt sich getrennt von den Blattspursträngen, genau im unteren Winkel der Blattlücke, an den Zentralzylinder an.

Während bei Adiantum Edgeworthii und seinen Verwandten die knospenden Blätter ebenso viele Fiedern tragen wie die nicht knospenden und oft, ihrer größeren Länge entsprechend, sogar mehr, treffen wir bei Asplenium prolongatum sehr häufig Blätter mit stark reduzierter Fiederzahl. Häufiger und ausgeprägter als an der Mutterpflanze scheint die Reduktion an den Blättern austreibender Knospen vorzukommen (Fig. 14).



Fig. 14. Asplenium prolongatum. Blatt mit Knospe, die zwei Blätter mit reduzierter Fiederzahl gebildet hat.

In noch weiter gehendem Maße fand ich diesen Dimorphismus der Blätter bei aus Japan stammenden Herbarexemplaren ausgebildet. Die einen Blätter trugen zahlreiche Fiedern und am Ende eine wenig entwickelte, kleine Knospe, die andern hingegen hatten bedeutend weniger Fiedern, dafür aber eine kräftige Knospe, und diese hatte merkwürdigerweise an allen Blättern mit reduzierter Assimilationsfläche den Boden berührt und ausgetrieben. An jeder Knospe war vorerst nur ein Blatt entstanden mit noch geringerer Fiederzahl und wiederum einer Endknospe, die an einigen auch schon ein ähnliches Blatt hervorgebracht hatte. Warum nun gerade die Knospen der Blätter mit der verminderten Fiederzahl die Erde erreicht und ausgetrieben hatten, läßt sich nach dem Herbarmaterial nicht entscheiden. Sie sind im allgemeinen nicht länger als die normalen und können also nicht durch ihr Gewicht zu Boden gedrückt worden sein. Das wäre nur möglich, wenn die Knospen in der Luft ausgetrieben und sich erst bewurzelt hätten, wenn sie, durch die Schwere des Knospenblattes niedergebeugt, die Erde berührten.

Es wäre aber auch denkbar, daß die Blätter mit weitgehender Reduktion der Assimilationsfläche aus „inneren Gründen“ eine andere Lage einnehmen als die gewöhnlichen Laubblätter; denn wie wir schon hörten, ist die fiederlose Verlängerung der Blätter an nicht dimorphen Formen dieser Pflanze auffallend nach unten gekrümmt, während der gefiederte Teil ziemlich steil aufsteigt. Das ist möglicherweise bedingt durch ein verschiedenes Reaktionsvermögen der beiden Partien eines Blattes gegenüber äußeren Einflüssen, z. B. dem Licht. Dann müßte natürlich dieser Unterschied in noch höherem Grade sich geltend machen zwischen so reich gefiederten Blättern mit unbedeutender Verlängerung der Rhachis und den fast fiederlosen, wie sie die japanischen Exemplare zeigen. Sollte sich durch Experimente an lebendem Material feststellen lassen, daß die Blätter dieses Farns in gleichem Maße, wie sie ihre Fiedern einbüßen, negativ heliotropisch werden, so hätten wir hier ein äußerst instruktives Beispiel für das Zustandekommen einer Arbeitsteilung. Denken wir uns, daß die aufrechten, reich gefiederten Blätter, deren Knospen wohl relativ selten zur Entwicklung kommen, im Laufe der Zeit die Knospenbildung ganz aufgeben, während die sich zur Erde neigenden, die infolge ihrer Lage und der Verminderung der Blattfläche für die Assimilation untauglich geworden sind, die vegetative Vermehrung allein besorgen und schließlich gar keine Fiedern mehr bilden, so erhalten wir einen Farn mit aufrechten gefiederten Laubblättern, die keine Knospen hervorbringen, und niederliegenden, fieder-

losen, knospenden Blättern, die wir als Ausläufer bezeichnen können. Da bei den Knospen zunächst immer nur das erste Blatt sich entwickelt und zwar in gleicher Weise wie das Mutterblatt, so erhalten wir zusammengesetzte Ausläufer, die aus fiederlosen Blättern verschiedener Individuen bestehen und also Blattsympodien sind.

Diese hier theoretisch entwickelte Form von Asplenium prolongatum existiert nun tatsächlich. Die im Berliner Herbar befindlichen Exemplare dieser Stufe stammen von den Viti-Inseln (Asplenium stans. Kze.). Sie haben reich gefiederte Laubblätter ohne Knospen, die ziemlich stark von denen des asiatischen Asplenium prolongatum verschieden sind, und daneben gänzlich fiederlose Ausläufer, die ganz in der eben beschriebenen Weise Sympodien bilden.

Die Art Asplenium prolongatum scheint also aus einer ganzen Anzahl von kleinen Arten zu bestehen, von denen alle die Fähigkeit besitzen, Spitzenknospen zu bilden, wobei aber bei einzelnen in verschiedenem Grade eine Arbeitsteilung eingetreten ist. Bei Asplenium stans. Kze. ist hierin das Extrem erreicht. Eine ebenso weit gehende Arbeitsteilung kommt in noch schärfer ausgeprägter Form bei anderen Aspleniumarten vor, worauf wir nachher zu sprechen kommen werden.

Zu den nächsten Verwandten von Asplenium prolongatum gehört Asplenium rutaefolium Hk. Baker[25]) vereinigt sogar die beiden Farne in der Synopsis filicum, obschon sie von Hooker[2]) mit gutem Grunde voneinander getrennt worden waren. Die beiden Pflanzen sind in ihrem ganzen Aussehen so auffallend voneinander verschieden, daß mir diese Vereinigung schon zum voraus unzweckmäßig erschien, und ich unterzog das vorhandene Herbarmaterial von München und Berlin einer genaueren Durchsicht. Dabei stellte sich heraus, daß bei Asplenium rutaefolium Hk., das in seiner Verbreitung auf Südafrika beschränkt ist, niemals Spitzenknospen auftreten. Asplenium prolongatum Hk. kommt nur in Ostasien und auf den Inseln des Stillen Ozeans vor. Es hat seine besondere und ganz charakteristische Art der vegetativen Vermehrung ohne Zweifel erst hier erworben und ist bereits auf dem Wege, im Zusammenhang damit einen ausgesprochenen Dimorphismus der Blätter zu erlangen. Es hat sich aber auch sonst in seinem ganzen Habitus gegenüber Aspl. rutaefolium, mit dem es wohl eine gemeinsame Stammform besitzt, derart verändert, daß es unmöglich mit diesem zusammengezählt werden kann. Schon Hooker[2]) hatte außer der Knospenbildung eine ganze Reihe von Merkmalen namhaft gemacht, „which are all distinguishing marks not found in any form of Asplenium rutaefolium“.

Aneimia rotundifolia Schrad.

Bevor wir zu den Farnen mit typischen Ausläufern übergehen, wollen wir uns noch einige Fälle mit Peitschenbildung aus ganz anderen Formenkreisen, und zwar zunächst aus der Familie der Schizaeaceen, betrachten. Drei Arten der Gattung Aneimia, A. rotundifolia Schrad., A. radicans Raddi und A. Warmingii Prantl bilden ebenfalls Spitzenknospen an der mitunter sehr lang ausgezogenen Rhachis. Im hiesigen Garten wird A. rotundifolia gehalten, und an dieser machte ich meine Untersuchungen. Die Primärblätter der Pflanze bilden eine Endfieder. Sobald aber normale Blätter entstehen, beginnt die Knospenbildung; auch die fertilen Blätter, bei denen bekanntlich nur die beiden untersten Fiedern Sporangien bilden, tragen immer am Ende ihres sterilen Teiles eine Peitsche mit einer Knospe.

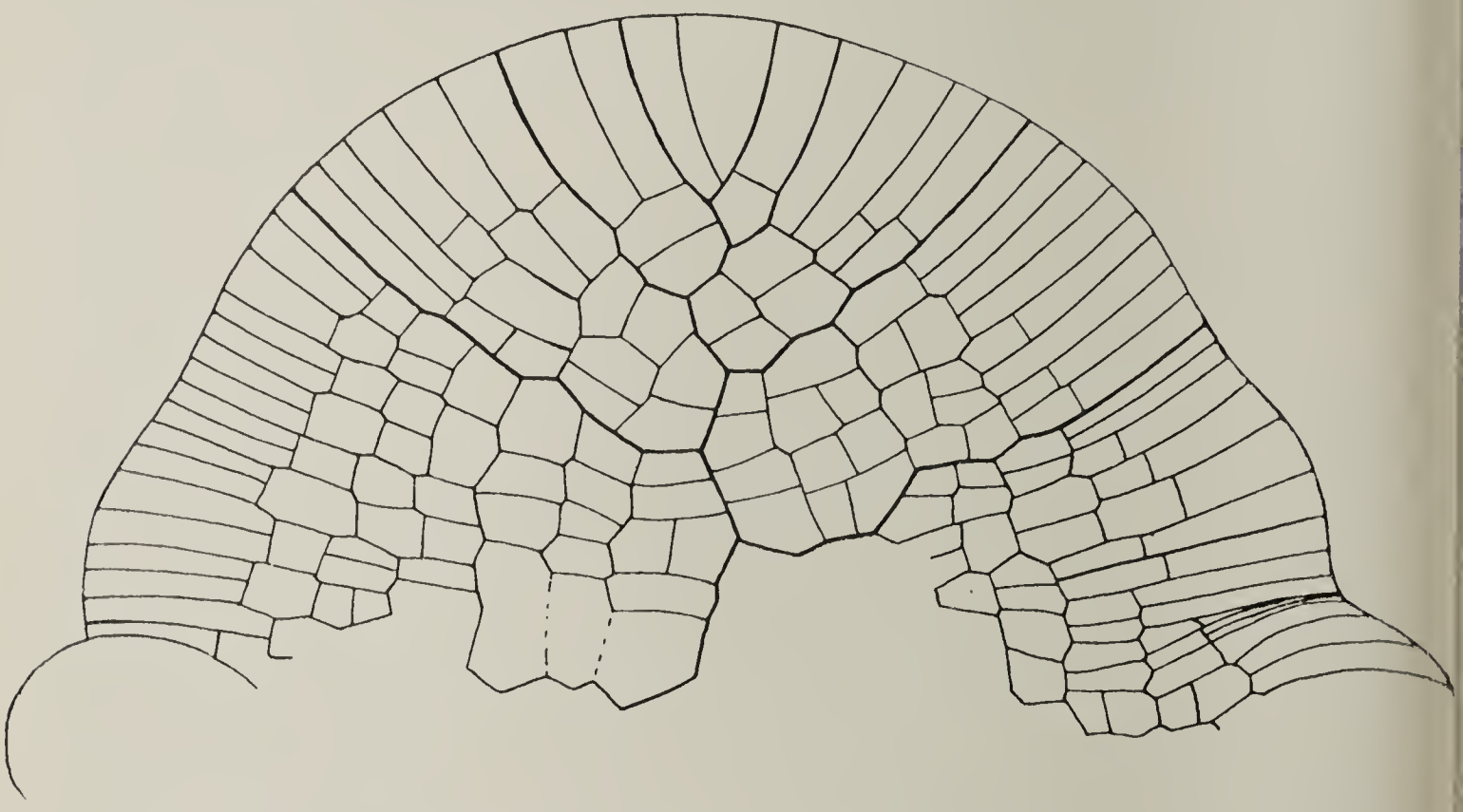


Fig. 15. Aneimia rotundifolia. Spitze eines jungen Blattes mit Scheitelzelle, die Entstehung der Fiedern zeigend.

Alle Blätter wachsen anfänglich mit einer Scheitelzelle (Fig. 15), die aber sehr früh aufgegeben wird, indem die Blattspitze zum Randwachstum übergeht. Die Randzellen sind anfänglich, von der Fläche gesehen, sehr schmal und langgestreckt. Nach und nach werden sie aber durch Querteilungen immer mehr verkürzt und zuletzt in fast isodiametrische Zellen mit annähernd quadratischer Außenfläche zerlegt. Gleichzeitig wird das Ende der Rhachis verdickt und ist bald ungefähr ebenso dick wie die weiter zurückliegenden Partien. Die Rhachis verjüngt sich also nicht nach vorne, sondern erscheint abgestutzt und von

einer schwach gewölbten Fläche begrenzt, der nur in der Mitte ein kleiner Konus aufgesetzt ist. Dieser Zellhöcker tritt anfänglich stärker hervor als später und kommt offenbar dadurch zustande, daß die Zone, in der die Verdickung stattfindet, ein wenig hinter der äußersten Spitze liegt. Über den Scheitel des Zellkegels läuft noch eine Zeitlang die Reihe der Randzellen hinweg, die man auch dann noch deutlich erkennen kann, wenn sie durch Querteilungen aufgeteilt sind. Ganz besonders tritt die Gruppe auf der Spitze des Konus hervor, deren Zellen sich immer durch ihre Größe auszeichnen und in der schließlich die Sproßscheitelzelle entsteht (Fig. 16).

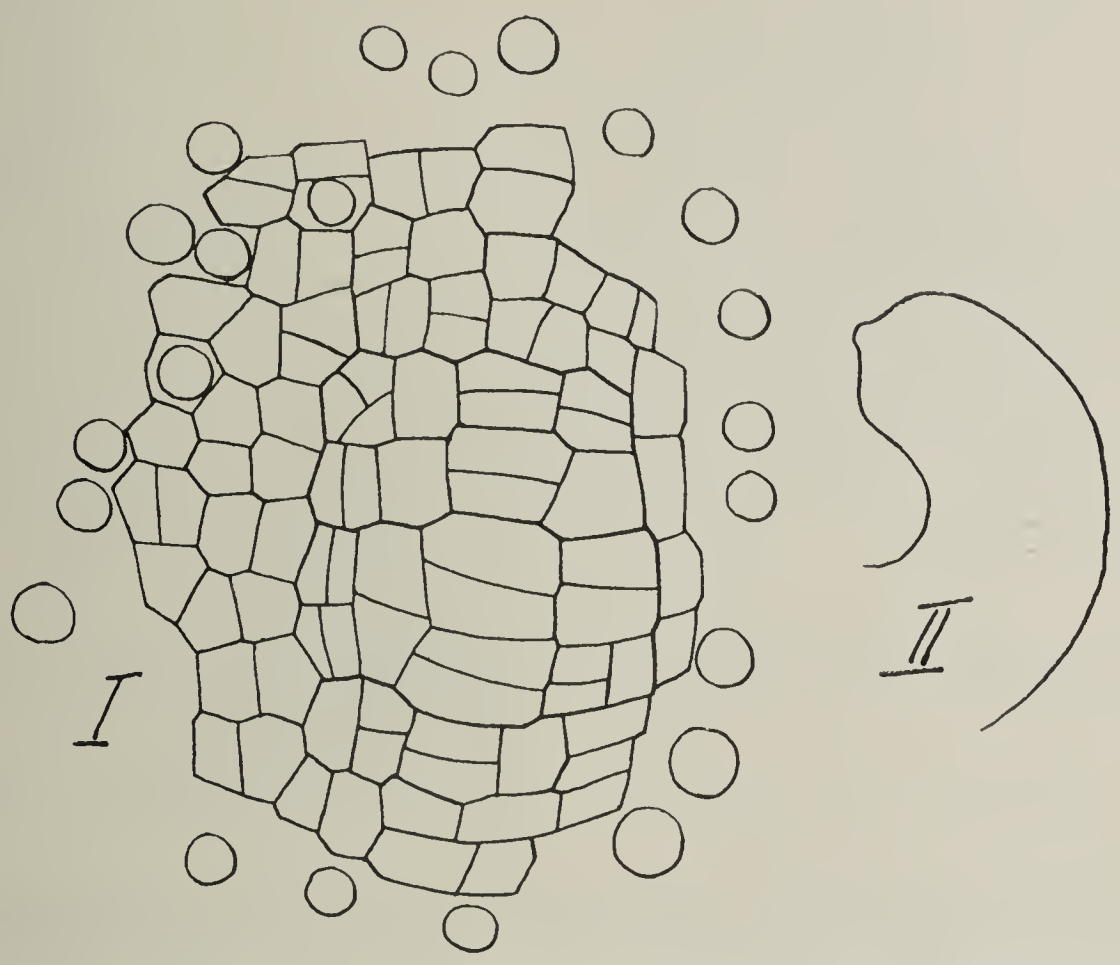


Fig. 16. Aneimia rotundifolia. I junger Knospenscheitel vor dem Auftreten der Sproßscheitelzelle; II die gleiche Knospenanlage in Seitenansicht (Umriß) in geringer Vergrößerung.

Der Zellhöcker verflacht sich in gleichem Maße, wie die Verdickung des Rhachisendes zunimmt, und wenn dieses zu einem fleischigen Knötchen angeschwollen ist, läßt sich die Erhöhung in der Mitte der Endfläche nur noch als eine schwache Wölbung wahrnehmen. Die ganze Fläche ist jetzt zu einem fast flachen Boden geworden, aus dem bald die ersten Blattanlagen hervorsprossen. Diese treten, soweit meine Beobachtungen reichen, immer lange vor der Sproßscheitelzelle auf und zwar in ziemlicher Entfernung von der Scheitelgruppe, aber stets in normaler Orientierung. In Fig. 17 ist eine junge Knospe gezeichnet, bei der am ersten Blatt (B_1) schon mehrere Segmente vorhanden sind, während die Scheitelzelle der zweiten Blattanlage (B_2), die sich als vorgewölbte Zellgruppe aus auffallend großen Zellen schon ganz sicher erkennen läßt, noch nicht gebildet ist. Auf der flachen Wölbung des

Sproßscheitels sehen wir noch nichts als die großen, aus den Mittelstücken der Randzellen hervorgegangenen Zellen mit quadratischer oder rechteckiger Außenfläche.

Eines der jüngsten Knospenstadien, an dem eine Sproßscheitelzelle mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, besaß bereits vier Blattanlagen. Eine derselben ist in Fig. 18 mit dem Sproßscheitel zusammen dargestellt, während die drei älteren zu weit von ihm entfernt waren, als daß sie gleichzeitig hätten sichtbar gemacht werden können.

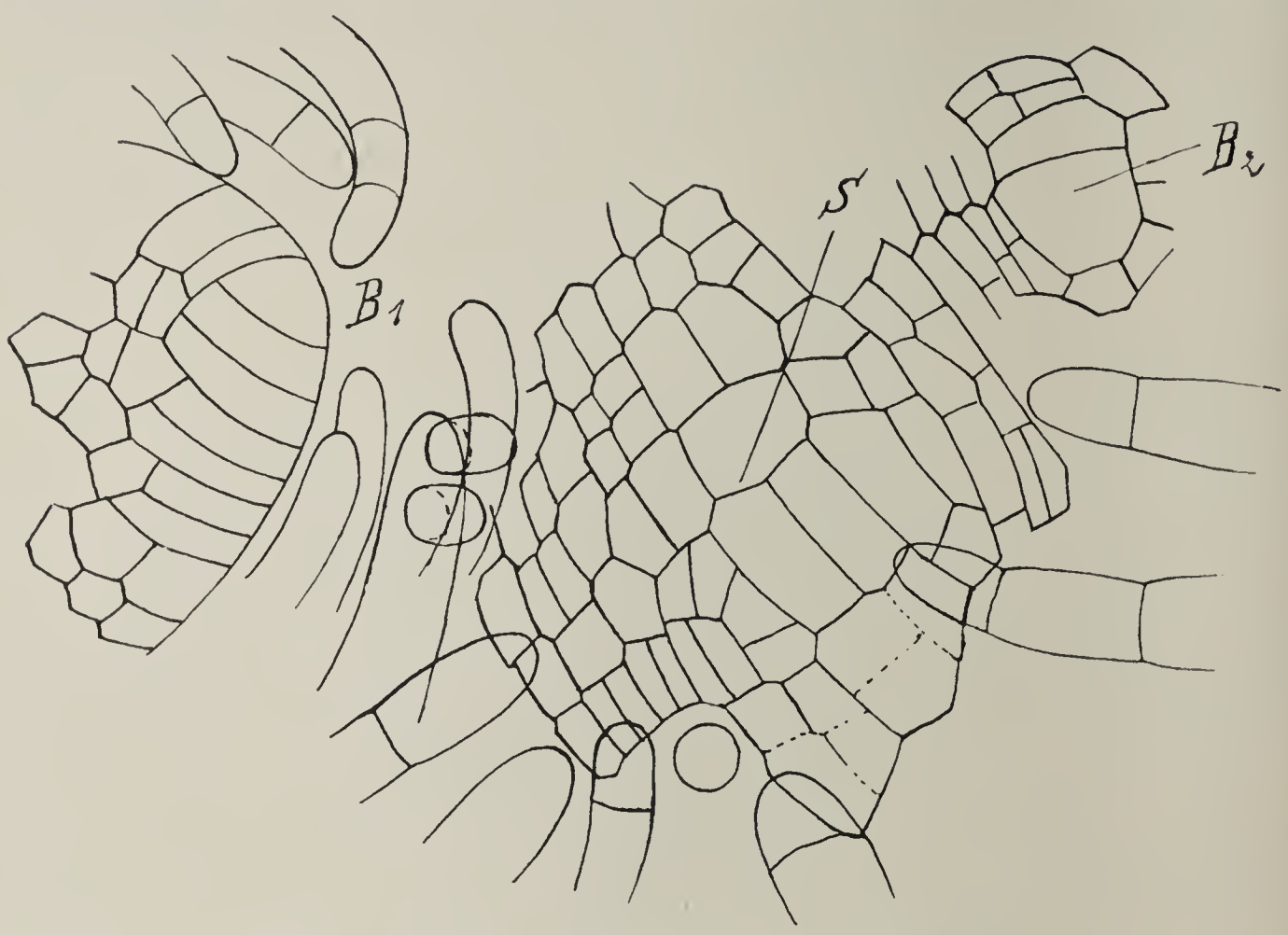


Fig. 17. Aneimia rotundifolia. Knospe mit zwei Blattanlagen B_1 und B_2. S höchste Stelle des Knospenscheitels. Scheitelzelle noch nicht gebildet.

Die Sproßscheitelzelle scheint hier eben entstanden zu sein durch die zuletzt aufgetretene Wand $a\,a$, durch die sie aus einer primatischen Zelle mit fast quadratischer Außenfläche ausgeschnitten wurde, die einer größeren, in der Oberfläche rechteckigen Gruppe angehört. Die ganze Zellgruppe ist offenbar aus einer solchen Zelle hervorgegangen, wie wir sie an dem jüngeren Stadium (Fig. 17) auf dem Scheitel fanden.

Ein ganz ähnliches Bild gewährt der Scheitel einer Knospe, die bereits sechs Blattanlagen besaß und in Fig. 19 abgebildet ist. Es ist kaum zu bezweifeln, daß hier alle sechs Blätter außerhalb der Segmente der Scheitelzelle entstanden sind, denn aus der Anordnung der Zellen geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß die Scheitelzelle erst durch die Wand $a\,a$ ihre dreiseitig-pyramidale Gestalt erhielt und seit-

her nur ein Segment durch die Wand *b b* abgab. Dieser Sproßscheitel ist also nur wenig älter als der von Fig. 18 und es sind während der Bildung eines Segmentes zwei neue Blattanlagen aufgetreten, was bei dem außerordentlich langsamen Tempo der Segmentierung am Sproß-

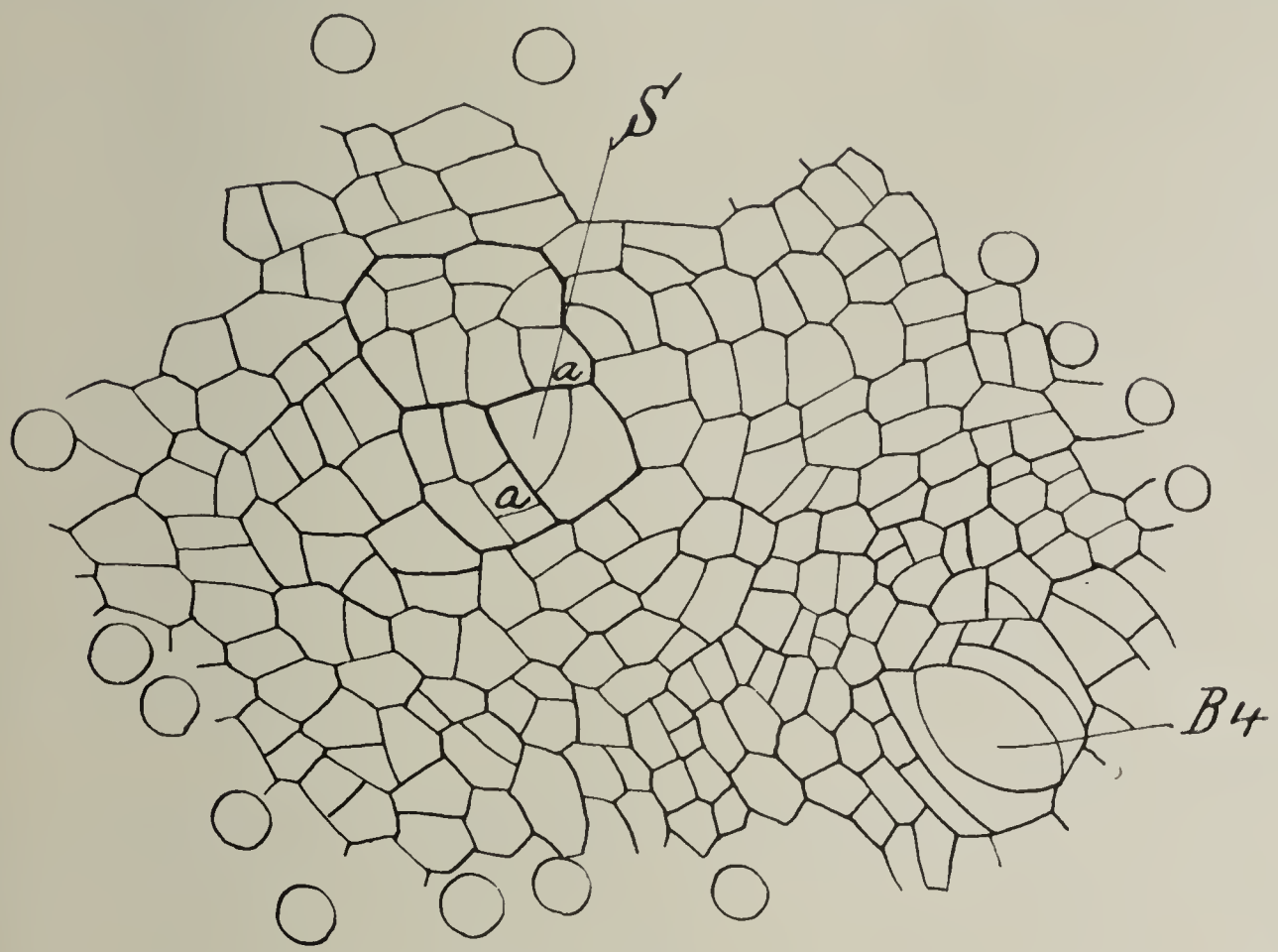


Fig. 18. Aneimia rotundifolia. Scheitel einer Knospe mit vier Blattanlagen (nur die jüngste B_4 gezeichnet). Scheitelzelle S eben durch die Wand $a\,a$ ausgeschnitten.

scheitel und dem starken Wachstum seiner Umgebung nicht auffallend ist. Wir haben also bei Aneimia rotundifolia die gleiche Erscheinung wie bei Adiantum Edgeworthii und den übrigen Farnen mit Spitzenknospen: die ersten Blätter der Knospe entstehen frei aus dem embryonalen Gewebe des Endes der Rhachis, ganz wie das erste Blatt am Embryo neben dem Sproßscheitel sich bildet. Die Anschwellung der Rhachis ist aber bei diesem Farn bedeutender als bei allen anderen, und es treten dementsprechend auch mehr Blätter in dieser Weise auf. Es ist dabei von Interesse, daß dieselben, wie die später aus den Segmenten der Scheitelzelle entspringenden, von Anfang an eine gesetzmäßige Anordnung innehalten. Sie divergieren ungefähr um zwei Fünftel, so daß das vierte zwischen das erste und zweite, das fünfte zwischen das zweite und

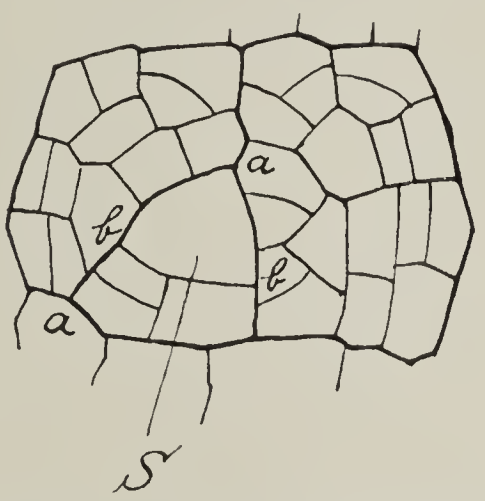


Fig. 19. Aneimia rotundifolia. Scheitelgruppe einer Knospe mit sechs Blattanlagen. Scheitelzelle S mit einem Segment.

dritte zu stehen kommt, während das sechste vor dem ersten auftritt, aber bedeutend weiter nach innen. Von einer Beeinflussung der Lage durch gegenseitigen Druck kann hier keine Rede sein, denn sie stehen alle so weit voneinander entfernt, daß sie durch weite Zwischenräume getrennt sind. Sie scheinen einem inneren Gesetze zu gehorchen und man könnte höchstens noch an die Abhängigkeit des Entstehungsortes von der Stoffzufuhr denken, indem z. B. die neue Blattanlage immer an der von den bereits bestehenden Verbrauchszentren am wenigsten beeinflußten Stelle auftreten dürfte, also möglichst weit von jeder der bereits vorhandenen Blattanlagen und vom Scheitel entfernt, aber doch infolge der akropetalen Anlage diesem näher als die zuletzt entstandene Blattanlage. Die unabhängig vom Stamm entstehenden Blätter von Aneimia rotundifolia und aller anderen untersuchten Farne haben auch die normale Orientierung zur Sproßachse, denn ihre Scheitelzelle liegt von Anfang an immer so, daß die Längsachse ihrer Außenfläche genau in die Ebene fällt, die wir durch die Sproßachse und das Blatt legen können, wie bei den aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgegangenen Blättern.

Ob die Sproßscheitelzelle in allen Fällen so spät auftritt wie in den beschriebenen, ist nicht sicher, und es wurden tatsächlich jüngere Stadien gefunden, die auf dem Scheitel eine dreiseitige Zelle besaßen, die man wohl für eine Scheitelzelle halten könnte. Doch kommen auf dem gewölbten Scheitel nicht selten auch sonst unregelmäßige Teilungen vor, die zur Bildung von dreiseitigen Zellen führen. Diese sehen oft einer Scheitelzelle täuschend ähnlich, werden aber alsbald wieder aufgeteilt, was sich an mehreren Objekten feststellen ließ. Es ist also nicht immer leicht, die Scheitelzelle zu erkennen, bevor sie Segmente abgegeben hat. Aber die abgebildeten Stadien beweisen auf alle Fälle, daß die Sproßscheitelzelle dieser Knospen so spät auftreten kann und daß die ersten Blätter nicht aus ihren Segmenten entstehen.

Die Wurzeln brechen ringsum am Rande der Knospenoberfläche aus den Seiten der Verdickung hervor, so daß sie nach allen Richtungen ausstrahlen. Zuerst und am raschesten entstehen sie auch hier in der Mitte der Vorderseite. Wenn die Knospen an der verlängerten Rhachis den Boden erreichen, so daß ihre Wurzeln sich weiter entwickeln können, so treiben sie sogleich aus; sonst aber stellen sie ihr Wachstum ein, ohne die angelegten Blätter zu entfalten, bleiben mitunter lange Zeit entwicklungsfähig und wachsen dann weiter, sobald sie Gelegenheit finden, sich zu bewurzeln. Gewöhnlich vertrocknen sie aber früher oder später und sind im allgemeinen viel weniger widerstandsfähig als die von Asplenium prolongatum.

Scolopendrium rhizophyllum (L.) Hk. und Fadyenia prolifera Hk.

An Aneimia rotundifolia möchte ich noch diese beiden Farne anschließen, die unter sich große Übereinstimmung in der Art der Knospenbildung aufweisen und auch bis zu einem gewissen Grade an die Vorgänge bei Aneimia rotundifolia erinnern.

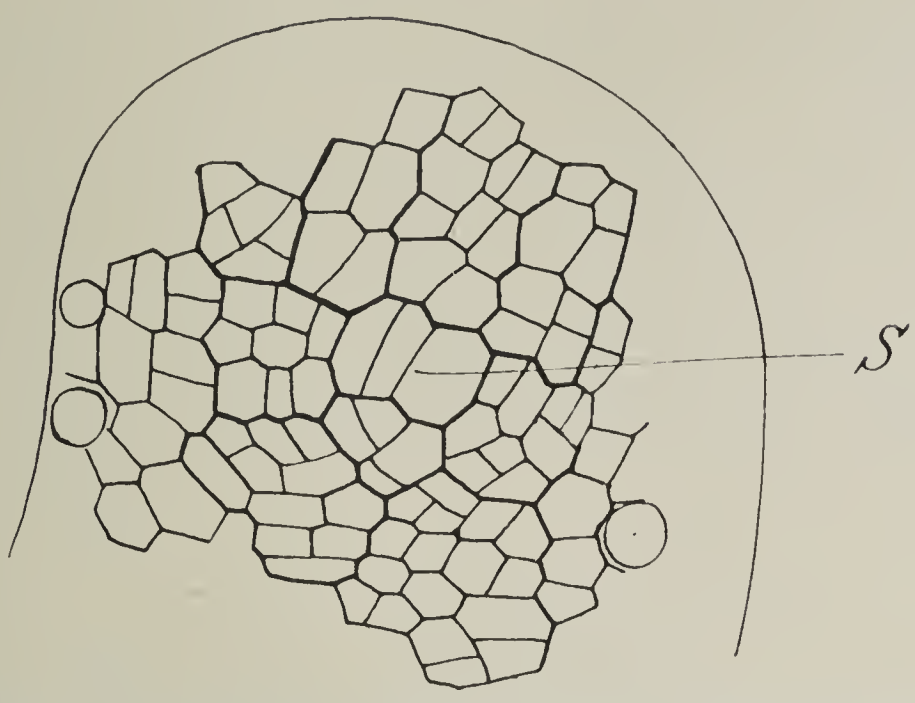


Fig. 20. Scolopendrium rhizophyllum. Junges Knospenstadium mit aufgeteilten Randzellen. *S* höchster Punkt der Anlage.

Scolopendrium rhizophyllum ist von den Amerikanern als „walking fern“ bezeichnet worden und Campbell[51]) sagt von ihm: „A single bud is formed at the tip of the slender leaf, which bends over until it takes root. From this terminal bud, another leaf grows and roots in the same way“.

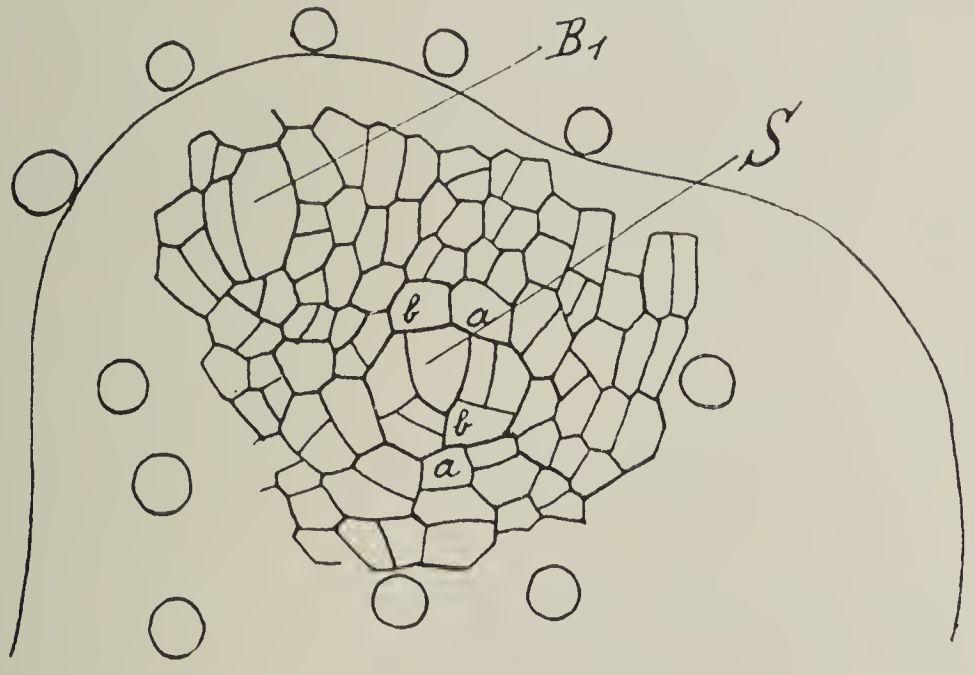


Fig. 21. Scolopendrium rhizophyllum. Junge Knospe mit Scheitelzelle *S* und einer Blattanlage B_1.

Die knospenden Blätter sind außerordentlich schlank. Ihre ungeteilte Spreite verschmälert sich aus breiterem Grunde zu einem unbedeutenden Saum, der an der lang ausgezogenen Mittelrippe bis zur Spitze des Blattes hinausläuft. Die jungen Blätter verlieren sehr früh die Scheitelzelle und wachsen darauf mit Randzellen weiter. Die seitlichen Randzellreihen bilden die Spreite, die aber an der Spitze selber nicht zur Ausbildung kommt, sondern dicht dabei plötzlich aufhört. Die Spitze beginnt dagegen, sich zu verdicken und schwillt bald zu einem kleinen, kugeligen Köpfchen an. Diese Gestaltveränderung kommt auch hier, wie in allen betrachteten Fällen in der Hauptsache durch ein ge-

steigertes Wachstum der Konvexseite zustande, weshalb die Reihe der Randzellen höher und höher gerückt wird, bis sie zuletzt vollständig über die Oberseite des Köpfchens hinweg läuft. Die Randzellen sind unterdessen aufgeteilt worden, aber ihre Umrisse lassen sich noch lange aus der Gruppierung der Zellen ablesen (Fig. 20). In der am höchsten gelegenen Zellgruppe entsteht hierauf die Sproßscheitelzelle, indem eine Zelle sich vergrößert und zwei Teilungen erfährt (Fig. 21 *a a*, *b b*), die ihr die gewöhnliche charakteristische Gestalt geben.

Es scheint, als ob sie nicht genau aus dem Mittelstück einer Randzelle hervorgehe, sondern eher aus einem der Konkavseite des Blattes zugekehrten Abschnitt. Seitlich vor der Scheitelgruppe sehen wir schon die erste Blattanlage. Ihre Scheitelzelle ist noch nicht gebildet, wohl aber ist die Mutterzelle, aus der sie hervorgehen wird, leicht und sicher zu erkennen (Fig. 21 B_1).

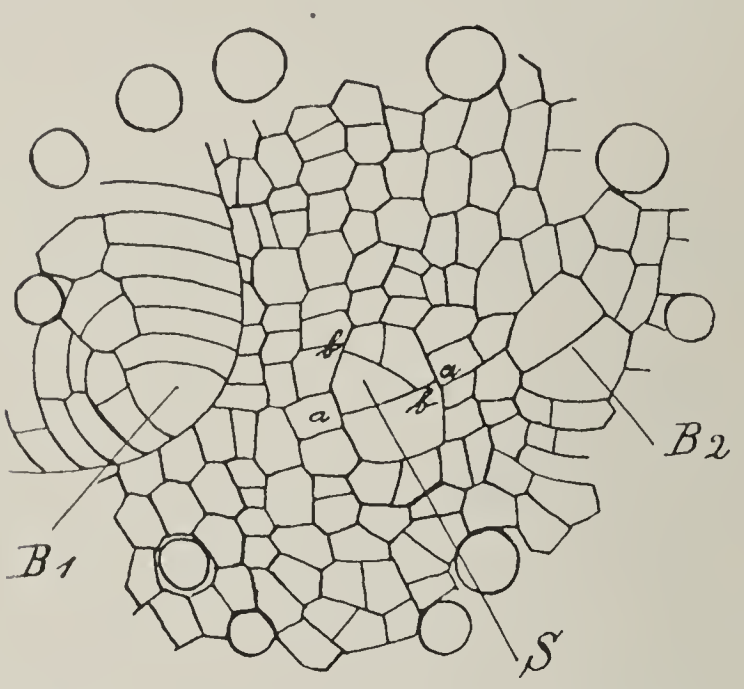


Fig. 22. Scolopendrium rhizophyllum. Knospe mit zwei Blattanlagen (B_1 und B_2), beide unabhängig vom Sproßscheitel aufgetreten. *S* Stammscheitelzelle.

Ein ähnliches Stadium haben wir in Fig. 22. Die Scheitelzelle scheint eher etwas jünger zu sein als in Fig. 21, denn ihre Schwesterzelle ist noch nicht so weit herangewachsen und geteilt, wie dort.

Dagegen ist hier die erste Blattanlage viel stärker entwickelt. Sie ist möglicherweise angelegt worden, ehe die Sproßscheitelzelle gebildet war, was uns ja nicht befremden würde, da wir einen ähnlichen Fall in Aneimia rotundifolia bereits kennen. Auch die zweite Blattanlage ist erkennbar als kleiner Zellhöcker mit zwei auffallend großen Zellen, von denen die eine wohl zur Scheitelzelle wird. Wir sehen also, daß auch bei Scolopendrium rhizophyllum die ersten Blätter nicht aus Segmenten der Sproßscheitelzelle, sondern aus dem meristematischen Gewebe in der Nähe des sich bildenden Sproßscheitels entspringen. An der zuletzt geschilderten Knospe sind es zwei. Ein drittes müßte hier wohl aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen, da das zweite Blatt schon so geringen Abstand von ihr hat. Es sind aber sicher auch Variationen möglich je nach der Stärke der Knospen. Die ersten Wurzeln entstehen endogen auf der Vorder- und Unterseite des Köpfchens.

Da die Knospen von Scolopendrium rhizophyllum von den Blättern gleich bei deren Abrollung auf den Boden getragen werden, entwickeln sie sich sogleich weiter. Sie treiben aber nicht sofort wieder ein knospendes Blatt, wie man aus der Darstellung von Campbell schließen müßte, sondern an all den jungen Pflänzchen, die ich aus Knospen hervorgehen sah, wurde zuerst eine ganze Anzahl von Primärblättern

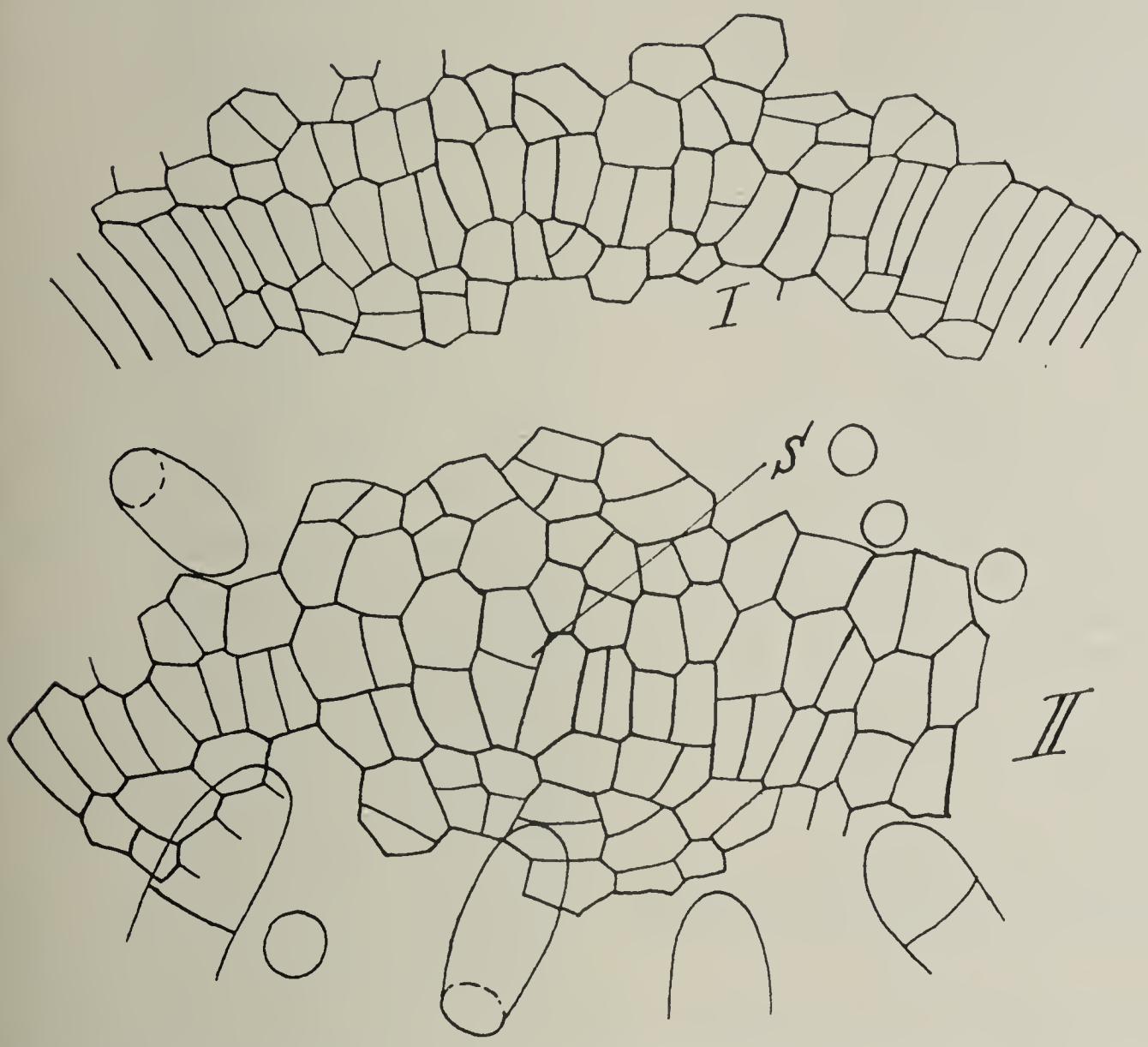


Fig. 23. Fadyenia prolifera. *I* Beginn der Knospenanlage. Randzellreihe noch nicht völlig aufgeteilt. *II* etwas älteres Stadium. Der flache Knospenhöcker deutlich vorgewölbt. Scheitelzelle noch nicht gebildet. *S* höchster Punkt des Höckers.

gebildet, die sukzessive größer wurden, an denen aber keine Verlängerung der Rhachis und keine Knospung eintrat. Erst wenn die Pflänzchen etwas erstarkt waren, gingen sie zur vegetativen Vermehrung über, ein Verhalten, dem wir bei anderen Farnen noch mehrmals begegnen werden. Die knospenden Blätter sind sehr häufig auch fertil.

Bei Fadyenia prolifera hingegen stehen die Sporophylle vollkommen aufrecht und bilden keine Knospen, was ja auch nutzlos wäre, da dieselben den Boden nicht erreichen könnten und darum zugrunde gehen müßten. Die sterilen Blätter aber entwickeln am Ende der Mittelrippe eine Knospe. Sie sind jedoch nicht schlank und biegsam

wie die von Scolopendrium rhizophyllum, sondern von der Basis bis zur Spitze ziemlich breit und von derb krautiger Textur. Dennoch erreichen die Knospen das Substrat ebenso sicher, wie die von Scolopendrium rhizophyllum, da die Blätter sich dem Boden dicht anschmiegen. Die beiden Aufgaben der Sporenbildung und der Adventivknospenbildung sind also hier auf Blätter von verschiedener Art und Stellung verteilt. Die Sporophylle haben entweder nie Knospen gebildet oder diese Funktion aufgegeben, da sie sich nicht mit ihrer Hauptaufgabe vertrug. Für die Verbreitung der Sporen ist gewiß ihre aufrechte Stellung von Vorteil, während sie für Knospen am ungünstigsten ist.

Die Blätter zeigen auch bei Fadyenia prolifera schon an ganz jungen Stadien Randwachstum an ihrer Spitze. Der Scheitel ist hier bedeutend breiter als bei Scolopendrium rhizophyllum und nimmt deshalb bei der Knospenbildung nicht die Gestalt eines Köpfchens an, sondern verdickt sich besonders in der Mitte. Die Randzellreihe, die an jungen Knospenstadien ebenfalls auf die Oberseite verlagert ist, läßt sich, wie Fig. 23 *I* zeigt, deutlich verfolgen, wird dann in ihrer Mitte, wo sich eine flache Erhöhung bildet (Fig. 23 *II*), zuerst aufgeteilt und bald wird aus der am höchsten liegenden Zellgruppe die Sproßscheitelzelle in bekannter Weise ausgeschnitten (Fig. 24). Die Entstehung der ersten Blätter und Wurzeln wurde nicht beobachtet, doch besteht kein Grund anzunehmen, daß sie in wesentlich anderer Weise erfolge, als bei den genauer untersuchten Farnen. Da die knospenden Blätter bei dieser Pflanze nicht in gewöhnlicher Weise verlängert sind, wird auch die Spreite nicht durch die Knospenanlage in ihrer Ausbildung beeinflußt. Ihre beiden Hälften entwickeln sich bis in die unmittelbare Nähe der Knospe sehr kräftig, so daß diese oft zuletzt sogar in einer tiefen Bucht zwischen den beiden Flügeln sitzt.

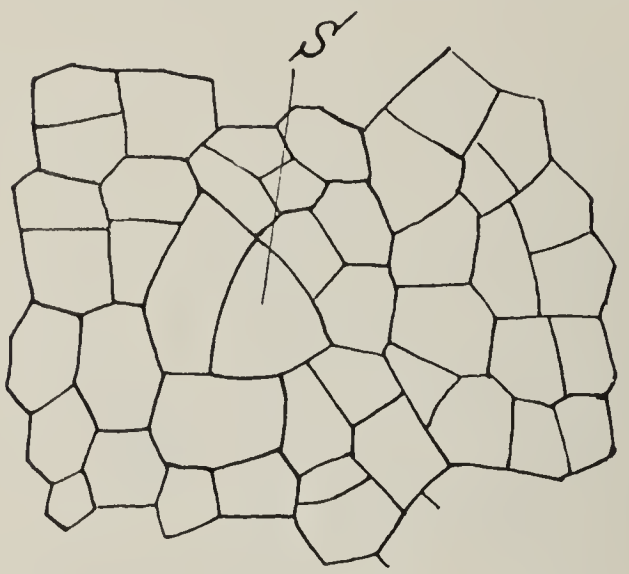


Fig. 24. Fadyenia prolifera. Scheitelgruppe einer jungen Knospe mit Scheitelzelle *S*.

Trichomanes pinnatum Hedw.

In ganz anderer Weise erfolgt die Anlage der Adventivknospen bei Trichomanes pinnatum Hedw. Die Spindel der einfach gefiederten Blätter setzt sich hier oft bis zu außerordentlicher Länge über die

Fiedern hinaus fort und erzeugt Knospen in großer Zahl (Fig. 46). Prantl[15]) sagt von ihnen: „Sie nehmen hier (am oberen Teile der Blattspindel) dieselbe Stellung ein, wie an den unteren Teilen die Seitenfiedern, die ihrerseits dem oberen Teile fehlen. Auch der Anschluß des Stranges der Adventivknospen an den der Spindel findet ebenso statt, wie von den Seitenfiedern.“ Diese Angabe entspricht vollkommen den Tatsachen, und es kommt nicht selten vor, daß nach erfolgter Anlage einer oder mehrerer Knospen, die genau wie die Fiedern zu beiden Seiten der Rhachis stehen und regelmäßig alternieren, die nächste Knospe durch eine Fieder ersetzt ist, worauf wieder Knospen gebildet werden.

Die Entwicklungsgeschichte der Knospen konnte an dem im Münchner Kryptogamenherbar vorhandenen Material nur zum Teil verfolgt werden, da sich die älteren Stadien nicht unbeschädigt aus den verhüllenden Haaren herauspräparieren ließen.

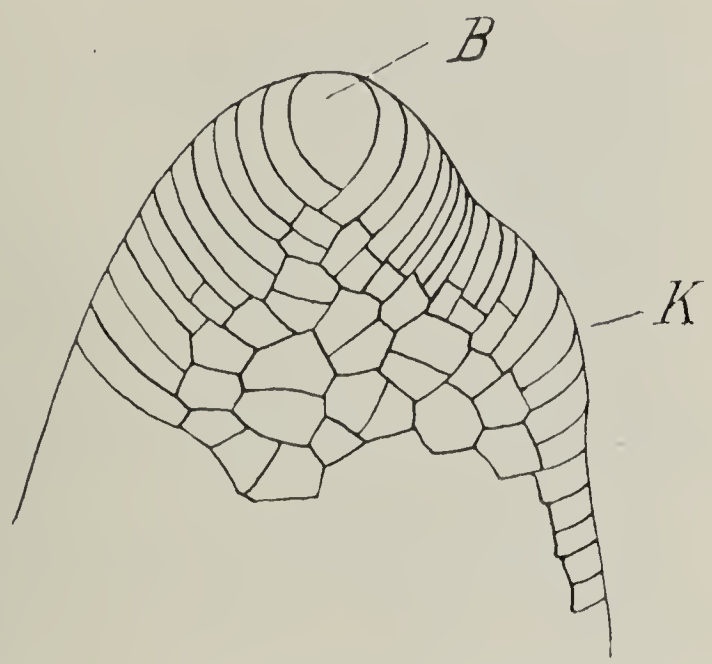


Fig. 25. Trichomanes pinnatum. Beginn der Knospenbildung aus der Randzellreihe. *K* Knospenhöcker. *B* Scheitelzelle des Mutterblattes.

Die Spitze der fortwachsenden Rhachis zeigt immer eine zweischneidige Scheitelzelle. Die jüngsten Knospenstadien sehen jungen Fiederanlagen zum Verwechseln ähnlich. Die Knospen entstehen aus den Randzellreihen, die an beiden Flanken der Rhachisspitze herunterlaufen. Eine kleine Gruppe von Randzellen erfährt ein gesteigertes Wachstum und wölbt sich bald deutlich vor (Fig. 25).

Die Blattspitze wird jedenfalls durch die Knospenbildung in ihrem Wachstum beeinflußt. Die Scheitelzelle segmentiert sich zwar lebhaft weiter, aber die Segmente vergrößern sich zunächst nur wenig, so daß die Blattspitze nur als ein dünner Kegel die rasch an Größe zunehmende Knospenanlage überragt und sich erst später verdickt und streckt (Fig. 26).

Die Randzellreihe teilt sich vorerst nur durch ganz regelmäßige antikline Längs- und Querwände, wobei die Mittelstücke ihre Gestalt nicht verändern. Erst wenn der Knospenhöcker nahezu seine definitive Größe erreicht hat, kommt es zur Bildung einer dreischneidigen Sproßscheitelzelle.

Die den Scheitel des Höckers einnehmende Randzelle vergrößert sich und es tritt in ihr eine antikline, schief verlaufende Querwand auf (Fig. 27 *a a*), der sich bald in der größeren der beiden entstandenen Zellen eine entgegengesetzt schiefe ansetzt.

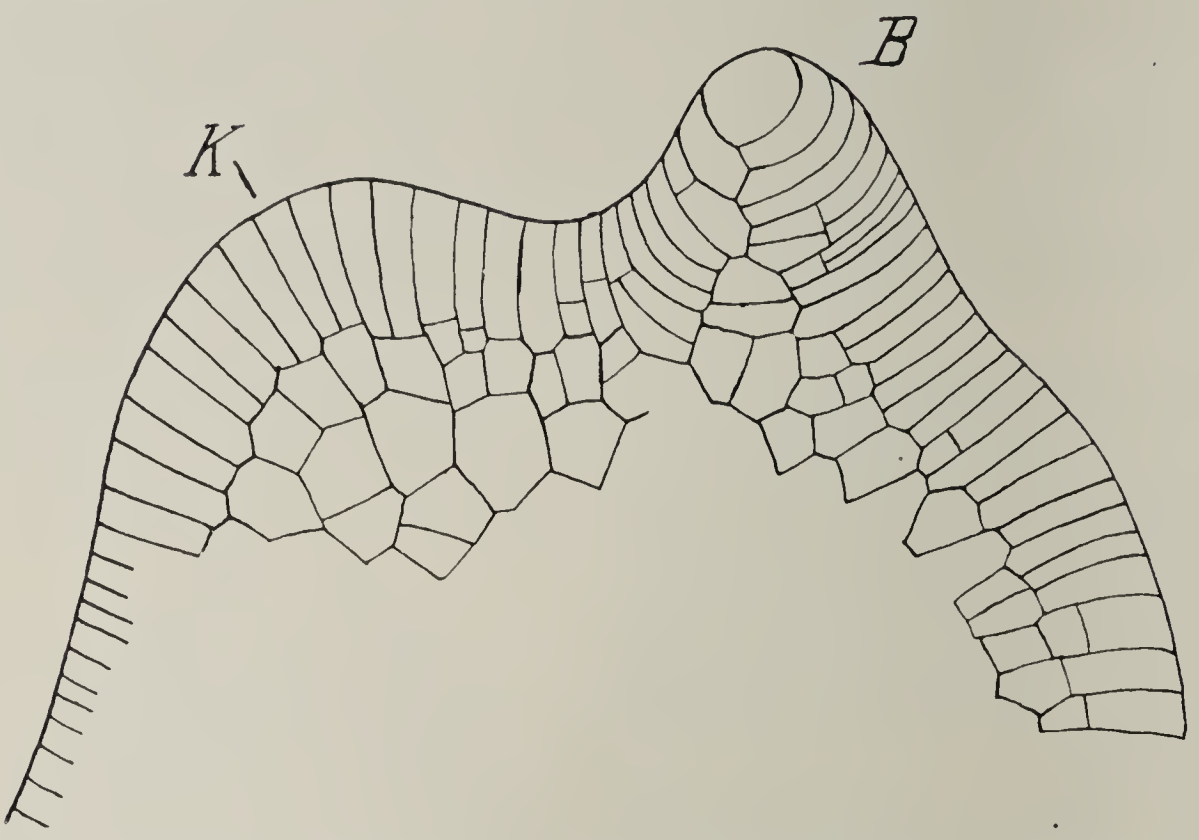


Fig. 26. Trichomanes pinnatum. *K* junge Knospenanlage. Randzellreihe immer noch unverändert über den Höcker weglaufend. *B* fortwachsende Spitze des Mutterblattes.

Durch diese neue Wand (*b b*) wird die Scheitelzelle herausgeschnitten. In der Abbildung ist schon eine weitere Teilung zu sehen

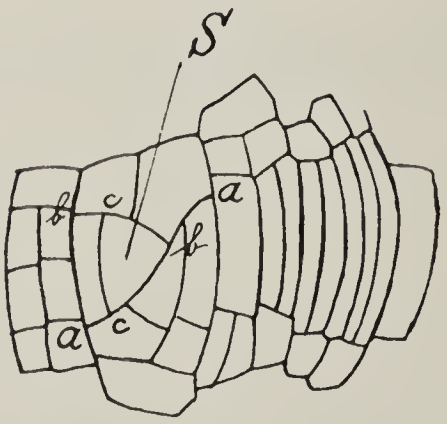


Fig. 27. Trichomanes pinnatum. Knospenscheitel. Durch die Wände *a a* und *b b* ist die Scheitelzelle *S* aus einer Randzelle ausgeschnitten. *c c* erste Segmentwand.

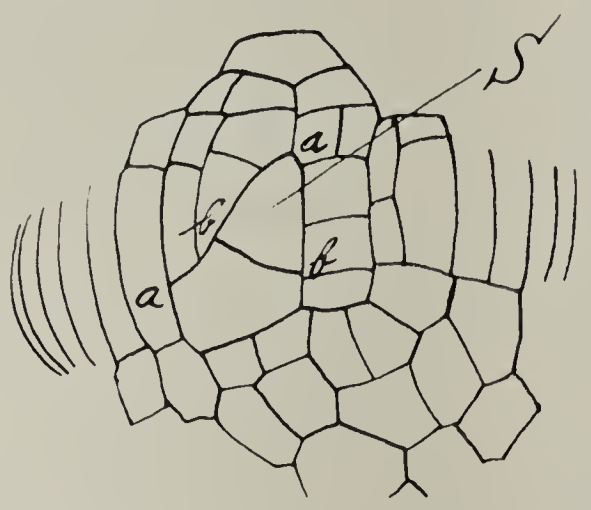


Fig. 28. Trichomanes pinnatum. Nächstältere Knospe vom gleichen Blatte wie Fig. 27. Die Scheitelzelle hat noch kein Segment abgegeben. Bezeichnung wie 27.

(*c c*), durch die ein erstes Segment entstanden ist. Fig. 28 stellt die nächst ältere Knospe des gleichen Blattes dar; doch sehen wir an dieser erst die Scheitelzelle gebildet und noch kein Segment abgegeben.

Die Knospen scheinen ungefähr in diesem Zustand in ein Ruhestadium einzutreten, wenn sie nicht mit dem Substrat in Berührung kommen. Da aber die langen Peitschen an den biegsamen Wedeln meist auf die Erde niederhängen und an deren Oberfläche hinkriechen, können viele Knospen gleich austreiben und entwickeln sich rasch zu jungen Pflänzchen. Zwischenstadien sind darum nur selten zu finden und aus diesem Grunde konnte nicht festgestellt werden, wo das erste Blatt auftritt. Die Zahl der an einer Rhachis entstehenden Knospen ist verschieden, beträgt aber an größeren Blättern oft 12—15. Die Pflanze besitzt also in ihren Knospen ein wirksames Mittel zur vegetativen Vermehrung, wenn auch meist nicht alle der angelegten Knospen zur Weiterentwicklung gelangen.



Fig. 29. Asplenium obtusilobum. Ausläufer mit sieben Knospen, von der Mutterpflanze abgetrennt. Die ältesten Knospen haben schon mehrere Laubblätter aber noch keine Ausläuferblätter getrieben.

Asplenium obtusilobum Hk.

Eine der interessantesten und auffallendsten Formen der vegetativen Vermehrung finden wir bei Asplenium obtusilobum Hk., einem kleinen zierlichen Farne der Darea-Gruppe, der zuerst auf den Inseln Tanna und Aneityum (Neu-Hebriden) gesammelt wurde und in den Gewächshäusern des hiesigen bot. Gartens kultiviert wird.

Hier werden nämlich eigenartige, grüne Ausläufer gebildet, die nacheinander in regelmäßigen Abständen von einigen Zentimetern mehrere Knospen hervorbringen können, während sie an der Spitze weiterwachsen (Fig. 29).

Schon Hooker[5]) bildete diese seltsame Asplenium-Art ab und betrachtete die Ausläufer als Wurzeln („radice fibrosa stolonifera“).

Sonst scheint das kleine Pflänzchen der Aufmerksamkeit der Botaniker ganz entgangen zu sein, bis Goebel[43]) auf dasselbe hinwies und zeigte, daß wir es hier nicht mit Wurzel- oder Sproß-Ausläufern, sondern mit Blättern zu tun haben, die ihre Spreite nicht ausbilden und zu Ausläufern geworden sind. Die Arbeitsteilung, welche wir schon bei Asplenium prolongatum Hk. in verschiedenen Abstufungen eintreten sahen, hat also hier ihr höchstes Maß erreicht. Die gewöhnlichen Blätter sind normale gefiederte Laubblätter mit einer Endfieder und ohne Adventivknospen; sie besorgen die Assimilation und die Sporenbildung und stehen aufrecht. Die Ausläuferblätter hingegen tragen keine Fiedern, sondern es wird bei ihnen nur die Spindel ausgebildet, ohne jede Andeutung einer Spreite. Sie können also für die Assimilation kaum mehr wesentlich in Betracht kommen und an der Sporenbildung überhaupt nicht teilnehmen. Ihre einzige Aufgabe ist die vegetative Vermehrung der Pflanze durch Adventivknospen, die sie in ausgiebiger Weise vollziehen, indem jeder Ausläufer 3—6 oder mehr Knospen produzieren kann.



Fig. 30. Asplenium obtusilobum. Ausläuferblätter, die zuerst eine Anzahl Fiedern gebildet haben und dann fiederlos weiter gewachsen sind.

Die Ausläufer neigen sich, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, zur Erde, auf der sie weithin kriechen. Die Knospen kommen so mit dem Boden in Berührung und wachsen sofort zu selbständigen Pflänzchen heran.

Die beiden Blattformen werden von der Pflanze in periodischem Wechsel hervorgebracht und zwar in einer Vegetationsperiode immer zuerst eine Anzahl Laubblätter und darauf sogleich einige Ausläufer-

blätter. Deren erstes trägt nicht selten noch einige Fiedern und stellt also eine Übergangsform dar. Eine solche wurde bereits von Hooker[5]) abgebildet, nämlich ein Ausläufer mit einer einzigen Fieder und einer Knospe, über der dann das fortwachsende Stück abgebrochen war. Goebel[49]) fand ein Blatt, das an seiner Basis zwei Fiedern trug und an der Spitze zum Ausläufer geworden war. Auch ich fand solche Formen und zwar in großer Zahl und in allen Abstufungen (Fig. 30).

Sie scheinen an den Exemplaren, von denen ich mein Untersuchungsmaterial nahm, infolge der störenden Eingriffe häufiger aufgetreten zu sein. Rückkehr eines Ausläufers zur Laubblattform wurde dagegen nicht beobachtet.

Schon diese Übergangsformen allein beweisen die Blattnatur der Ausläufer. Dazu kommt die Übereinstimmung ihres anatomischen Baues mit dem des Blattstiels (Goebel[49]). Auch ist ihre Stellung an der Sproßachse genau die gleiche, wie die der Laubblätter; sie wachsen wie diese mit einer zweischneidigen Scheitelzelle und sind an der Spitze in gleicher Weise eingerollt. Die beiden Blattformen sind überhaupt nicht voneinander zu unterscheiden, bis die Laubblätter ihre Fiedern zu entfalten beginnen.

Zu all dem kann ich als weiteren Beweis hinzufügen, daß es mir gelungen ist, eine Blattanlage die sonst zu einem Laubblatt geworden wäre, direkt in einen Ausläufer umzuwandeln, worauf ich unten zurückkommen werde.

Es fragt sich nun, wie die Knospen an diesen Ausläufern gebildet werden, ob sie aus der Blattscheitelzelle hervorgehen, wie bei Ad. Edgeworthii, oder ob sie in der Nähe der Spitze auftreten. Im ersten Falle müßte die Fortsetzung eines Ausläufers jeweilen durch das erste Blatt der angelegten Knospe gebildet werden. Jeder Ausläufer wäre dann durch eine Verkettung von Ausläuferblättern entstanden, wie die bei Asplenium prolongatum beschriebenen, und würde also ein Blattsympodium darstellen. Im zweiten Falle könnte der Ausläufer an seiner Spitze ungestört weiter wachsen und wäre ein Monopodium. Mir schien das erste zunächst wahrscheinlicher und auch Goebel[49]) hatte die Ausläufer so aufgefaßt, ohne jedoch die Frage bestimmt zu entscheiden, da er die feineren Entwicklungsvorgänge nicht untersucht hatte.

Ich begann darum nach den ersten Teilungsstadien in der Blattscheitelzelle zu suchen, aber umsonst. An über 80 untersuchten Spitzen von Ausläuferblättern fand ich keinen einzigen Scheitel, der ein ähnliches Bild gegeben hätte, wie die ersten Stadien der Knospen von

Adiantum Edgeworthii. Es war vielmehr fast ausnahmslos eine ungestörte zweischneidige Blattscheitelzelle vorhanden.*)

Ich habe daraus die Überzeugung gewonnen, daß hier nicht der Blattscheitel zum Sproßscheitel wird, sondern daß vielmehr das Ausläuferblatt unausgesetzt weiter wächst, während die Knospen unmittelbar hinter seiner Spitze auf der Oberseite in regelmäßigen Abständen gebildet werden. Man findet die jungen Knospenanlagen am sichersten, wenn man eine freipräparierte Ausläuferspitze von der Seite betrachtet. Die Stelle, an der sich eine Knospe zu bilden anfängt, wölbt sich nämlich ein wenig über die Umgebung vor. Dadurch wird die sonst durchaus regelmäßige Linie, welche die schneckenförmig eingerollte Blattspitze auf der Oberseite (Konkavseite) begrenzt, unterbrochen. Da die Blattoberseite und die Oberfläche der jungen Knospenanlage in entgegengesetztem Sinne gewölbt sind und sich auch die geringste Störung im Verlauf dieser Schneckenlinie sofort bemerkbar macht, fällt es nicht schwer, die ersten Anfänge der Knospenbildung aufzufinden. Fig. 31 stellt die jüngste Knospenanlage dar, die ich mit Bestimmtheit als solche erkennen konnte.

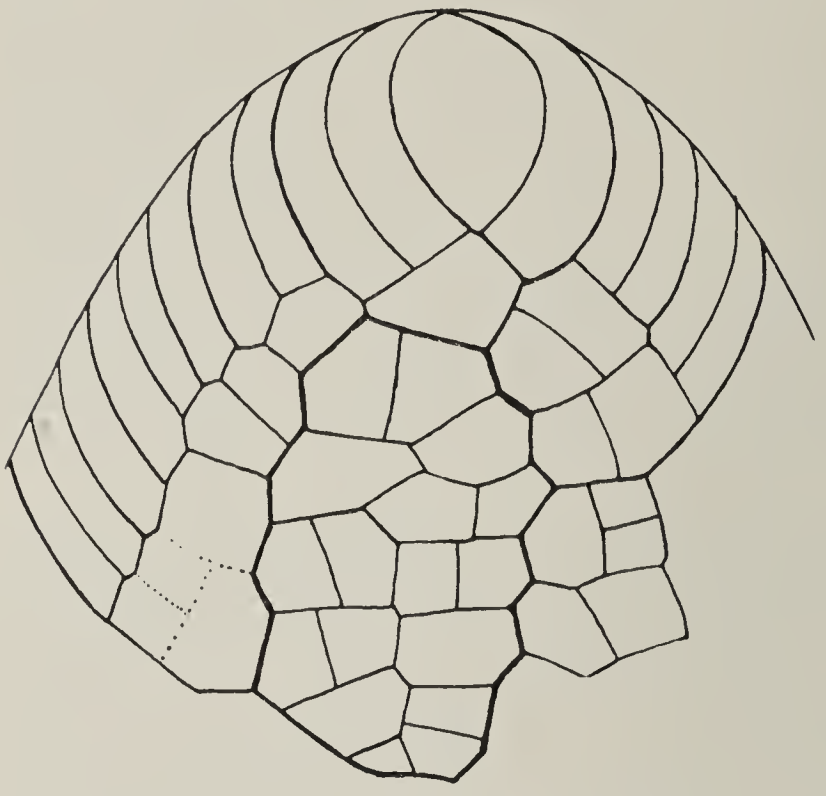


Fig. 31. Asplenium obtusilobum. Beginn der Knospenbildung. Die sich vorwölbende Zellgruppe stärker eingefaßt. *B* Scheitelzelle des Mutterblattes.

Die Hervorwölbung der in Frage kommenden Zellgruppe ist hier aber noch sehr gering, so daß schon einige Übung dazu gehört, den Unterschied gegenüber einer unveränderten Blattspitze zu erkennen; aber das ganze Ende des Ausläuferblattes erscheint etwas verdickt, da auch auf der konvexen Unterseite des Ausläufers, genau dem Orte der Knospenbildung gegenüber, eine Stelle sich schwach vorzuwölben beginnt und die Anlage der ersten Wurzel verrät.

Die vorgewölbte Zellgruppe der Blattoberseite erscheint in der Flächenansicht ziemlich scharf umschrieben und gehört, wie aus der

---

*) Auf die wenigen beobachteten unwesentlichen Unregelmäßigkeiten kommen wir nachher zu sprechen.

Figur zu erkennen ist, dem viertletzten der von der Blattscheitelzelle abgegebenen Segmente an. Die einzelnen Segmente, von denen jedes zur doppelten Größe des nächst jüngeren herangewachsen ist, sind leicht zu erkennen und vollkommen normal, woraus sich ergibt, daß die Scheitelzelle nie aufgehört hat, sich regelmäßig zu segmentieren, die fragliche Zellgruppe also nicht direkt aus ihr hervorgegangen sein kann, etwa durch vorübergehende Aufteilung, sondern einem Segmente entstammt. Eine Knospenscheitelzelle ist noch nicht gebildet; die Zellen der jungen Anlage sind vielmehr ganz unregelmäßig gestaltet, wie es sich eben durch Teilung des Segmentabschnittes ergab. Allerdings ist darunter auch eine dreiseitige Zelle vorhanden, die man bei oberflächlicher Betrachtung wohl für eine Sproßscheitelzelle halten könnte; aber sie hat nur zufällig diese Form erhalten und ist, wie sich aus der Seitenansicht ergab, nicht dreiseitig-pyramidal, sondern prismatisch. Wenn die Sproßscheitelzelle wirklich so früh schon auftreten würde, so müßte sie sich auf allen älteren Stadien wieder finden lassen. Meine Untersuchungen haben aber ergeben, daß selbst an beträchtlich weiter entwickelten Knospenanlagen eine Sproßscheitelzelle noch nicht gebildet ist.

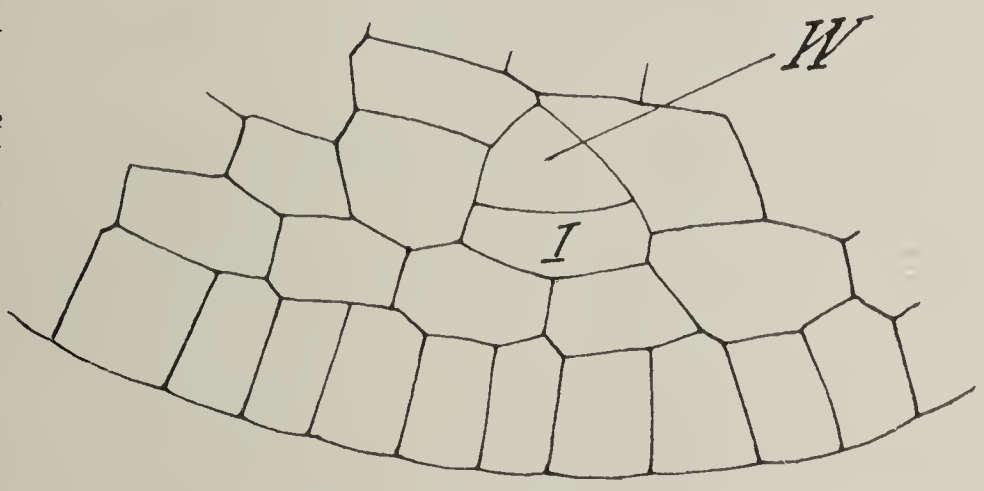


Fig. 32. Asplenium obtusilobum. Erste Wurzelanlage des in Fig. 31 dargestellten Knospenstadiums. *W* Scheitelzelle der Wurzel. *I* erstes Haubensegment.

Es ist also an dieser Knospenanlage noch keinerlei Gliederung vorhanden und man könnte darum überhaupt bezweifeln, ob dieser kaum erkennbare Gewebehöcker den Anfang einer Knospe bilde, wenn ich nicht von diesem Zustand an bis zur fertigen Knospe eine vollständig lückenlose Reihe aller Zwischenstufen gefunden hätte. Außerdem hat hier bereits die Anlage der ersten Wurzel begonnen. Wie schon angeführt, sehen wir dem Gewebehöcker gegenüber auf der Konvexseite des Ausläufers ebenfalls eine schwache Wölbung, die hier noch schwerer zu erkennen ist, da sie mit der Krümmung der Unterseite des Blattes gleichsinnig verläuft.

Unter ihrem höchsten Punkte liegt im Innern des Gewebes eine dreiseitig-pyramidale Zelle, die eben erst gebildet wurde, nach außen aber bereits ein flaches Segment abgegeben hat. Es ist kaum zu be-

zweifeln, daß diese Zelle die Scheitelzelle der ersten Wurzel ist, die immer an dieser Stelle entsteht, und daß die nach außen abgegebene Zelle das erste Haubensegment darstellt. Die Zellgruppe (Fig. 32) wurde im optischen Längsschnitt mit dem Prisma gezeichnet und zwar von beiden Seiten und es ergab sich beide Male genau dasselbe Bild, so daß eine Täuschung ausgeschlossen ist. Die junge Wurzelanlage ist nach außen noch von zwei Zelllagen überdeckt; sie ist also in der dritten Zelllage entstanden.

An den Flanken des Ausläufers stehen schon bei diesem Knospenstadium einige Papillen. Sie bilden sich zuerst zu beiden Seiten des

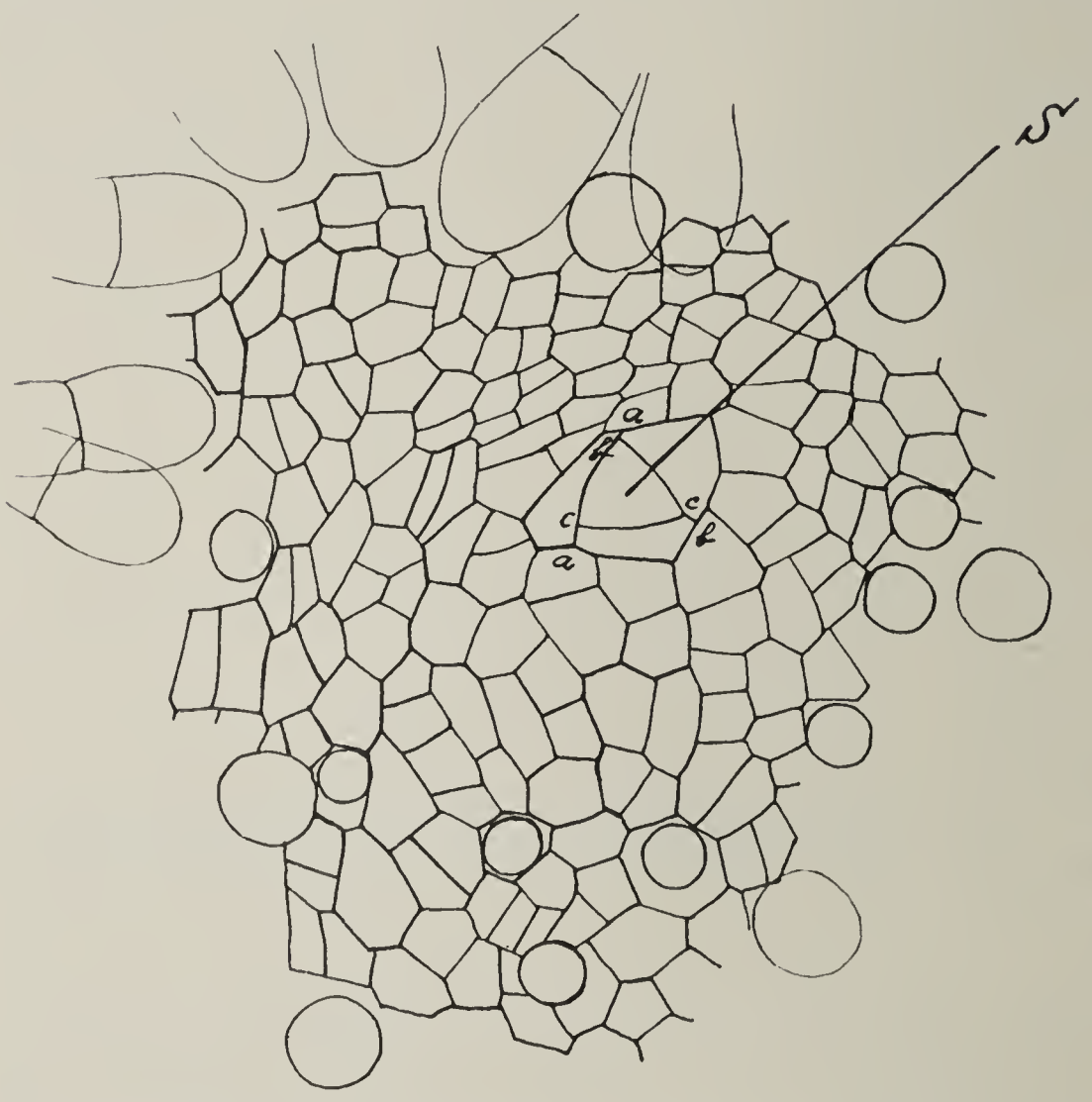


Fig. 33. Asplenium obtusilobum. Junge Knospe mit eben erst gebildeter Scheitelzelle *S*. Die Kreise sind die Ansatzstellen der jüngsten Haare am Knospenscheitel.

Gewebehöckers der Oberseite, krümmen sich von Anfang an seinem höchsten Punkte zu und werden nachher zu mehrzelligen Haaren mit keulenförmiger Endzelle.

Die nächst älteren Knospenstadien zeigen nicht viel Neues. Die Blattscheitelzelle hat inzwischen neue Segmente abgegeben, und die Knospenanlage ist darum weiter von ihr entfernt. Der Gewebehöcker ist etwas größer geworden und seine Umrisse haben sich verwischt. Es läßt sich darum nicht mit voller Sicherheit feststellen, ob die Anlage einem einzigen Segment entstammt oder auch auf benachbarte übergreift. Dies scheint aber das Wahrscheinlichere zu sein. Die jungen

Haare zu beiden Seiten der Knospenanlage haben sich vergrößert und es treten nun auch auf der Oberseite des Ausläufers unmittelbar vor und hinter dem Höcker welche auf, so daß dieser bald von einem Kranze von kleineren und größeren Papillen umgeben ist, die alle nach dem zukünftigen Sproßscheitel hinweisen. Eine Sproßscheitelzelle und Blattanlagen sind noch nicht vorhanden, doch erscheinen die Zellen, die den höchsten Punkt der Wölbung einnehmen, in der Richtung der Wachstumsachse der Wucherung gestreckt.

Die Anschwellung auf der Konvexseite des Ausläufers, welche die Wurzelanlage enthält, ist viel stärker geworden; sie wächst bedeutend rascher als der Sproßhöcker. Die beiden die Anlage bedeckenden Zellschichten wachsen ziemlich lange mit und werden von der jungen Wurzel verhältnismäßig spät durchbrochen. Diese wird also von ihnen schützend umhüllt, bis sie soweit erstarkt ist, daß durch die Wurzelhaube ihre jüngsten Partien genügend gegen Schädigungen gesichert sind. Die Epidermis trägt auch über der Wurzelanlage zahlreiche Haare.

Erst wenn der fortwachsende Ausläufer sich bald wieder anschickt, eine neue Knospe anzulegen, kommt es endlich am Gewebehöcker auf der Oberseite des Ausläuferblattes zur Bildung einer Sproßscheitelzelle. Eines der jüngsten Stadien mit deutlicher dreiseitig-pyramidaler Scheitelzelle ist in Fig. 33 abgebildet.

Auf dem Gewebehöcker sitzt hier eine Zellgruppe, die sofort auffällt: aus einer in der Flächenansicht polygonalen Zelle ist durch die drei Wände *aa, bb* und *cc* eine Zelle mit dreieckiger Außenfläche herausgeschnitten worden, die noch keine weiteren Teilungen erfahren hat. Diese Zelle nimmt genau den höchsten Punkt der Wölbung ein. Die jüngsten Haare, von denen in der Figur nur die Ansatzstellen angegeben sind, sprossen alle in ungefähr gleicher Entfernung von ihr aus dem Zellhöcker hervor. Die älteren Haare, die nicht gezeichnet sind, da sie zum größten Teil wegpräpariert werden mußten, um das Zellnetz sichtbar zu machen, kreuzten sich alle über dieser Zellgruppe, sofern sie nicht in ihrer natürlichen Lagerung gestört waren. Die dreieckige Zelle zeichnet sich durch ihre Größe vor allen anderen aus und hat die charakteristische dreiseitig-pyramidale Gestalt, die nur den Sproßscheitelzellen zukommt. Es ist also ganz zweifellos, daß dies die Sproßscheitelzelle der jungen Knospe ist, die durch die drei bezeichneten Teilungswände soeben aus einer gewöhnlichen Zelle auf dem Scheitel des Höckers herausgeschnitten wurde und noch kein Segment abgegeben hat, seit sie ihre typische Form annahm.

Eine ungefähr gleich weit entwickelte Knospe stellt Fig. 34 dar. Die Zeichnung ist nach einem Präparat gemacht, an welchem sich die Stelle, an der sich die Scheitelzelle befinden mußte, aus der Anordnung und Lagerung der Haare mit mathematischer Genauigkeit bestimmen ließ. Wirklich fand sich an dem fraglichen Punkte eine dreischneidige Zelle, die durch ihre Größe, sowie durch die Größe des Zellkerns sofort auffiel. Sie und die ganze Gruppe, der sie angehört und die den Scheitel des Knospenhöckers einnimmt, waren durch einen viel dichteren Inhalt ausgezeichnet, der sich mit den Aufhellungsmitteln nur unvollkommen entfernen ließ.

Auch hier ist die Scheitelzelle aus einer von der Fläche betrachtet polygonalen Zelle herausgeschnitten worden und zwar durch die Wände *aa* und *bb*. Die beiden Stücke, die dabei übrig blieben, haben bereits eine weitere Teilung erfahren, während die Scheitelzelle selber auch in diesem Falle noch kein Segment abgegeben hat.

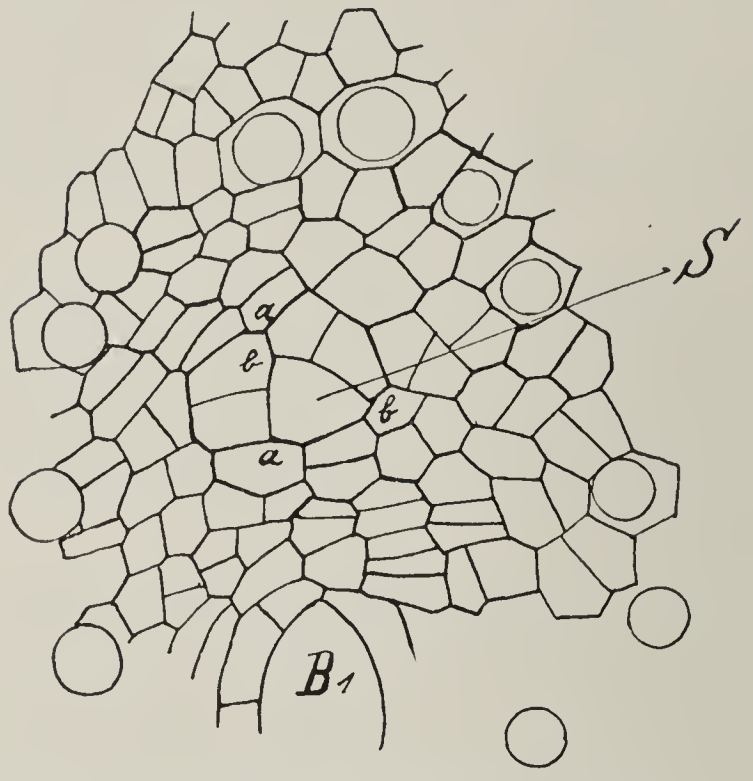


Fig. 34. Asplenium obtusilobum. Knospe mit durch die Wände *aa* und *bb* ausgeschnittener Sproßscheitelzelle *S* und der ersten Blattanlage B_1.

In geringer Entfernung von der Sproßscheitelzelle sehen wir bereits die erste Blattanlage (B_1), die bei der Präparation zum Teil beschädigt wurde und darum nicht vollständig gezeichnet werden konnte. Sie kann nach dem Vorangegangenen unmöglich aus einem Segment der Sproßscheitelzelle hervorgegangen sein, sondern ist einfach in der Nähe der Stelle, wo diese sich bildete, aus dem meristematischen Komplex hervorgesproßt.

Man könnte nun einwenden, es seien vielleicht doch bereits Segmente vorhanden, aber durch die in ihnen eingetretenen Teilungen so verzerrt, daß man sie nicht mehr nachweisen kann. Dem müßte ich aber entgegenhalten, daß ich bei der Knospe von Asplenium obtusilobum überall, wo eine Scheitelzelle schon längere Zeit in Tätigkeit war, mindestens drei, meist aber vier Segmente mit voller Bestimmtheit erkennen konnte. Hier aber sind die Zellen auf dem Scheitel und in seiner unmittelbaren Umgebung noch sehr deutlich zu kleinen Gruppen geordnet, indem die älteren Wände etwas stärker hervortreten als die

zuletzt entstandenen, so daß man ihre Entstehungsfolge leicht erkennen kann. Daraus ergibt sich, daß von einer starken Verzerrung keine Rede sein kann, sondern daß die Scheitelzelle tatsächlich erst durch die beiden letzten Teilungen gebildet wurde.

Das erste Blatt der Knospe entsteht also auch hier, wie bei Adiantum Edgeworthii, nicht an der Sproßachse, sondern an dem meristematischen Gewebehöcker, der den Anfang der Knospenbildung darstellt, und zwar zu einer Zeit, wo erst die Scheitelzelle des Sprosses gebildet wird. Die Bildung des Blattes wird eingeleitet durch ein stärkeres Wachstum einer Zellgruppe, in der alsbald aus einer besonders groß gewordenen Zelle eine zweischneidige Scheitelzelle ausgeschnitten wird. Die Blattscheitelzelle segmentiert sich in viel rascherem Tempo als die Knospenscheitelzelle, so daß der Blatthöcker bald die schwache Hervorwölbung des Sproßscheitels an Größe bedeutend übertrifft.

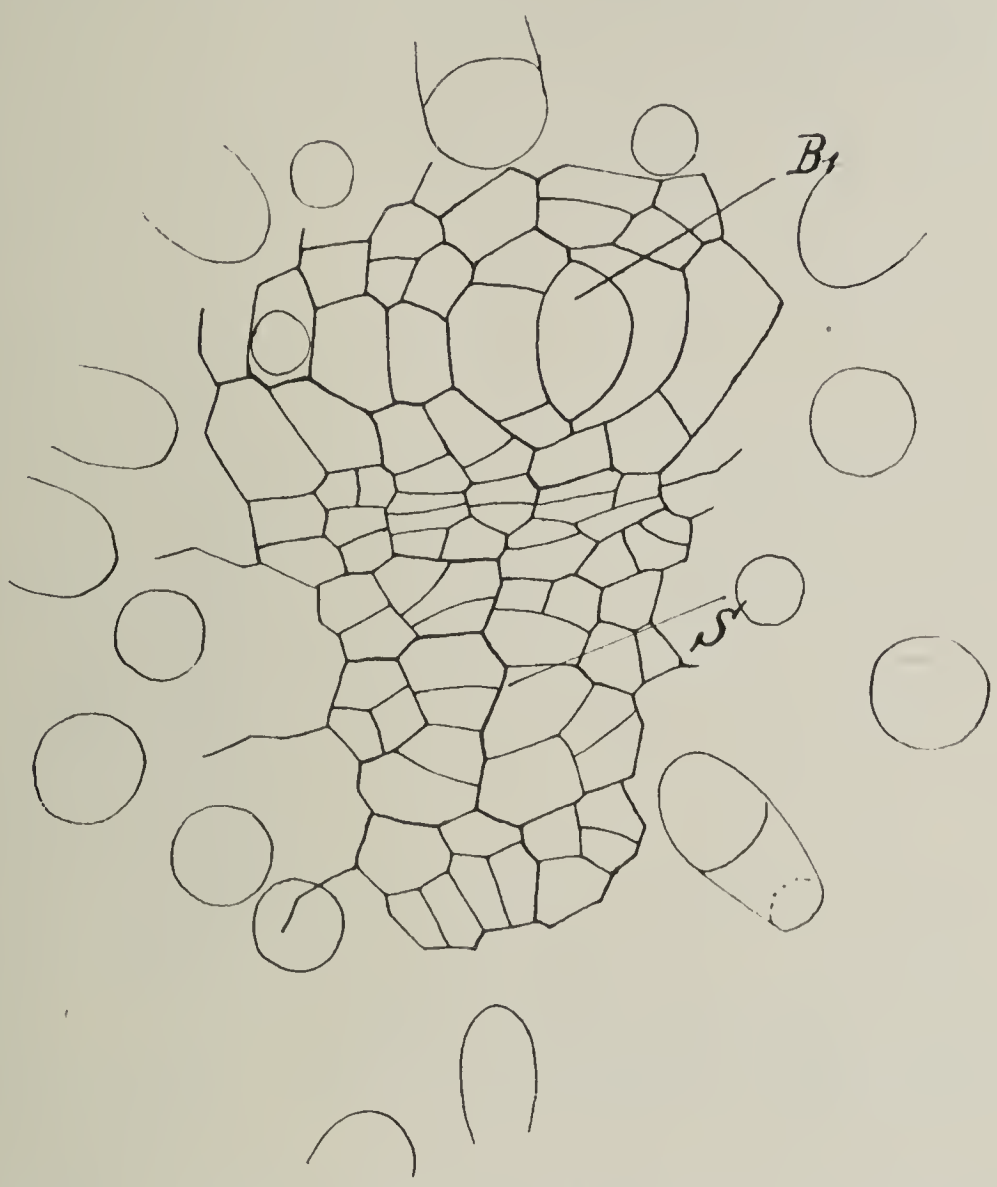


Fig. 35. Asplenium obtusilobum. Knospe mit jüngster Blattanlage B_1. S höchster Punkt des Sproßhöckers.

Die Scheitelzellen des Sprosses und des ersten Blattes scheinen ungefähr gleichzeitig angelegt zu werden. Wenn man eine größere Anzahl von Knospen dieser Entwicklungsstufe untersucht, findet man nämlich sowohl Fälle, bei denen zwar eine Sproßscheitelzelle, aber noch keine Blattanlage vorhanden ist, als auch umgekehrt solche, die eine Blattscheitelzelle zeigen, ohne daß sich eine Sproßscheitelzelle nachweisen ließe.

Das jüngste Stadium einer Blattanlage, das ich bei Asplenium obtusilobum fand, ist in Fig. 35 abgebildet.

Die zweischneidige Scheitelzelle ist vorhanden, hat aber noch keine Segmente abgegeben. Auf dem Höcker, der zur Sproßachse wird, ist bei dieser Knospenanlage eine Zelle zu sehen, die man allenfalls für die Sproßscheitelzelle nehmen könnte. Sie kann aber ebensogut nur zufällig ungefähr dreiseitige Gestalt haben; dann wäre hier noch keine dreischneidige Scheitelzelle vorhanden, und ihre Ausbildung würde erst durch die nächsten Zellteilungen erfolgen.

Ob bei Asplenium obtusilobum ein zweites Blatt in dieser Weise angelegt werden kann, möchte ich nicht entscheiden; doch scheint es mir nach dem, was ich beobachten konnte, in der Regel nicht der Fall zu sein. Fig. 36 zeigt einen Knospenscheitel mit der Anlage des zweiten Blattes, die hier im vierten Segment (von der Scheitelzelle aus gezählt) aufgetreten ist.

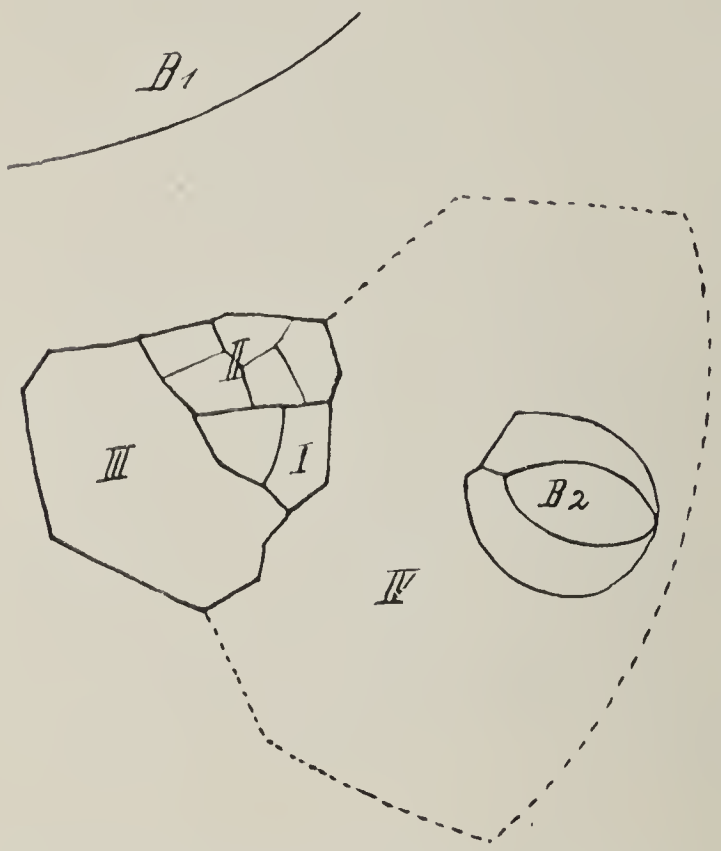


Fig. 36. Asplenium obtusilobum. Knospenscheitel mit zwei Blattanlagen, die zweite B_2 im Segment *IV*. Vom ersten Blatt (B_1) ist nur die innere Grenze angedeutet.

Die Segmente *III* und *IV* sind nur in Umrissen gezeichnet. Das erste Blatt der Knospe hatte bereits eine solche Größe erreicht, daß es nicht mehr in die Zeichnung aufgenommen werden konnte. Wie viele Segmente die Sproßscheitelzelle im ganzen schon abgegeben hatte, war nicht mehr zu erkennen. Überhaupt ist die Untersuchung um so schwieriger, je älter die Knospen werden, denn die rasch wachsenden Blattanlagen vergrößern die junge Knospe so sehr, daß das Zellnetz sich mit stärkeren Vergrößerungen nicht mehr überblicken läßt. Auch ist die Knospe in diesem Alter von einem Schopf von schützenden Paleen und Haaren mit schleimführenden keuligen Endzellen so dicht umhüllt, daß es nur selten gelingt, den Scheitel und die Blattanlagen dem Auge sichtbar zu machen, ohne sie zu verletzen. Diese Paleen und Haare haben jedenfalls hauptsächlich die Aufgabe, die zarten Gewebe des Knospenscheitels vor dem Vertrocknen zu bewahren, denn das fortwachsende Ausläuferblatt hat sich jetzt soweit abgerollt, daß die Knospe vollkommen frei liegt und also jedes anderen Schutzes entbehrt. Die dichte Bedeckung der Knospe ist um so auffallender, als sonst der ganze Ausläufer fast vollständig kahl ist und nur ganz vereinzelte

schwache Paleen trägt. Nur auf seinen beiden Seitenkanten bilden sie zwei regelmäßige Längsreihen und vermögen hier, solange der Ausläufer noch eingerollt ist, den jüngsten Teilen desselben auf den Flanken, die sonst freiliegen würden, einen nicht unbeträchtlichen Schutz zu gewähren. Während auf der Oberseite des Ausläuferblattes die junge Knospe sich in der eben geschilderten Weise weiter entwickelt, wächst auch die erste Wurzel auf der gegenüberliegenden Seite heran. Auch die Zellen des Blattparenchyms neben und hinter der Wurzelscheitelzelle, die natürlich sich alle noch im embryonalen Zustande befinden, nehmen an dem Wachstum der Wurzel teil, indem sie sich in der Wachstumsrichtung der Wurzel beträchtlich strecken und mehrfach teilen. Dadurch wird die ganze Wurzelanlage gleichsam aus dem Körper des Ausläufers hinausgerückt und sitzt nun auf einem kurzen Gewebefortsatz, den man als Rhizophor bezeichnen könnte. Dabei ist die Wurzelanlage immer noch von den Zellschichten bedeckt, von denen sie wegen ihrer endogenen Entstehung von Anfang an überlagert war, und die mit ihr im Wachstum Schritt hielten. Diese Zelllagen werden nun von der Wurzel durchbrochen und schrumpfen zu einem Kragen zusammen, aus welchem sich die kegelförmige Wurzelspitze erhebt (Fig. 37).

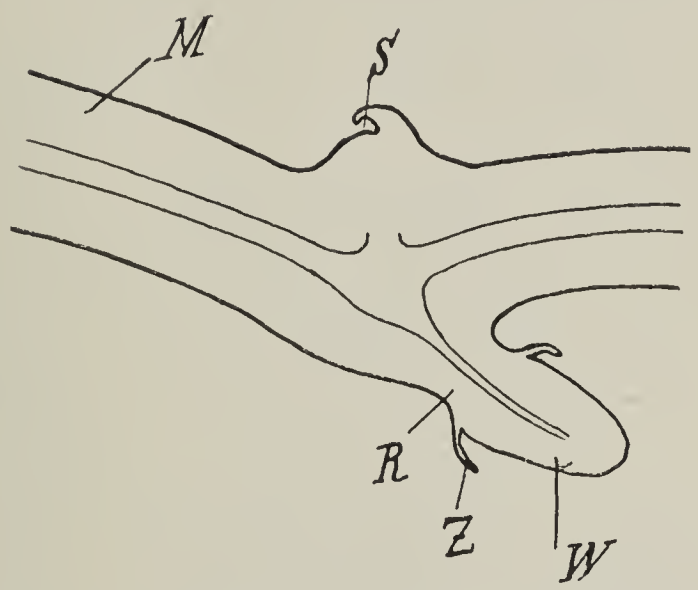


Fig. 37. Asplenium obtusilobum. Längsschnitt durch eine ältere Knospe. wobei eine Wurzel *W* getroffen ist. *R* Rhizophor. *Z* abgehobene und durchbrochene Zellschichten, die die Wurzelanlage überdeckten. *S* Knospenscheitel. *M* Mutterblatt.

Dieser Kragen bezeichnet ungefähr die Grenze zwischen dem halsförmigen Rhizophor und der eigentlichen Wurzel, die sich nun mit braunen Wurzelhaaren bedeckt, soweit sich die abgehobenen Zellschichten von ihr getrennt haben.

Zu der ersten Wurzel haben sich inzwischen weitere gesellt. Sie reihen sich ihr zu beiden Seiten an und zu der Zeit, wo das erste Blatt der Knospe erst $^1/_4$ mm lang ist, sehen wir auf der Unterseite schon 5—6 in einem nach rückwärts offenen Halbkreis angeordnete Wurzeln, von denen jede 1—2 mm lang und mit bräunlichen Wurzelhaaren, die sie an Länge übertreffen, dicht besetzt ist. Alle später auftretenden Wurzeln der Knospe entstehen in normaler Weise an ihrer Sproßachse.

Wenn diese Wurzeln nun mit dem Boden in Berührung kommen, so wachsen sie ungestört weiter und die Knospe treibt sogleich aus. Sonst aber vertrocknen die Wurzeln nicht selten und werden dann durch neue ersetzt, sobald die Knospe mit einem geeigneten Substrat in Berührung kommt.

Auch wenn die Knospe nicht den Boden erreicht, treibt sie oft einige Blätter, besonders nach Entfernung der Ausläuferspitze. Die Ernährung erfolgt dann also hauptsächlich von der Mutterpflanze aus.

Das Leitbündel des Ausläufers verläuft von der Basis bis zur Spitze fast ungestört und erfährt an den Stellen, wo eine Knospe sich bildet, nur eine leichte Verbiegung. Hier setzen sich zunächst einzelne kurze Tracheïden, fast rechtwinklig nach den ersten Wurzeln hin ausbiegend, an dasselbe an (Fig. 38).

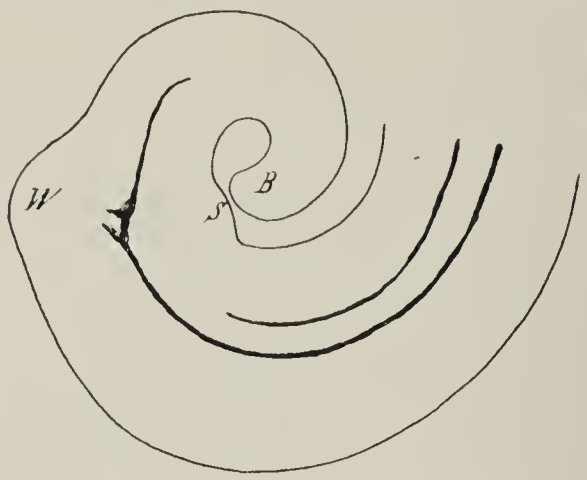


Fig. 38. Asplenium obtusilobum. Beginn der Leitbündelbildung in einer jungen Knospe. Erklärung im Text. *W* Wurzel, *S* Knospenscheitel, *B* fortwachsende Spitze des Mutterblattes.

Sie werden fortwährend vermehrt und zu den Leitbündeln der Wurzeln ergänzt. In ähnlicher Weise, aber etwas später und bedeutend langsamer entsteht das Bündel der Sproßachse der Knospe. Es setzt sich zuerst ebenfalls an das Leitbündel des Ausläufers an, wird aber nachher durch einzelne langgestreckte Tracheïden auch direckt mit den ersten Wurzeln verbunden. Das junge Pflänzchen kann darum seine Baustoffe ebensoleicht von der Mutterpflanze als aus dem Boden beziehen und wird je nach den äußeren Umständen bald die eine, bald die andere Bezugsquelle vorwiegend oder ausschließlich benützen.

Es kommt darum relativ selten vor, daß eine Knospe durch die Ungunst der Verhältnisse gänzlich am Austreiben verhindert wird. Wenn auch oft nach erfolgter Anlage der ersten Blätter und Wurzeln ein Stillstand in der Entwicklung eintritt, z. B. wegen Wassermangel, so stirbt deswegen die Knospe nicht ab, sondern wächst nach Wochen oder Monate langer Ruhe wieder weiter, sobald die äußeren Bedingungen sich bessern.

Asplenium obtusilobum besitzt darum in seinen Ausläuferblättern, von denen jedes Pflänzchen mehrere bildet und deren jedes unter normalen Umständen wohl mindestens ein halbes Dutzend Knospen absetzt, eine sehr ausgiebige und sicher funktionierende Einrichtung zur vegetativen Vermehrung. Die Ausläufer eines Pflänzchens strahlen nach

allen Richtungen aus und da jede Knospe, nachdem sie eine Anzahl Laubblätter hervorgebracht hat, auch zur Ausläuferbildung übergeht, so kann der kleine Farn mit seinen Abkömmlingen in kurzer Frist eine Fläche vollkommen bedecken.

Durch diese Art der Vermehrung ist in so vorzüglicher Weise für die Erhaltung der Art gesorgt, daß dieser Farn durchaus nicht auf die Vermehrung durch Sporen angewiesen ist. Ob eine solche dennoch in erheblichem Maße stattfindet, konnte nicht geprüft werden. An den im Gewächshaus kultivierten Exemplaren werden nur sehr wenig Sporen gebildet. Die Sori sind so kümmerlich entwickelt, daß man sie oft mit bloßem Auge kaum sehen kann; die Sporen sehen nicht normal aus und sind nicht keimfähig. Es wäre also möglich, daß hier infolge von ausschließlich vegetativer Vermehrung während langer Zeiträume eine Reduktion der Sporenbildung stattgefunden hat und daß auch die noch entwickelten Sporen ihre Keimkraft eingebüßt haben. Vielleicht

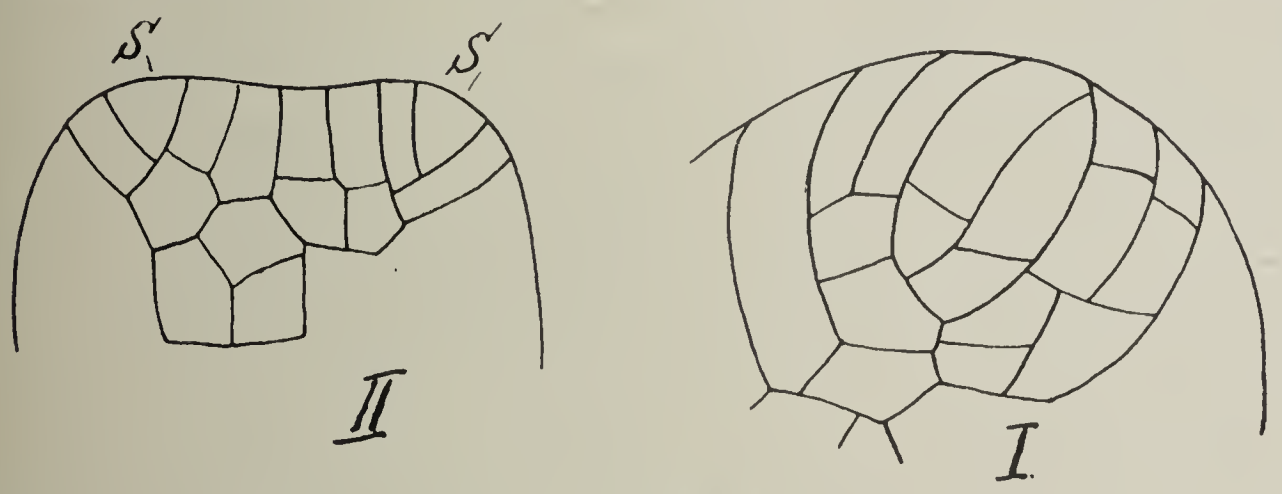


Fig. 39. Asplenium obtusilobum. *I* Unregelmäßige Teilung in der Scheitelzelle eines Blattausläufers. *II* Ausläuferspitze mit zwei zweischneidigen Scheitelzellen *S S*. Beginn einer Gabelung.

sind aber die beobachteten Tatsachen nur eine Folge der unnatürlichen Kulturbedingungen (Nepentheshaus). Um ein sicheres Urteil fällen zu können, müßte man unbedingt Material von natürlichen Standorten haben.

Es fragt sich nun noch, wie lange so ein Ausläuferblatt weiter wächst und wie es schließlich aufhört. Da die Scheitelzelle, wie wir gesehen haben, durch die Knospenbildung nicht berührt wird, so müßte es eigentlich unbegrenzt fortwachsen können. Im Gewächshaus bringen es aber die Ausläufer selten zu mehr als vier Knospen und stellen dann ihr Wachstum ein. Die einzelnen Pflänzchen stehen eben in den Töpfen so dicht, daß die Ausläufer sich nicht zu Boden senken und die Knospen sich also nicht bewurzeln können. Der Ausläufer muß darum Wasser und Nährstoffe ausschließlich von der Mutterpflanze beziehen, und seine Versorgung wird deshalb um so

schwieriger, je länger er wird. Das muß mit Notwendigkeit zum Stillstand der Entwicklung führen. Wir sehen darum die Ausläufer oft nach der dritten oder vierten Knospe noch eine Zeitlang weiter wachsen, um dann ganz unvermittelt in eine kurze Spitze zu endigen; oder sie werden nach der Anlage einer Knospe plötzlich auffallend dünn, während sie bis dahin immer die gleiche Stärke besaßen. Sie bilden noch eine ganz kümmerliche Knospe, die dann meist vertrocknet, und hören damit zu wachsen auf. Was in diesen Fällen mit der Scheitelzelle geschieht, wurde nicht untersucht. Es wäre denkbar, daß die letzte Knospe terminal entsteht und die Blattscheitelzelle dabei aufgebraucht wird; ebensogut ist es aber möglich, daß sie einfach infolge der Hemmung, die sie durch die in ihrer unmittelbaren Nähe erfolgende Anlage der letzten Knospe erfährt, ihre Segmentierung einstellt und dann vielleicht aufgeteilt wird.

Einige Unregelmäßigkeiten an Scheitelzellen, die mir bei meinen Untersuchungen auffielen, könnten in diesem Sinne ausgelegt werden, doch mögen sie vielleicht auch nur vorübergehende Störungen in der regelmäßigen Segmentierung sein. Die Spitze des Ausläufers scheint nämlich immer während der Anlage einer neuen Knospe für kurze Zeit eine Hemmung zu erleiden, wahrscheinlich infolge der teilweisen Absorption der Bildungsstoffe durch das neue Verbrauchszentrum. Dabei können wohl auch vereinzelte unregelmäßige Teilungen der Scheitelzelle vorkommen.

Ich fand eine Blattscheitelzelle, die durch eine Querteilung in zwei ungleich große dreiseitige Zellen zerlegt worden war. In zwei anderen Fällen hatte eine Segmentwand, statt parallel zu der einen Seitenwand zu verlaufen, an beide Seitenwände ansetzend, die Scheitelzelle längs halbiert und in jeder Hälfte war eine Querwand aufgetreten, wie Fig. 39 *I* zeigt. Ob in diesen drei Fällen die Scheitelzelle bei den nächsten Teilungen wieder ihre normale Gestalt angenommen hätte oder ob die Abweichungen Anzeichen des Stillstandes sind, läßt sich nicht entscheiden.

An einer vierten Blattspitze waren zwei Scheitelzellen vorhanden, beide in normaler Orientierung, aber durch einige Zellen voneinander getrennt (Fig. 39 *II*).

Hier hatte die Unregelmäßigkeit wahrscheinlich eine andere Ursache, und ich fasse diesen Zustand als den Beginn einer Gabelung auf. Allerdings beobachtete ich an den Gewächshausexemplaren von Asplenium obtusilobum keine gegabelten Ausläufer, aber, wie wir nachher sehen werden, kommen sie bei dem nahe verwandten Asplenium

Mannii vor, und auch bei Aneimia rotundifolia und Asplenium prolongatum wurden mehrere Blätter gefunden, bei denen sich die fiederlose Verlängerung der Rhachis gegabelt hatte, worauf an jeder Hälfte eine vollständig normale Knospe entstanden war.

Um festzustellen, wie lang ein Ausläufer unter günstigen Bedingungen werden kann, welche Faktoren es sind, die sein Wachstum zum Stillstand bringen und wieweit diese sich ausschalten lassen, wurden einige Versuche angestellt.

Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl von Exemplaren einzeln kultiviert, um ihnen eine ungestörte Entwicklung zu sichern. Vier der sich bildenden Ausläufer wurden aufrecht an Stäbe gebunden, um die Bewurzelung der Knospen zu verhindern; alle anderen wurden niedergelegt, um möglichst günstige Bedingungen für ihr Wachstum zu schaffen. Leider mußten die am längsten gewordenen im Verlauf der Versuche verpflanzt werden, was vielleicht nicht ohne ungünstige Beeinflussung der Ergebnisse abgegangen ist.

Von den vier aufrecht wachsenden Ausläufern bildete der eine drei normale Knospen, wurde dann plötzlich dünner und legte noch eine vierte, kümmerliche Knospe an. Von den drei anderen entwickelte jeder vier normale Knospen und eine verkümmerte.

Von den niedergelegten Ausläufern, deren Knospen den Boden berührten und sich darum alsbald kräftig bewurzelten, ließ ich zwei ohne jeden Eingriff sich entwickeln. Der eine erzeugte sechs Knospen und verlor dann durch einen Unfall die Spitze, der andere bildete sogar sieben und hörte dann zu wachsen auf. Sie entwickelten sich also zu bedeutenderer Länge, als die nicht wurzelnden, und es ist wohl hauptsächlich die vermehrte Wasserzufuhr durch die Wurzeln, die ihnen ein besseres Wachstum ermöglichte.

An einem weiteren Ausläufer wurden sämtliche an ihm angelegten Knospen entgipfelt, ehe sie austreiben konnten, um nicht mehrere Verbrauchsstellen für die Assimilate zu haben. Auf diese Weise mußten sämtliche vom Mutterpflänzchen her kommenden Baustoffe der Ausläuferspitze zugute kommen. Die Wurzeln der Knospen wurden stehen gelassen, um eine reichliche Wasserzufuhr zu ermöglichen. Dieser Ausläufer legte sieben Knospen an, und ich zweifle nicht daran, daß er noch weiter gewachsen wäre, da er noch keine Anzeichen beginnender Verkümmerung zeigte; aber leider verlor er seine Spitze, wahrscheinlich durch Schädlinge im Gewächshaus.

Ein anderes Ausläuferblatt suchte ich zu länger dauerndem Wachstum zu zwingen, indem ich die Mutterpflanze entgipfelte, um dem Aus-

läufer sämtliche Assimilate zuzutreiben. Es bildeten sich sieben Knospen, wovon die letzte sich nicht mehr ganz normal entwickelte.

Endlich wurde ein Ausläufer von seiner Mutterpflanze getrennt, sobald seine erste Knospe einige Blätter gebildet und sich bewurzelt hatte, um festzustellen, ob er sich dann nicht wie ein Ausläufer der ersten Knospe verhalte und auf diese Weise sich fortwährend verjüngen und zu unbegrenztem Wachstum antreiben lasse. Er entwickelte sich gut und wurde nachher von der ersten und dann von der zweiten Knospe getrennt usf. Bis jetzt wurden 13 Knospen erzielt und der Ausläufer wächst immer noch weiter, scheint aber jetzt plötzlich schwächer zu werden.

Es konnte also in keinem Falle ein unbegrenztes Wachstum eines Ausläuferblattes erzielt werden, wenn auch die Ergebnisse der Experimente es wahrscheinlich machen, daß sich die Wachstumsdauer durch geeignete Maßnahmen verlängern läßt. Mit Ausnahme des letzten Versuches ergab ja allerdings keiner der operativen Eingriffe einen wesentlichen Unterschied gegenüber den anderen wurzelnden Ausläufern; aber es ist nicht ausgeschlossen, daß eine Wiederholung der Versuche in größerem Umfang und unter günstigen Bedingungen zu besseren Resultaten führt. Bis jetzt konnte eine solche nicht vorgenommen werden, da diese Experimente immer einige Monate dauern.

An einigen Ausläufern, deren Spitze abgebrochen war, wurde im Laufe der Untersuchungen die interessante Beobachtung gemacht, daß die zuletzt angelegte Knospe durch ihre Entfernung beeinflußt wird. Während nämlich sonst jede Knospe zuerst mehrere normale Laubblätter mit zahlreichen Fiedern bildet, sich also gewissermaßen selbstständig macht, ehe sie zur Bildung von Ausläuferblättern übergeht, wird hier die erste Blattanlage zu einem Ausläuferblatt, während die folgenden zu Laubblättern werden.

Um jeden Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung zu beseitigen, wurde sie durch Experimente erhärtet. An Ausläufern von verschiedenem Alter wurde die fortwachsende Spitze weggeschnitten und ausnahmslos mit dem gleichen Erfolg: das erste Blatt der zuletzt angelegten Knospe wurde zu einem Ausläufer ohne Fiedern oder zu einer Übergangsform. Das erste Blatt der Knospe, das zur Zeit der Entfernung der Ausläuferspitze, wie durch Vergleich festgestellt wurde, schon als Anlage vorhanden war, und das ohne den Eingriff unter allen Umständen zu einem Laubblatt geworden wäre, hat also in allen Fällen die Funktion des verloren gegangenen Ausläuferblattes übernommen und dementsprechend eine Entwicklungsänderung erfahren. Das Laubblatt ist in

ein Ausläuferblatt umgewandelt worden. Empfängt die Laubblattanlage den Anstoß zur Entwicklungsänderung sehr früh, zu einer Zeit, wo sie noch keine Fiedern angelegt hat, so ist die Umwandlung eine vollständige, und man kann dem fertigen Ausläufer nicht ansehen, daß er aus einer Laubblattanlage hervorgegangen ist. Anders jedoch, wenn die Entfernung der Ausläuferspitze erst später vorgenommen wird. Dann hat die junge Blattanlage schon einen größeren Teil ihres Entwicklungsganges, der zur Bildung eines Assimilationsblattes führen würde, hinter sich und bereits einige Fiedern angelegt. Es kann darum nur der noch hinzuwachsende Teil des Blattes von der Umwandlung betroffen werden, während die schon angelegten Fiedern sich normal weiter entwickeln. Wir erhalten also eine Übergangsform. An den Segmenten, die von der Blattscheitelzelle abgegeben werden, nachdem das Blatt aus der eingeschlagenen Entwicklungsrichtung abgelenkt wurde, unterbleibt die Fiederbildung wahrscheinlich gänzlich; dafür tritt Knospenbildung ein und die Scheitelzelle wächst wochen- und monatelang weiter, während ein Laubblatt sofort nach Anlage der Seitenfiedern die Scheitelzelle verliert, an der Spitze zum Randwachstum übergeht und eine Endfieder bildet.

Wir haben hier meines Wissens den ersten Fall, wo wir es in der Hand haben, aus einer Laubblattanlage durch ein einfaches Experiment ein metamorphosiertes Laubblatt hervorgehen zu lassen, während ja das Umgekehrte, die Rückverwandlung eines metamorphosierten Laubblattes in ein normales, schon mehrfach gelungen ist. Ich erinnere nur an die Umwandlung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris und von Knospenschuppen höherer Pflanzen in Laubblätter durch Goebel*).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch in unserem Falle die Rückverwandlung einer Ausläuferanlage in ein Laubblatt sich erzielen läßt, z. B. durch Entlaubung der Pflanze, doch wurden Versuche in dieser Richtung nicht unternommen.

Welches die feineren inneren Vorgänge sind, die eine Umwandlung bewirken, entzieht sich leider vorläufig unserer Kenntnis. Am ehesten können wir uns eine Vorstellung bilden, wenn wir im Sinne der Sachsschen Theorie von „Stoff und Form“**) annehmen, daß die Baustoffe, die der Ausläufer empfängt, andere sind, als die den Laub-

---

*) Goebel, Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. V (1887), pag. 69, und Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 1880.

**) Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, pag. 1109 ff.

blättern zugeführten. Diese Stoffe würden dann durch Entfernung der Ausläuferspitze, ihrer Verbrauchsstelle, frei verwendbar und könnten nun dem nächsten Orte stärksten Wachstums zugeführt werden, und das ist ohne Zweifel die erste Blattanlage der nächstliegenden Knospe. Die Beobachtung, daß in einem Falle auch die zweite Blattanlage der Knospe beeinflußt wurde und eine Übergangsform lieferte, spricht meines Erachtens zugunsten einer solchen Auffassung.

Asplenium Mannii Hook.

Asplenium Mannii Hk., ein epiphytischer Farn, der kleinste der Dareagruppe, zeigt eine ganz ähnliche Art der vegetativen Vermehrung wie Asplenium obtusilobum. Dieses kleine, mit wurzelnden Ausläufern an Baumstämmen kletternde Pflänzchen wurde von Gustav Mann auf dem Kamerungebirge gefunden und ist bereits in Hookers Second century of ferns (Tab. LX[10]) abgebildet und beschrieben. Hooker betrachtete die weithin kriechenden Ausläufer, die ebenfalls in regelmäßigen Abständen Knospen bilden, als Sprosse. Auch Christ[46]) spricht von schwachen, kriechenden Rhizomen, die Internodien bilden, während doch die Pflänzchen radiär gebaut sind und äußerst kurze Sproßachsen haben. Er kann also damit nur die Ausläufer gemeint haben. Nun hat aber Goebel[49]) auch in diesem Falle festgestellt, daß die Ausläufer nichts anderes sind als umgewandelte Blätter. Er untersuchte jedoch die Entstehung und Entwicklung der Knospen nicht. Es stand mir zu meinen Untersuchungen nur Herbarmaterial zur Verfügung, und es wurde versucht, an demselben die Entwicklung der Ausläufer und ihrer Knospen zu verfolgen.

Auch hier scheinen die Laubblätter und die Ausläufer in regelmäßigem Wechsel gebildet zu werden, und zwar treten in einer Vegetationsperiode wohl immer zuerst eine größere Anzahl von Laubblättern auf. Ein Pflänzchen geht offenbar erst zur vegetativen Vermehrung über, wenn es eine gewisse Stärke erreicht hat und größere Mengen von Baustoffen zu erzeugen imstande ist.

Die Ausläufer von Asplenium Mannii wachsen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle und bilden, ganz wie die von Asplenium obtusilobum, keine Spreite; sie sind wie diese auf die Spindel reduziert.

Um die Anlage der Knospen an diesen Ausläuferblättern besser zu verstehen, wollen wir uns noch einmal vergegenwärtigen, wie die Spitze eines jungen Farnblattes aussieht. Die Scheitelzelle liegt immer so, daß die Medianebene des Blattes durch die beiden Spitzen ihrer Außenfläche geht. Die Segmente, die von ihr abgegeben werden, fallen dar-

um links und rechts. In den Segmenten treten abwechselnd antikline Längs- und Querwände auf. Die Querteilungen erfolgen aber immer so, daß das Mittelstück der Segmente in seiner ursprünglichen Größe erhalten bleibt; dieses erfährt nur Längsteilungen. Wir sehen darum von der Scheitelzelle aus links und rechts je eine Reihe von anscheinend unveränderten Segmentzellen von auffallender Regelmäßigkeit an den Rändern des Blattes herablaufen. Das sind die keilförmigen Randzellen, durch deren Wachstum bei Laubblättern die Spreite gebildet wird. Bei den gefiederten Laubblättern von Asplenium Mannii zeigen nur einzelne Gruppen dieser Randzellen ein lebhaftes Wachstum, so daß sie sich schon unmittelbar hinter dem Scheitel über die benachbarten Partien vorzuwölben beginnen. Diese Ausbuchtungen nehmen mit der Entfernung vom Blattscheitel an Größe zu und werden zu den einzelnen Fiedern.

Bei den Ausläufern haben die Randzellen nur die Rhachis aufzubauen.

Die Anlage einer Knospe erfolgt nun, indem in der Nähe der fortwachsenden Spitze eine Gruppe von Randzellen lebhaft zu wachsen beginnt und eine Hervorwölbung erzeugt, genau wie wenn eine Fieder gebildet wird (Fig. 40). Über diesen Höcker läuft die Reihe der Randzellen noch in ungestörter Folge hinweg, während schon in der Nähe der sich bildenden Protuberanz auf der Unterseite des Ausläuferblattes Haare entstehen, die, wie bei allen andern untersuchten Farnen, die entstehende Knospe umhüllen. Die fortwachsende Spitze des Ausläufers erfährt durch die Knospenbildung eine vorübergehende Hemmung und wird darum dünner, als sie sonst normalerweise ist. Sie wächst aber nachher wieder mit ungeminderter Energie weiter und erreicht dabei ihre frühere Stärke. Bald werden nun die Randzellen auf dem Zellhöcker, die durch stärkeres Wachstum der Unterseite mehr auf die Oberseite verschoben worden sind, durch Querteilungen in annähernd isodiametrische Zellen zerlegt, wobei diejenigen auf dem Scheitel sich durch Größe und durch besonders dichten Inhalt vor den andern auszeichnen. Eine Sproßscheitelzelle ist aber noch nicht vorhanden und scheint auch hier verhältnismäßig spät gebildet zu werden. Sie wurde

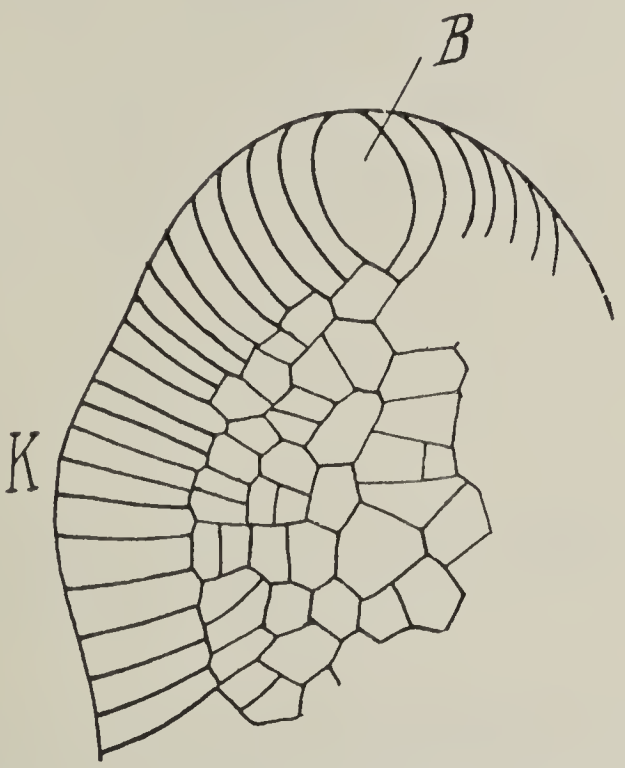


Fig. 40. Asplenium Mannii. Beginn der Knospenbildung. *K* Knospenhöcker, *B* Scheitelzelle des fortwachsenden Ausläuferblattes.

nur an Knospen gefunden, die bereits eine ziemlich weit entwickelte Blattanlage besaßen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß auch hier das erste Blatt ungefähr gleichzeitig mit der Scheitelzelle auftritt, wenn nicht gar vorher. Jedenfalls geht es auch hier nicht aus einem Segmente der Sproßscheitelzelle hervor, sondern entspringt am meristematischen Zellhöcker. Soweit meine Beobachtungen reichen, steht es immer auf der Außenseite und überwölbt bald den jungen Sproßscheitel, der infolgedessen eine sehr geschützte Lage zwischen dem sich rasch entwickelnden ersten Knospenblatt und dem fortwachsenden Ausläuferblatt einnimmt.

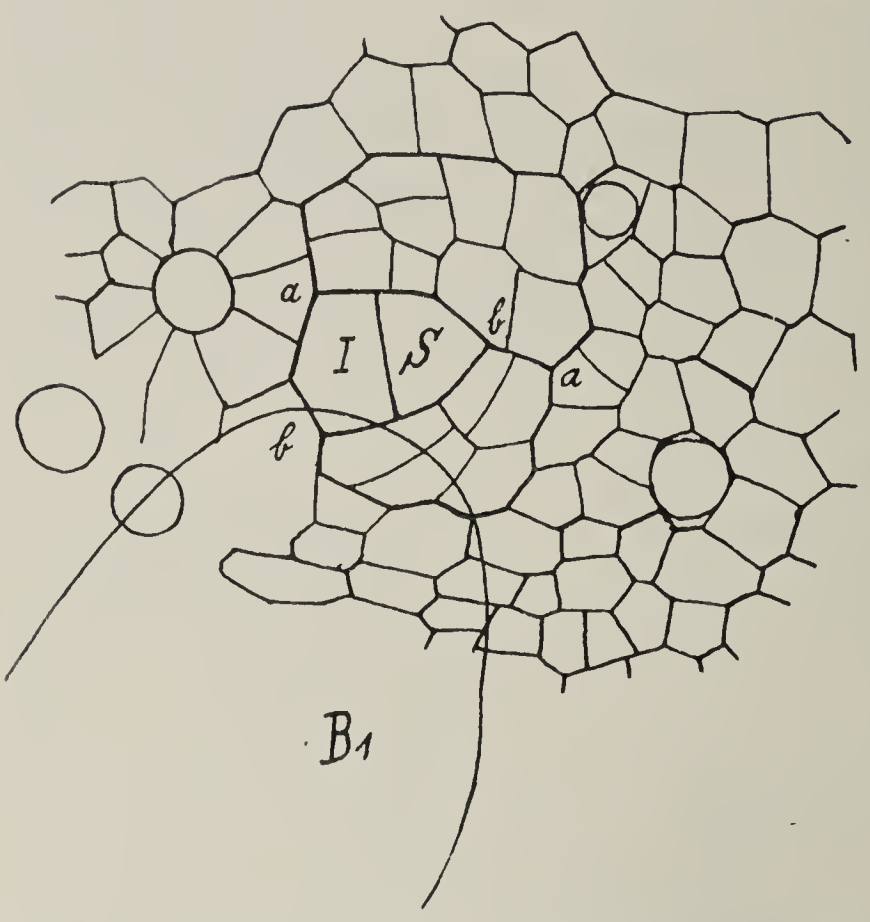


Fig. 41. Asplenium Mannii. Knospenscheitel mit Scheitelzelle *S*. *I* erstes Segment. B_1 Spitze des ersten Blattes der Knospe.

An dem Sproßscheitel, der in Fig. 41 abgebildet ist, sehen wir bereits eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle in Tätigkeit. Die Anordnung der Zellen macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß sie erst ein einziges Segment (*I*) abgegeben hat und vorher mit den beiden

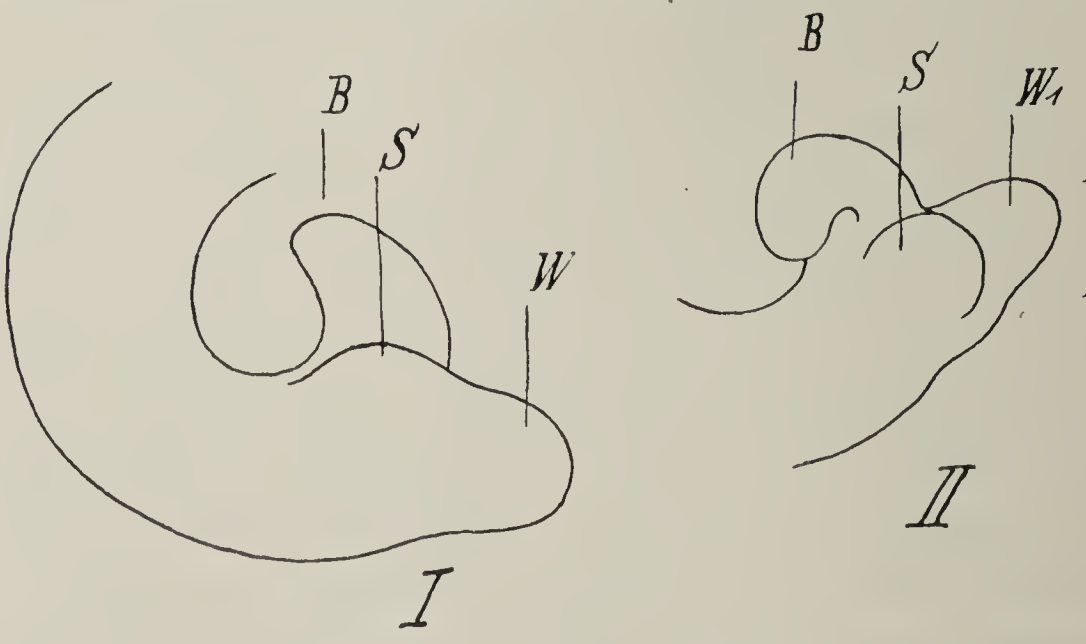


Fig. 42. Asplenium Mannii. Junge Knospe. *I* von der Seite, *II* schräg von oben gesehen. *S* Knospenscheitel, *W* erste Wurzel, *B* Spitze des fortwachsenden Ausläuferblattes.

stärker konturierten Gruppen zusammen eine vierseitige Zelle bildete, aus welcher sie durch die Wände *aa* und *bb* ausgeschnitten wurde. Die Knospe hatte nahezu die Größe der in Fig. 43 abgebildeten, und

das erste Blatt war fast ebensoweit entwickelt wie dort. Weitere Blattanlagen ließen sich nicht nachweisen. Möglicherweise entsteht die zweite bedeutend später als die erste und würde dann jedenfalls aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen. Die erste Wurzel (Fig. 42) wird noch früher angelegt als das erste Blatt und wächst auch viel rascher als dieses (Fig. 43 *I*).

Sie entsteht endogen auf der Unterseite des Gewebehöckers, mit dem die Anlage der Knospe beginnt. Die bedeckenden Zelllagen wachsen auch hier lange mit und die Wurzel nimmt bald eine keulenförmige Gestalt an, ähnlich wie die von Asplenium obtusilobum. Die zweite Wurzel steht immer fast genau unter dem ersten Blatt (Fig. 43).

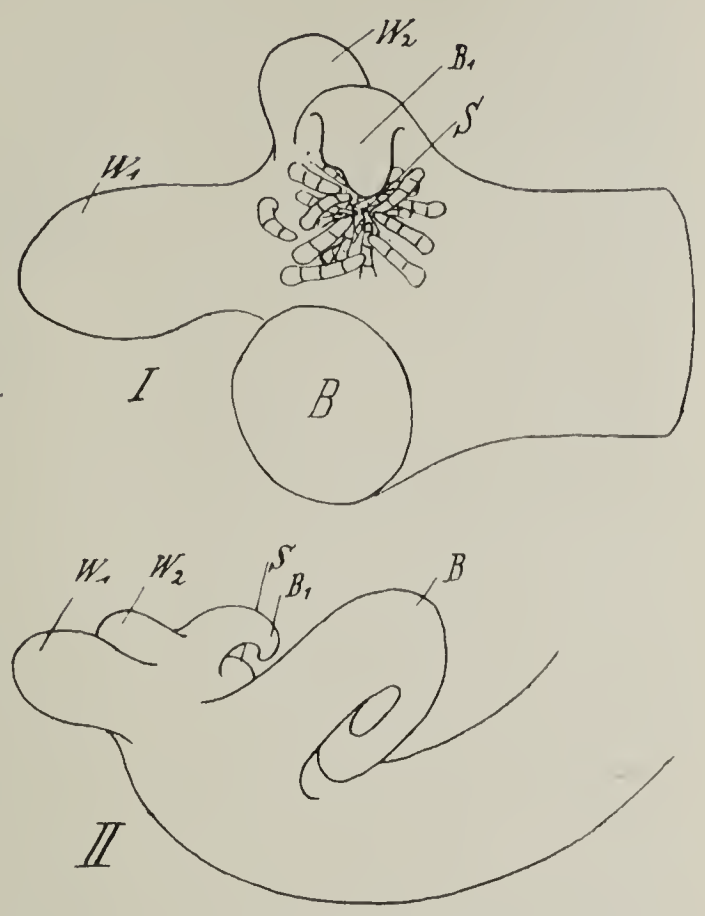


Fig. 43. Asplenium Mannii. Etwas ältere Knospe. *I* von oben, *II* (schwäch. vergr.) von der Seite gesehen. *S* Knospenscheitel (in *I* mit Haaren bedeckt), B_1 erstes Blatt, W_1 W_2 die ersten Wurzeln der Knospe, *B* weiterwachsendes Ausläuferblatt (in *I* weggeschnitten).

Die Zahl der Knospen, die ein Blattausläufer von Asplenium Mannii bildet, ist sehr verschieden. Am Herbarmaterial sind die Ausläufer meist unvollständig erhalten, doch zählte ich an einem 13 Knospen, trotzdem Anfang und Ende fehlten. Dieser Ausläufer hatte sich aber ungefähr in der Mitte gegabelt und beide Teile waren in der Knospenbildung gleichmäßig weiter gefahren. An ungegabelten wird also die Zahl meist etwas geringer sein. Die Ausläufer werden beim Weiterwachsen allmählich immer dünner und sind zuletzt haarfein, knospen aber trotzdem noch. Schließlich führt diese Dickenabnahme aber natürlich zum Stillstand des Wachstums. Sie sind zarter als die von Asplenium obtusilobum. Sonst zeigen die Ausläufer beider Farne große Übereinstimmung in ihrem Wachstum und Aussehen. In beiden Fällen sind es Blattmonopodien, wenn sie auch bei makroskopischer Betrachtung aus einer Reihe von Gliedern aufgebaut erscheinen, denn die Scheitelzelle wird von ihrer Entstehung an bis zum Abschluß der Entwicklung des Ausläufers nie in ihrer Segmentierung gestört.

Die Anlage der Knospen erfolgt aber bei den beiden Pflanzen, trotzdem sie ganz nahe Verwandte sind, wie wir gesehen haben in ver-

schiedener Weise, indem sie bei Asplenium obtusilobum auf der Oberseite, bei Asplenium Mannii dagegen seitlich aus den Randzellen sich bilden.



Fig. 44. Asplenium Lauterbachii. Pflänzchen mit vier Laubblättern, einer Übergangsform *A* (bei der Knospe abgebrochen) und einem Ausläuferblatt *B* mit drei Knospen (die dritte noch in der Einrollung am Ende).

Auch bei Asplenium Mannii sind Übergangsformen zwischen Ausläufern und Laubblättern nicht selten. Bei dem untersuchten Herbarmaterial fanden sich vier solche. Das eine hatte zuerst eine Fieder gebildet, dann eine Knospe, dann abermals eine schwache Seitenfieder und eine Endfieder. An einem anderen fanden sich zunächst zwei Knospen, dann einige fertile Fiedern und eine sterile Endfieder. Bei

einem dritten folgten auf zwei sterile Fiedern eine Knospe und einige fertile Fiedern, und das vierte endlich hatte zuerst vier teils sterile, teils fertile Fiedern entfaltet, dann eine Knospe angelegt und war von da an als Ausläufer weiter gewachsen, an dem nur noch ein Fiederrudiment zur Ausbildung gelangt war. Hier kommt also sowohl der Übergang eines Laubblattes in einen Ausläufer, als auch die Rückkehr eines Ausläufers zur Laubblattform vor, und oft macht es den Eindruck, als ob an Stelle einer Fieder eine Knospe auftreten könnte, ähnlich wie bei Trichomanes pinnatum. Ob an einem normalen Ausläufer die Knospen auch, wie dort, regelmäßig alternieren, ließ sich an dem Herbarmaterial nicht immer mit Sicherheit feststellen, und aus einzelnen Fällen einen Schluß zu ziehen, geht nicht an.

Asplenium Lauterbachii Christ.

Ein dritter Farn mit fiederlosen Ausläuferblättern, Asplenium Lauterbachii Christ (Fig. 44), wächst auf Neu-Guinea an Baumstämmen, ist also ebenfalls ein Epiphyt.

Er ist etwas größer als die beiden andern, stimmt aber in der Art seines Wachstums vollkommen mit ihnen überein. Die von den kriechenden Ausläufern abgesetzten Knospen treiben auch hier alsbald aus, bilden ein Büschel von Laubblättern und dann ebenfalls Ausläufer. Gelegentlich treten auch Übergangsformen auf (Fig. 44), die zuerst einige Fiedern bilden und dann als fiederlose Ausläufer weiterwachsen. Wie bei diesem Farn die Knospen angelegt werden, wurde nicht untersucht, da das vorhandene Material keine geeigneten Stadien aufwies; doch sind die Ausläufer in ihrem ganzen Aussehen denen der untersuchten Pflanzen so ähnlich, daß die Knospen wohl auch hier nicht direkt aus der Scheitelzelle hervorgehen, sondern nur in ihrer unmittelbaren Nähe entstehen.

Asplenium Kraussii Moore.

Hier wäre ferner Asplenium Kraussii Moore, ein südafrikanischer Farn, anzuschließen, der bei Sim[38]) (Tafel LX) abgebildet ist. Die Figur zeigt eine Pflanze mit mehreren Laubblättern, einem knospenden fiederlosen Blatt und einem jungen, das auch keine Fiedern zu besitzen scheint, also wohl auch ein junger Ausläufer ist.

Sim sagt über diesen Farn: „Besides the ordinary fronds which are not proliferous, this species produces leafless fronds, which bend over and produce young plants at the apex.“ „It grows among moss on stones and trees in deep shape and often a whole mass of it is connected by these runners.“

Ob die fiederlosen Blätter nach der Anlage der ersten Knospe weiterwachsen, kann man weder aus der Figur noch aus der Beschreibung mit Bestimmtheit entnehmen, denn in der Abbildung könnte das weiterwachsende Stück das erste Blatt der Knospe sein und die geschilderte Verkettung könnte auch zustande kommen, wenn jeder Ausläufer nur eine Knospe absetzen und diese rasch wieder zur Ausläuferbildung schreiten würde. Dann hätten wir bei Asplenium Kraussii ein ähnliches Verhältnis, wie bei den extremsten Formen von Asplenium prolongatum. Wenn aber das in der Abbildung über die Knospe hinaus gewachsene Stück wirklich die Fortsetzung des knospenden Blattes ist, so ist auch Asplenium Kraussii ein Farn mit typischen Ausläuferblättern, die ein theoretisch unbegrenztes Spitzenwachstum besitzen. Dann wäre die Angabe Sims, daß die Knospen an der Spitze entstehen, nicht wörtlich zu nehmen. Der Abstand zwischen der Mutterpflanze und der ersten Knospe ist hier mindestens doppelt so groß (ca. 12 cm) als bei den kleinen Farnen der Darea-Gruppe. Das entspricht der bedeutenderen Größe der Pflanze und ist natürlich von Vorteil, da dadurch die einzelnen Individuen weiter auseinander gerückt werden und sich deshalb nicht in der Entwicklung beeinträchtigen.

Asplenium Kraussii Moore wird von Baker[25]) in die Nähe von Asplenium viride gestellt, „of which it may be a form“. Die Bildung von Ausläuferblättern wäre also nicht auf die Darea-Gruppe beschränkt, sondern die Arbeitsteilung hätte in zwei verschiedenen Formenkreisen in gleichem Grade stattgefunden und an beiden Orten zu den gleichen Gestaltveränderungen geführt. Nun möchte ich noch zwei weitere Farne mit Ausläuferbildung erwähnen, die von Hooker abgebildet, aber unrichtig gedeutet wurden. Es sind dies Asplenium quitense Hk.[10]) und Asplenium delicatulum Pr.[5]). Vom ersten schreibt Hooker in seiner Diagnose: „caudice filiformi repente hic illic inferne radiculoso, stipitibus subfasciculatis 3—4 ex eodem puncto“ . . . Die Blattbüschel sind aber, wie aus der Figur ersichtlich ist, einzelne Pflänzchen mit radiärer Sproßachse und der „fadenförmige, kriechende Sproß“ ist ein Ausläufer, an dem sie aus Knospen entstanden sind. Die Natur des Ausläufers läßt sich natürlich aus der Zeichnung nicht erkennen. Er könnte ebensowohl ein Sproß oder eine Wurzel als ein Blattausläufer sein. Wäre das letztere der Fall, so hätten wir in diesem Farn, der auf Bäumen in den Anden von Ecuador gefunden wurde, einen zweiten Vertreter mit Blattausläufern aus der Gruppe von Asplenium viride, zu der er von Hooker und Baker gestellt wird; doch weicht er nach der Abbildung im Habitus beträchtlich von Asplenium Kraussii ab

Die Sproßachse von A. delicatulum Pr. beschreibt Hooker als „singularly long, slender, and creeping". Die Abbildung stellt dagegen vier Einzelpflänzchen von radiärem Bau mit gestauchter Sproßachse dar, die einem Ausläufer aufsitzen. Von diesem Farn sind einige Exemplare im hiesigen Herbar vorhanden, aber da an allen Ausläufern die Spitze fehlt und keiner mit der Mutterpflanze in Verbindung ist, war über ihre Natur kein unanfechtbares Urteil zu gewinnen. Sie sind zum Teil sehr lang; an einem derselben zählte ich 10 Knospen, trotzdem Anfang und Ende abgebrochen waren. Gegen die Spitze hin werden sie außerordentlich dünn. Sie bewurzeln sich nicht nur an den Punkten, wo Knospen angelegt sind, sondern auch dazwischen. Sie machen ganz den Eindruck von Wurzeln und ihr Querschnitt stimmt, soweit sich dies am getrockneten Material noch erkennen ließ, mit dem Wurzelquerschnitt überein. Es ist darum nicht unwahrscheinlich, daß sie wirkliche Wurzeln sind, doch genügte, wie schon angeführt, das zu Gebote stehende Material nicht zur sicheren Entscheidung der Frage. Eine genauere Untersuchung dieses interessanten Falles wäre sehr erwünscht. Würde sich dabei meine Vermutung bestätigen, so hätten wir hier die gleiche Form vegetativer Vermehrung, wie sie durch Goebel[44]) bei Hecistopteris gefunden wurde. Die Art der Entstehung und die genauere Entwicklung der Sprosse an diesen Wurzelausläufern ist noch unbekannt und es fragt sich, ob die Anlage in ähnlicher Weise vor sich geht wie bei Ophioglossum vulgatum, wo durch Rostowzew[37]) nachgewiesen wurde, daß die Knospen aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen, ohne daß diese je ihre Gestalt ändert, oder ob hier ein besonderer Typus der Adventivknospenbildung vorliegt.

Allgemeines über Knospenbildung an Farnblättern.

Es erübrigt uns noch, die einzeln beschriebenen Fälle im Zusammenhang mit den andern bis jetzt bekannten und zum Teil untersuchten Formen der Knospenbildung an Farnblättern zu betrachten, unter Hinzufügung einiger weiterer Beobachtungen. Wie schon aus den behandelten Beispielen hervorgeht und wie wir im Laufe der weiteren Besprechung noch deutlicher sehen werden, ist die Art, in der sich die vegetative Vermehrung der Farne vollzieht, eine außerordentlich mannigfaltige, auch wenn wir uns auf die Knospenbildung an den Blättern beschränken und von dem Auftreten von Knospen an Wurzeln und Sprossen ganz absehen.

Schon in bezug auf den Ort der Entstehung finden wir große und auffallende Unterschiede. An Blattstielen auftretende Knospen sind nur bei sehr wenigen Farnen bekannt.

Sim[38]) bildet zwar eine solche Knospe von Asplenium monanthemum L. ab; aber ich konnte am Herbarmaterial, wo allerdings nur zwei knospende Blätter vorhanden waren, feststellen, daß die Knospe jedesmal bei der Ansatzstelle der untersten Fieder saß, die jedoch in beiden Fällen, wie auch mehrere darüber stehende, abgefallen war. Sie bildet sich also nicht am freien Stiel, und da die Knospen an einer Art immer mit großer Regelmäßigkeit in gleicher Weise auftreten, so vermute ich, die Abbildung Sims sei nach einem Exemplar mit abgefallenen Fiedern gezeichnet. Das gleiche Verhältnis scheint mir Asplenium fragile Prsl. zu zeigen. Es ist von Hooker[5]) ebenfalls abgebildet, und wir sehen in der Figur drei Knospen, von denen eine bei einer Fieder steht, während die andern am freien Stiel zu sitzen scheinen; aber auch hier sind wohl nur die untersten Fiedern abgebrochen.

Andere Fälle mit so hoch am Stiel inserierten Knospen fand ich weder in der Literatur noch beim Herbarmaterial.

Hingegen treten an Farnblättern mit ungeteilter oder wenig gegliederter Spreite oft an der Spreitenbasis Knospen auf (Pteris pedata L., Asplenium Virchowii Kuhn und Hemionitis cordata Roxby.) und zwar fast immer zwei. Sie sitzen dann zu beiden Seiten der Rhachis auf der Fläche der Spreite, an ihrem unteren Rande oder ausnahmsweise unmittelbar unter ihr am Stiel. Diese Ausnahmestellung, wie wir sie bei Asplenium plantagineum Sw. ab und zu treffen, kommt vielleicht dadurch zustande, daß die Randzellen, die sonst die Spreite bilden, an der Stelle, wo die Knospe entsteht, zu ihrem Aufbau verwandt werden, so daß hier die Ausbildung der Blattfläche auf eine kurze Strecke unterbleibt; doch ist das nicht näher geprüft worden. Hier wären auch Asplenium monanthemum L. und Asplenium fragile Prsl. anzuschließen, die nach meiner Auffassung Knospen in den Achseln der untersten Fiedern bilden und die uns zu den folgenden Formen überleiten. Weitaus am häufigsten entstehen nämlich die Knospen an der Basis der Fiedern erster Ordnung, wie bei der bekannten Cystopteris bulbifera Bernh., bei Phegopteris sparsiflora Hook., Asplenium celtidifolium Kze. und vielen andern. Sie sitzen entweder der Fiederbasis auf und stehen dann unmittelbar neben dem Hauptnerv der Fieder, oder sie bilden sich an der Rhachis des Blattes selber. Bei vielen Farnen treten sie außerdem in den Achseln der Fiedern zweiter Ordnung oder, wenn die Gliederung der Fiedern keine so tiefgehende ist, auf der Fläche der Fiedern an den Auszweigungsstellen der Seitennerven zweiter oder höherer Ordnung auf. Bei Asplenium caudatum Forst. stehen sie z. B. in den Achseln der Fiedern erster und zweiter Ordnung und auf der

Spreite. Bei Asplenium dimorphum Kze., viviparum Presl., lineatum Sw. und Asplenium bulbiferum Forst., die man in den Gewächshäusern so häufig trifft, treten sie nur noch auf der Spreite auf, aber überall, wie in allen bisher genannten Fällen in engster Beziehung zu den Leitungsbahnen. Es ist leicht zu verstehen, daß die stärksten Bahnen die bevorzugtesten sind, da sie natürlich den sich bildenden Knospen günstigere Bedingungen zu bieten vermögen, als die dünneren Auszweigungen. Offenbar tritt aber ein anderer Faktor mit dem genannten in Konkurrenz: die Knospen müssen nicht nur gebildet und bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe gebracht werden, sondern wenn sie zur vegetativen Vermehrung der Pflanze dienen sollen, so müssen sie den Boden erreichen können, um sich hier zu selbständigen Pflanzen zu gestalten. In dieser Hinsicht ist die Stellung an der Rhachis entschieden ungünstig und die Knospe hat keine Aussicht, eher zur Erde zu kommen, als bis das ganze Blatt und auch sein widerstandsfähigster Teil, die Rhachis, abgestorben ist und niedersinkt. Die an der Hauptrippe des Blattes in den Fiederachseln entstehenden Knospen sind darum wohl zum größten Teil darauf angewiesen, eine Ruhezeit durchzumachen, sei es, daß sie bald nach ihrer Anlage in der Entwicklung stehen bleiben oder erst einige Primärblätter entfalten und dann ihr Wachstum, wahrscheinlich durch die äußeren Umstände gezwungen, außerordentlich verlangsamen, bis sie zu normaler Entfaltung schreiten können, oder daß sie zuerst ein widerstandsfähiges Dauerstadium bilden, das erst zu einer Pflanze von normaler Gestalt sich entwickelt, wenn es eine von den äußeren Bedingungen abhängende oder erblich fixierte Ruheperiode überstanden hat. Bei einzelnen Farnen haben sich interessante Anpassungen herausgebildet, die den Knospen das Überstehen ungünstiger Verhältnisse ermöglichen oder die Vermehrung der Pflanze durch die Knospen erleichtern und bis zu einem gewissen Grade sichern. Hier wäre schon die Bedeckung der jungen Adventivknospen durch Paleen und Schleimhaare zu nennen, die eine allgemein verbreitete Erscheinung ist und mitunter ein auffallendes Maß erreicht. Ferner finden wir in vielen Fällen die junge Knospe mit Reservestoffen vollgepfropft, die sie befähigen, nach dem Aufhören der Stoffzufuhr durch die Mutterpflanze die fernere Entwicklung einzuleiten, ohne von den äußeren Bedingungen zu sehr abhängig zu sein. Diese Reservestoffe sind besonders reichlich vorhanden bei Knospen, die vom lebenden Mutterblatt sich leicht ablösen lassen oder abfallen. Bei Asplenium decussatum Sw. und Asplenium celtidifolium Kze. wachsen die Knospen am Mutterblatt zu kleinen Pflänzchen heran, die dem Blatt nur mit

einer ganz dünnen Basis aufsitzen, so daß sie leicht abgestreift werden können. Ihre ersten Blätter entfalten selten ihre Spreite, sondern es entwickeln sich hauptsächlich nur die Stiele, deren Basis anschwillt. Die Knospe wird dadurch sehr voluminös, und ich fand den jungen Sproß und die fleischigen Blattbasen immer mit großen Mengen von Stärke erfüllt. Werden die Knospen von der Mutterpflanze abgelöst, so können sie unter ungünstigen Bedingungen Monate lang am Leben bleiben, ohne sich wesentlich zu verändern. Es schrumpfen höchstens die jungen Blattstiele und sterben im oberen Teile ab, während der knollige Sproß gesund bleibt und sofort neue Blätter treibt, sobald die äußeren Umstände eine Weiterentwicklung erlauben. Noch auffallendere Anpassungen sind bereits beschrieben von Cystopteris bulbifera Bernh.[39]), wo die ersten beiden Blattanlagen zu Niederblättern sich entwickeln, die der Speicherung von Reservestoffen dienen, und von Phegopteris sparsiflora Hook.[43]), dessen Knospen an der Mutterpflanze zu länglichen, mit Paleen bedeckten Rhizomen heranwachsen und reichlich Stärke enthalten. Bei beiden Farnen lösen sich die Knospen durch Vertrocknen der dünnen Verbindungsstelle vom Blatt ab und haben die Reservestoffe besonders nötig, da ihre Vegetationsorgane sich immer erst nach der Ablösung entfalten oder neu gebildet werden.

Bei sehr vielen Farnen, deren Knospen sich nicht ablösen, entstehen sie vorzugsweise in den Fiederwinkeln der oberen Hälfte des Blattes. Diese Stellung ist besonders günstig, da der überhängende obere Teil schlanker Farnwedel wohl immer früher den Boden erreicht, als die steife untere Hälfte der Rhachis, so daß eine Knospe um so mehr Aussicht hat, zu selbständiger Weiterentwicklung zu gelangen, je höher an der Rhachis sie inseriert ist. Ebenso sind sicher diejenigen Knospen im Vorteil, die an den biegsamen Seitenfiedern entstehen; da aber die Knospenbildung, wie wir gesehen haben, im allgemeinen an die wichtigeren Leitbahnen gebunden ist, so ist in vielen Fällen ein Kompromiß zustande gekommen. Die Knospen entstehen nur noch teilweise oder überhaupt nicht mehr an der Rhachis, dafür aber in großer Zahl an den Fiedern, aber hier besonders in der Nähe der stärksten Nerven, gewöhnlich an den Stellen, wo Auszweigungen von ihnen abgehen. Bei Asplenium viviparum tritt uns wiederum die bemerkenswerte Tatsache entgegen, daß die Enden der Fiedern, besonders der obersten, in auffallender Weise bevorzugte Entstehungsorte der Knospen sind.

Bei diesem Farn, sowie bei einer Anzahl in ähnlicher Weise knospender, treiben die jungen Pflänzchen meist schon auf dem Mutter-

blatte einige Primärblätter, so daß sie selbständig assimilieren können. Das ist vielleicht für diese Knospen deshalb wichtig, da sie sich bei ihrem großen Abstande von der Rhachis nicht in den günstigsten Ernährungsbedingungen befinden. Damit soll nicht gesagt sein, daß das Austreiben an der Mutterpflanze nur in solchen Fällen erfolge. Diese Form der Knospenbildung ist jedenfalls nur bei Farnen möglich, die an feuchten Standorten wachsen, denn sonst würde der Wasserverbrauch für das Mutterblatt durch die vielen kleinen Pflänzchen auf seiner Spreite wohl zu sehr gesteigert und die Knospen müßten vertrocknen. Auch eignen sich diese austreibenden Knospen sicher nicht zum Überdauern von sehr ungünstigen klimatischen Verhältnissen, und ihr Vorkommen wird darum auf Gebiete mit ziemlich gleichmäßig feucht-warmem Klima beschränkt sein.

Fast bei allen Farnen, deren Knospen erst beim Absterben des Mutterblattes isoliert werden und zu Boden gelangen oder sich früher ablösen und dann vielleicht gar eine Ruheperiode überdauern müssen, also kurz, bei allen, bei denen die Weiterentwicklung der Knospen trotz mancher äußerst günstigen biologischen Anpassungen in hohem Maße vom Zufall abhängig ist, wird die Unvollkommenheit der Form, in der sich die vegetative Vermehrung vollzieht, kompensiert durch die große Zahl der produzierten Knospen, die an üppigen Exemplaren von Asplenium lineatum und besonders Asplenium viviparum nach Hunderten zählen können.

Umgekehrt sehen wir da, wo durch die Entstehung der Knospen an besonders günstigen Orten dafür gesorgt ist, daß sie sicher und möglichst früh, in vielen Fällen sofort nach Beendigung der Entwicklung des Mutterblattes, das Substrat erreichen, eine Reduktion der Knospenzahl eintreten. Das ist also namentlich dort der Fall, wo die Knospen am obersten Teil sehr langgestreckter, biegsamer Wedel oder an den Enden langer, schlanker Fiedern angelegt werden. Bei Asplenium finlaysonianum Hk. wird eine Knospe auf dem Mittelnerv der Endfieder und je eine in der Nähe der Spitze der ungeteilten Seitenfiedern gebildet. (Diese letzteren stehen nicht, wie in ähnlichen Fällen, auf der Mittelrippe der Fiedern, sondern an einer Auszweigung derselben am Rand).

Asplenium emarginatum Beauv.[10]), ebenfalls ein Farn mit einfach gefiederten Blättern, bildet an jeder Seitenfieder und an der Endfieder je eine einzige Knospe, die in einer Einbuchtung der Spreite am Ende der Hauptrippe der Fieder sitzt. Bei Asplenium Poolii Hk., das sich sonst ganz gleich verhält, sind die Fiedern alle lang ausgezogen, wo-

durch natürlich die Knospen eher auf die Erde gelangen. Ähnliches finden wir bei Asplenium longicauda, von dem Hooker[10]) sagt: „It often happens that the pinnae are proliferous, then the lateral ones are narrowly caudate at the apex and a scaly bud forms“ . . . . „If the terminal pinna is proliferous it is remarkably and gradually attenuated (to the length of 1 or $1^1/_2$ foot) and the apex copiously proliferous.“ Dabei ist besonders hervorzuheben, daß die Verschmälerung nicht auf Kosten der Spreite geschieht, sondern die Endfieder verlängert sich gegenüber einer nicht knospenden erheblich. Nach Hooker[10]) lösen sich die Knospen an den Seitenfiedern dieses Farns nicht selten mit dem ausgezogenen Ende der Fieder ab.

Bei sehr vielen Farnen, die in den Achseln der Fiedern erster Ordnung Knospen erzeugen, treten diese nur in ganz geringer Zahl bei den obersten Fiedern auf und bei zahlreichen Formen wird nur noch eine einzige an der Basis der Endfieder gebildet. Diese erhält dann oft eine von den übrigen Fiedern auffallend abweichende Gestalt (Asplenium Barteri Hk.) und wird nicht selten durch die Knospe aus ihrer natürlichen Lage abgelenkt, so daß sie manchmal eher wie ein erstes Blatt der Knospe aussieht.

In anderen Fällen wird ebenfalls eine einzige Knospe gebildet, die mitten auf der Endfieder an deren Hauptnerv (Asplenium Zenkeriaum Kze.) oder unmittelbar hinter ihrer Spitze sitzt.

Endlich gibt es eine Reihe von Farnen, deren Knospen direkt an der Spitze der Blätter entstehen, wobei natürlich am Herbarmaterial und oft auch an lebenden Pflanzen sich nicht ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung feststellen läßt, ob sie wirklich aus dem Scheitel hervorgegangen sind oder nur in dessen nächster Nähe sich gebildet haben. Solche Knospen kommen auch an Blättern mit ungeteilter Spreite vor (Aspidium plantagineum Grieseb.). sind aber besonders bei Farnen mit gefiederten Blättern häufig, wo sie fast immer die Stelle der Endfieder einnehmen, wenn sie wirklich aus der Spitze des Blattes hervorgehen. Daß diese Stellung für die Knospen die günstigste ist, läßt sich leicht erkennen, und sie ist namentlich deswegen von besonderer Bedeutung, weil bei zahlreichen Farnarten in Verbindung mit der Knospenbildung eine oft sehr erhebliche Verlängerung der obersten Blattpartie eintritt, die meistens so stark ist, daß die Blattspitze bis auf den Boden reicht, so daß die Blätter also nicht nur die Knospen hervorbringen, sondern sie auch in das Erdreich ihrer nächsten Umgebung auspflanzen, gewiß eine höchst interessante und merkwürdige Erscheinung.

Die Streckung des obersten Teiles der Blätter tritt bei verschiedenen Farnen in ganz verschiedenem Grade auf und die Extreme sind durch Zwischenstufen mit den normalen Formen verbunden. Zwei hierher gehörige Fälle haben wir bereits genannt, bei denen aber nicht nur das Blattende, sondern auch die Fiedern verlängert waren; es sind dies Asplenium Poolii Bk., wo die Verlängerung keine sehr bedeutende ist und Asplenium longicauda Hk., bei dem die Endfieder zu ganz ungewöhnlicher Länge ausgezogen sein kann. Diesen können wir Scolopendrium rhizophyllum anreihen, dessen ungeteilte Blattspreiten ebenfalls stark verlängert sind und sich gegen die Spitze hin nach und nach verschmälern. Ganz ähnlich verhalten sich Aspidium Krugii Kuhn (Fig. 45) und Aspidium rhizophyllum Prl., deren Blätter im unteren Teil gefiedert sind, während sich die Gliederung nach oben verliert, worauf die Spreite sich zu einem schmalen Saum an der stark verlängerten Rhachis zusammenzieht. Hier ist also die Blattfläche, wenn auch an Breite beständig abnehmend, noch bis zur Spitzenknospe hin entwickelt.



Fig. 45. Aspidium Krugii Kuhn. Knospendes Blatt mit langausgezogener geflügelter Rhachis.

Von den gefiederten Blättern sind diesen diejenigen an die Seite zu stellen, bei denen die Streckung in dem mit Fiedern besetzten oberen Teil eintritt, so daß die einzelnen Blättchen, die dann meistens gegen die Spitze hin immer kleiner werden, auseinander gerückt sind (Asplenium Hallii Hk.). Bei anderen hört aber die Fiederung in normaler Weise auf und es streckt sich nur oder hauptsächlich der über die Fiedern hinaus ragende Teil der Rhachis. (Polystichum lepidocaulon Hk., Asplenium rutaceum Mett., die Adiantum-Arten der Radicantes-Gruppe, Aneimia rotundifolia Schrad. und viele andere.) Die Rhachisverlängerung mißt bei den einen nur wenige Zentimeter, während sie bei anderen (z. B. Adiantum caudatum L.) 3 dm lang werden kann.

Bei Asplenium prolongatum Hk. endlich, bei dem die Verlängerung keine sehr bedeutende ist, tritt dafür bei einzelnen Formen eine Reduktion der Fiederzahl ein, die schließlich zur Bildung von sympodialen, fiederlosen Ausläufern führen kann.

Neben dieser Formenreihe, bei der die Knospen an der Spitze der Blätter entstehen, die der Aufgabe der vegetativen Vermehrung in verschiedenem Grade angepaßt sind, läuft eine andere parallel, die ebenso vorteilhafte, wenn nicht noch vollkommenere Anpassungen aufweist. Nicht überall hat nämlich eine so weitgehende Reduktion der Knospenzahl stattgefunden, und es ist trotzdem in ebenso vorzüglicher Weise die Weiterentwicklung gesichert. Dies ist z. B. der Fall bei



Fig. 46. Polypodium reptans Sw. Pflanze mit einem an langausgezogener, abnehmend gefiederter Rhachis knospenden Blatt.

Polypodium proliferum Prsl., dessen Wedel so außerordentlich lang (über 1 m) und schlank sind, daß sie oft schon von ihrer Mitte an dem Boden aufliegen, auf dem der obere Teil wie ein Ausläufer hinkriecht, indem er in Abständen von 12—15 cm Knospen erzeugt, die sich natürlich sogleich bewurzeln und zu jungen Pflanzen entwickeln können. Das ganze Blatt trägt Fiedern, die allerdings von der Mitte an aufwärts rasch an Größe abnehmen und immer spärlicher werden.

Ebenso verhält sich Polypodium reptans Sw. (Fig. 46). Bei beiden scheinen die Knospen in den Fiederwinkeln zu stehen und es entwickeln sich gewöhnlich vier oder fünf an einem Blatte.

Bei Trichomanes pinnatum Hedw. (Fig. 47) unterbleibt die Fiederung am oberen Teil des Blattes, der in gleicher Weise verlängert ist und am Boden hinkriecht, ganz, da die Knospen, wie wir sahen, an Stelle der Fiedern entstehen. Die Zahl der Knospen, die hier an einem Blatt sich bilden, ist noch bedeutend größer als bei den vorigen.



Fig. 47. Trichomanes pinnatum Hedw. Pflanze mit knospenden Blättern. Verlängerung der Rhachis fiederlos, am Boden kriechend.
(Nach einer Photographie des Herrn Garteninspektor Othmer.)

Als äußerstes Extrem wären hier die Farne mit monopodialen Blattausläufern anzuschließen, die gar keine Fiedern mehr tragen und sich durch plagiotropen Wuchs auszeichnen. Sie stellen entschieden das höchste Maß der Anpassung an die Aufgabe der vegetativen Vermehrung dar, deren ein Farnblatt fähig ist, was jedoch nicht ausschließt, daß andere, nicht in so weitgehendem Maße angepaßte Formen ihr Ziel ebenso sicher erreichen, denn es dient nicht für alle Verhältnisse dasselbe, und jeder Typus kann nur im Zusammenhang mit den äußeren Bedingungen richtig gewürdigt werden. Aber das dürfen wir wohl annehmen, daß bei den kleinen Epiphyten der Darea-Gruppe, bei

denen die monopodialen Ausläufer hauptsächlich vorkommen, kein anderer Modus der vegetativen Vermehrung die Erhaltung der Art in gleichem Grade sichern würde.

Während wir bei allen bis dahin genannten Farnen eine deutliche Abhängigkeit der Stellung der Knospen vom Verlauf der Leitungsbahnen und von der zu erfüllenden Aufgabe nachweisen konnten, will das in zwei Fällen, die ich deshalb gesondert anführe, nicht gelingen. Bei Ceratopteris thalictroides Brongn. und Hemionitis palmata L. entstehen nämlich die Knospen in den Buchten der Blätter und auch in den Kerben der einzelnen Lappen. Die Hauptabschnitte der Blätter von Hemionitis palmata sind von stärkeren Nerven durchzogen, die in ihre Spitze hinauslaufen; die dazwischen liegenden Partien der Blattspreite werden durch ein Netz von unter sich gleich starken, anastomosierenden Leitungsbahnen durchzogen, ohne daß eine Begünstigung der Buchten zu erkennen wäre. Die jungen Blätter zeigen frühzeitig Randwachstum. Die Randzellen teilen sich durch abwechselnd tangentiale und radiale Wände, die gleichwertige oder ungleichwertige Schwesterrandzellen liefern. Von den letzteren teilt sich die eine normal weiter, während in der anderen nur noch tangentiale Wände auftreten. Diese Zelle streckt sich in radialer Richtung weniger als die daneben liegenden, aus ihren Nachbarzellen hervorgehenden Partien und führt dadurch zur Bildung einer Bucht. Während die übrigen Randzellen bald zu Haaren auswachsen und in Dauerzustand übergehen, bleibt diese Zelle embryonal, und aus ihr scheint nachher die Knospenanlage hervorzugehen. Die Buchten an den Blättern von Ceratopteris thalictroides scheinen nach dem von Kny[14]) gezeichneten Zellnetz in ähnlicher Weise zu entstehen, und wahrscheinlich werden auch die Knospen in gleicher Weise angelegt. Die Knospenanlagen von Hemionitis palmata bleiben auf sehr verschiedenen Entwicklungsstadien stehen. Während die in den tiefsten Buchten sitzenden leicht von bloßem Auge wahrgenommen werden können, lassen sich andere nur mit dem Mikroskop als kleine Zellhöckerchen erkennen und noch andere sind vielleicht bloß in Gestalt der embryonal gebliebenen Zelle am Grunde einer kleineren Bucht vorgebildet. Jedenfalls treiben immer viel mehr Knospen aus, als vorher nachgewiesen werden können, sobald man die Blätter auf feuchte Erde legt. Ich erzielte an einzelnen Blättern bis zu 27, während man makroskopisch immer nur etwa 4—5 Anlagen sieht.

Wenn Sadebeck[17]) sagt, „bei Ceratopteris entstehen die Adventivknospen selbst dann sehr leicht, wenn das Blatt von der Pflanze losgelöst in einem feuchten Raume sich selbst überlassen wird“, so

handelt es sich dabei wohl ebenfalls nur um eine Weiterentwicklung vorhandener Anlagen und nicht etwa um Regeneration, wie bei den an Begoniablättern auftretenden Knospen.

Für diese beiden Farne können wir also erkennen, daß die Anlage der Adventivknospen in den Buchten mit der Art des Blattwachstums zusammenhängt, indem die Knospen da auftreten, wo das Gewebe am längsten embryonal bleibt.

Die Anlage der Knospen erfolgt überhaupt in allen bis jetzt entwicklungsgeschichtlich untersuchten Fällen nur aus embryonalem Gewebe. Die Knospenbildung wird, so weit wir sie kennen, immer schon eingeleitet, wenn das Farnblatt erst wenige Millimeter lang ist*) und vollzieht sich an Wedeln, die zahlreiche Knospen hervorbringen, in akropetaler Folge.

Die Knospen stehen an den Farnblättern, soweit sie nicht an den Flanken der Rhachis oder an der Spitze des Blattes oder einer Fieder inseriert sind, fast ausnahmslos auf der Oberseite. Die Angabe Velenovskys[53]), daß diejenigen von Asplenium bulbiferum auf der Unterseite sitzen, ist unrichtig und seine eigene Abbildung (nach Heinricher) zeigt eine Fieder dieses Farnes mit zwei Knospen auf der Oberseite**). Es gibt allerdings einige Farne, die ihre Knospen wirklich auf der Unterseite der Blätter tragen, wie z. B. Asplenium Belangeri Kze. und Aspidium Cameroonianum Wall. (z. T.). Auch sind bei einigen Farnvarietäten beblätterte Knospen neben den Sporangien in einem Sorus sitzend beobachtet worden, so bei Nephrodium erythrorsum Eat. var. monstrosum und bei Athyrium filix femina L. var. plumosum subvar. elegans. Sadebeck[48]) hat dieselben als Übergänge von der Soralaposporie zu der Adventivknospenbildung aufgefaßt. Sie haben aber zur Aposporie offenbar keinerlei Beziehung; dies wäre nur der Fall, wenn eine Verkettung von Aposporie und Apogamie vorhanden wäre, worauf aber nichts hindeutet. Das Auftreten von Adventivknospen an diesen ungewöhnlichen Orten erklärt sich auf einfache Weise dadurch, daß hier noch embryonales Gewebe vorhanden ist, wenn die übrigen Teile des Blattes schon in Dauerzustand übergegangen sind.

Velenovsky will beobachtet haben, daß die Adventivknospen an Farnblättern gewöhnlich mit der Sterilität des Farnes zusammenhängen.

---

*) Nur Rostowzew macht eine abweichende Angabe. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. 1894.

**) Die falsche Angabe ist jedenfalls der Zusammenfassung Sadebecks in Engler-Prantl entnommen, wo sie sich ebenfalls findet.

Er stützt sich dabei auf Wahrnehmungen an Asplenium bulbiferum und Asplenium viviparum. Ich muß demgegenüber nochmals betonen, daß man eine solche Frage durchaus nicht nach Befunden an Gewächshauspflanzen erledigen kann, sondern nur an Material von natürlichen Standorten. Aber auch wenn diese Bedingung erfüllt wäre, würden zwei vereinzelte Beobachtungen noch keineswegs zu einem so allgemeinen Schluß berechtigen. Die wenigen Angaben, die über diesen Punkt in der bot. Literatur zu finden sind, beziehen sich wohl ausschließlich auf Treibhauspflanzen und zum Teil sogar auf Gartenformen, die schon gar nicht maßgebend sein können. Ich kann diesen zweifelhaften Daten entgegen halten, daß ich an einer sehr großen Zahl von knospenden Farnen keinerlei Beeinträchtigung der Sporenbildung durch die Knospenbildung wahrnehmen konnte. Die knospenden Blätter trugen ebenso reichlich Sporen, wie nicht knospende, und die Zahl der Knospen war an sterilen Blättern nicht größer als an fertilen. Allerdings kann eine Arbeitsteilung eintreten, wie wir bei Fadyenia prolifera sahen, doch ist es sehr wohl möglich, daß diese zwischen Sporenbildung und Assimilation eingetreten ist (wie bei Struthiopteris germanica) und daß sie bedingt hat, daß in diesem vereinzelten Falle die Knospen nur an sterilen Blättern auftreten, weil sie an den anderen nutzlos wären. Jedenfalls ist ja auch dieser Farn durchaus nicht steril.

Allerdings halte auch ich, wie an anderer Stelle bereits angedeutet, es durchaus nicht für unmöglich, daß eine ausschließlich vegetative Vermehrung zuletzt zur Reduktion der Sporenbildung und zum Verlust der Keimfähigkeit der Sporen führen kann. Aber bis jetzt kennen wir noch keinen einzigen Fall dieser Art, der einer eingehenden Kritik standzuhalten vermöchte.

Auch die Behauptung Velenovskys, daß die Adventivknospen an Blättern bereits bei fast allen Farnen konstatiert worden seien, ist viel zu allgemein. Wenn auch das Auftreten der Adventivknospen an Blättern eine viel verbreitetere Erscheinung ist, als man gewöhnlich annimmt, was wohl am besten aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervorgeht, so gibt es doch nicht nur Arten und ganze Gattungen, sondern sogar Familien, von denen wir bis jetzt keinen einzigen Vertreter mit solchen Knospen kennen.

In der Regel treten die Knospen an den Farnblättern erst auf, wenn die Pflanze eine gewisse Stärke erreicht hat, doch beobachtete Druery auch welche an Keimpflänzchen einer Varietät von Athyrium filix femina.

Das Auftreten der Knospen ist jedenfalls in vielen Fällen in hohem Grade von äußeren Umständen abhängig, und es fiel mir beim Durchgehen des Herbarmaterials mehrfach auf, daß die Exemplare einer Art zum Teil regelmäßig Knospen trugen, während von gewissen Standorten nur nichtknospende Exemplare vorhanden waren. Meist waren aber die Standortsangaben zu unzulänglich, als daß man daraus Schlüsse auf die bestimmenden Faktoren hätte ziehen können. Gewöhnlich scheint jedoch die Knospenbildung an das Vorhandensein eines gewissen Maßes von Feuchtigkeit gebunden zu sein und an trockenen Standorten ganz zu unterbleiben. Ein solcher Fall ist auch bereits von Goebel[33]) angeführt worden, und Jenman[27]) hat die Ansicht ausgesprochen, daß es in einzelnen Arten zur Ausbildung knospender und nichtknospender Rassen gekommen sei, von denen die letzteren trockenere Standorte bewohnen. Die knospenden, feuchtigkeitsliebenden Formen sollen ihre Neigung zur Knospenbildung beibehalten, wenn man sie als Trockenpflanzen kultiviert.

Die reichlich knospenden Farne sind fast ausschließlich Bewohner feuchter, schattiger Wälder und bevorzugen hauptsächlich die Ufer der Wasserläufe. Auf den Blättern der xerophilen Farne scheinen dagegen im allgemeinen gar keine Knospen gebildet zu werden.

Zusammenfassung der wichtigsten entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse.

1. Spitzenknospen sind nachgewiesen für Adiantum Edgeworthii, Adiantum caudatum, Adiantum lunulatum, Adiantum capillus junonis, Asplenium prolongatum, Aneimia rotundifolia, Scolopendrium rhizophyllum, Fadyenia prolifera.

2. Bei den untersuchten Adiantumarten und bei Asplenium prolongatum geht die Sproßscheitelzelle der Knospe direkt aus der Blattscheitelzelle hervor. Bei den Adiantumarten entspringen die ersten drei Blätter jeder Knospe aus dem verdickten Ende des Mutterblattes außerhalb des neuen Vegetationspunktes; für Asplenium prolongatum ist dies nur für das erste Blatt nachgewiesen. Die ersten Wurzeln entstehen endogen auf der Konvexseite der Spitze des Mutterblattes, die späteren am Stamm der Knospe.

3. Bei den übrigen drei Farnen geht die Blattspitze frühzeitig zum Randwachstum über; die Randzellen werden nachher zu isodiametrischen Zellen aufgeteilt und die Blattspitze wird dabei beträchtlich verdickt. Auf der höchsten Stelle des Scheitels bildet sich die Sproßscheitelzelle der Knospe.

Bei Aneimia rotundifolia können Blattanlagen auftreten, ehe die Sproßscheitelzelle vorhanden ist; auch hier entstehen die ersten Blätter (bis zu sechs!) unabhängig vom Sproßscheitel, aber doch in normaler Orientierung zu diesem und in gesetzmäßiger Anordnung. Bei Scolopendrium rhizophyllum wurden zwei vom Knospenscheitel unabhängig auftretende Blätter nachgewiesen.

4. Alle diese Farne, mit Ausnahme von Fadyenia prolifera, verlängern die Rhachis der knospenden Blätter in auffallender Weise, so daß die Knospe an der Spitze derselben den Boden berühren muß, wo sie sich zu einer selbständigen Pflanze entwickelt. Bei Fadyenia prolifera wird dieses Ziel erreicht, indem die knospenden Blätter sich dem Boden anschmiegen.

5. Bei den untersuchten Adiantumarten und bei Asplenium prolongatum eilt das erste Knospenblatt den andern im Wachstum bedeutend voraus und bringt, wie auch die folgenden Blätter, gleichfalls eine Knospe hervor. Bei Asplenium prolongatum tritt bei einzelnen Formen eine Arbeitsteilung ein, die zu weitgehender Reduktion der Fiederzahl an den knospenden Blättern, ja sogar zum gänzlichen Verlust der Fiederung und zur Bildung von sympodialen Ausläufern führen kann.

Aneimia rotundifolia, Scolopendrium rhizophyllum und Fadyenia prolifera bilden an ihren Knospen zuerst eine Anzahl von Primärblättern und dann erst knospende Blätter.

6. Bei Trichomanes pinnatum entstehen die Knospen zu beiden Seiten der verlängerten Rhachis an Stelle der Fiedern und gehen, wie diese, aus den Randzellen hervor.

7. Asplenium obtusilobum und Asplenium Mannii bilden nichtknospende Laubblätter und knospende, fiederlose Blattausläufer in periodischem Wechsel.

8. Die Scheitelzelle der Blattausläufer wird nicht zur Bildung der Knospen aufgebraucht, sondern diese werden nur in deren Nähe angelegt. Sie gehen bei Asplenium Mannii (wie bei Trichomanes pinnatum) aus den Randzellen hervor, während sie bei Asplenium obtusilobum auf der Oberseite entstehen. Die Ausläufer sind also bei beiden Farnen Monopodien mit theoretisch unbegrenztem Wachstum.

9. Das erste Knospenblatt entsteht bei beiden Farnen unabhängig vom Knospenscheitel.

10. Durch Entfernen der Spitze eines Ausläufers von Asplenium obtusilobum läßt sich an seiner jüngsten Knospe die erste Blattanlage, die sonst ausnahmslos zu einem Laubblatt wird, in einen Blattausläufer umwandeln.

Verzeichnis von Farnen mit Knospenbildung an den Blättern, nach der Stellung der Knospen geordnet.*)

Knospen nur an der Basis der Spreite.

Asplenium integrifolium Prl.
„ plantagineum Sw.
„ Virchowii Kuhn
Hemionitis cordata Roxby.
Pteris pedata L.

Knospen an der Rhachis in den Fiederwinkeln (oder an der Basis der Fiedern).

Acrostichum sorbifolium L.[45])
Aspidium caducum Wall.
„ Cameroonianum Wall. (auch auf den Rippen der Fiedern 1. Ordnung und zwar oft auf ihrer Unterseite)
„ fraxinifolium Schrad.
„ subinerme Kze.
Asplenium Belangeri Kze.
„ caudatum Forst. (auch auf der Spreite)
„ celtidifolium Kze. (oft auch auf der Unterseite der Endfieder)
„ decussatum Sw.
„ hirtum Kaulf. (auch etwa auf den Fiedern)
„ monanthemum L.
„ multijugum Wall.
„ projectum Kze.[2])
„ protensum Sw.
„ tenerum Forst.
Cystopteris bulbifera Bernh.
Phegopteris sparsiflora Bernh.[43])
Trichomanes diffusum Bl.
„ proliferum Bl.
} Kn. einzeln auf der Rhachis, Etagen bildend[34]).

Knospen auf der Spreite.

Asplenium bifidum Presl.
„ bulbiferum Forst.
„ dimorphum Kze.
Asplenium enatum Brack.[2])
„ lineatum Sw.
„ viviparum Presl.
Ceratopteris thalictroides Brongn.
Hemionitis palmata L.
} am Rande in Buchten.

Knospen in geringer Zahl nur am oberen Teil der Rhachis, meist nur eine einzige an der Basis der Endfieder oder in der Nähe der Spitze.

Asplenium emarginatum Beauv.[10])
„ Finlaysonianum Hk.
„ longicauda Hk.
„ Poolii Bk.
Pteris radicans Christ[46])
Acrostichum virens Wall.
} auch am Ende jeder Seitenfieder je eine Knospe

*) Die Gruppierung wurde nach den Befunden am Herbarmaterial des pflanzenphysiologischen Instituts München vorgenommen; die Bearbeitung eines größeren Materials dürfte zu manchen Verschiebungen führen. Wo die eigene Anschauung fehlte, ist auf die Autoren verwiesen, auf die sich die betr. Angabe stützt.

Die Farne, an denen nur in ganz vereinzelten Fällen Knospen beobachtet wurden, sind nicht in diese Liste aufgenommen, da die Knospenbildung dort nicht als normal gelten kann.

Acrostichum Gaboonense Hk.[45])
„ Hamiltonianum Wall.
„ Linnaeanum Hk.[10])
„ punctulatum Sw.
„ semicordatum Bk.
Aspidium aculeatum Sw.
„ auriculatum Sw.
„ effusum Sw.
„ plantagineum Grieseb.
„ platyphyllum Prl.
„ proliferum R. Br.
Asplenium amboinense Willd.
„ anisophyllum Kze.[2])
„ bantamense Bl.
„ Clarkei Atk.
„ commutatum Mett.
„ compressum Sw.
„ Drègeanum Kze.
Asplenium erectum Bory.
„ Feei Kze.[2])
„ Gautieri Hk.[2])
„ gemmiferum Schrad.
„ lunulatum Sw.
„ macrophyllum Sw.[2])
„ normale Don.
„ paradoxum Bl.
„ persicifolium J. Sm.[2])
„ regulare Sw.
„ resectum Br.
„ Thunbergii Kze.[38])
„ vittaeforme Cav.[2])
„ vulcanicum Bl.
„ Zenkerianum Kze.
Nephrodium deflexum J. Sm.
Polybotrya appendiculata Bedd.[46]).

Knospen seitlich an der verlängerten Rhachis.

Acrostichum flagelliferum Wall. (auch auf der Spreite)
Asplenium longissimum Bl.
Polypodium proliferum Prsl.
„ reptans Sw.
Trichomanes botryoides Kaulf.[48])
„ dimorphum[48])
„ elegans Rich.[9])
„ pinnatum Hedw.

Eine Knospe an der Spitze der verlängerten Rhachis.

Adiantum calcareum Gardn.[25])
„ capillus junonis Rupr.
„ caudatum L.
„ deflectens Mart.[25])
„ delicatulum Mart.[25])
„ Edgeworthii Hk.
„ lunulatum Burm.
„ pumilum Sw.[25])
„ rhizophorum Sw.[25])
„ rhizophytum Schrad.[25])
„ Schweinfurthii Kuhn.[25])
„ soboliferum Wall.[25])
Aneimia radicans Raddi
„ rotundifolia Schrad.
„ Warmingii Prantl.[21])
Aspidium Krugii Kuhn.
„ rhizophyllum Prl.
Asplenium alatum H. B.
„ depauperatum Fee.[2])
„ flabellifolium Cav.
„ flabellulatum Kze.
„ galipanense Hieron.[52])
„ Gibertianum Hk.[10])
Asplenium Hallii Hk.[10])
„ Karstenianum Klotzsch[52])
„ laciniatum Don.[2])
„ paleaceum R. Br.[2])
„ prolongatum Hk.
„ radicans Sw.
„ rhachirhizon Raddi
„ rhizophorum L.
„ rhizophyllum Kze.[2])
„ rutaceum Mett.[10])
„ Sandersoni Hk.
„ setosum Pr.[2])
Fadyenia prolifera Hk.
Polystichum craspedosorum Max.
„ lepidocaulon Hk.
„ Maximowiczii Bk.[48])
„ Plaschnikianum Kze.[2])
„ trapezoides Sw.
„ triangulum Sw.
Scolopendrium rhizophyllum Hk.
„ sibiricum Hk.[10])
„ pinnatum J. Sm.[46]).

Knospen an fiederlosen Blattausläufern.

Asplenium Kraussii Moore [38])
„ Lauterbachii Christ.
„ Mannii Hk.
„ obtusilobum Hk.
„ quitense Hk. (?)

Literatur.

1. 1840—47. Kunze, G., Die Farnkräuter in kolorierten Abbildungen. (Supplement zu Schkuhrs Farnkr.)
2. 1846. Hooker, Spezies filicum.
3. 1849. Kunze, G., Knollenbildungen an den Ausläufern der Nephrolepis-Arten. Bot. Ztg. 1849, pag. 881.
4. 1851. Braun, A., Die unterirdischen Stolonen von Struthiopteris germanica. Betrachtungen über d. Erscheinung d. Verjüngung in d. Natur, pag. 115.
5. 1854. Hooker, A century of ferns.
6. 1857. Hofmeister, W., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkrypt. II. Abhdlg. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1857.
7. 1861. Stenzel, K. G., Untersuchungen über Bau und Wachstum der Farne. II. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen, pag. 40/41.
8. 1861. Mettenius, G., Über Seitenknospen bei Farnen. Abhdlg. d. mathem.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1861.
9. 1862. Hooker, Garden ferns.
10. 1864. Ders., A second century of ferns.
11. 1864. Mettenius, G., Über die Hymenophyllaceae. Abhdlg. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1864.
12. 1874. Bailey, Handbook to the Ferns of Queensland.
13. 1874. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., pag. 175.
14. 1875. Kny, L., Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides Brongn. Nova acta Ks. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, No. 4.
15. 1875. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptog. I. Heft. Die Hymenophyllaceen, pag. 28.
16. 1878. Heinricher, E., Über Adventivkn. an der Wedelspreite einiger Farne. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXVIII.
17. 1880. Sadebeck, in Schenks Handbuch d. Bot., Bd. I, pag. 267.
18. 1881. Zimmermann, Über die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten. Bot. Zentralbl., Bd. VI, pag. 175.
19. 1881. Heinricher, E., Erwiderung auf A. Zimmermanns Aufsatz: „Über die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten". Bot. Zentralblatt, Bd. VI, pag. 358.
20. 1881. Ders., Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum Forst. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXIV.
21. 1881. Prantl, K., Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptog. II. Heft. Die Schizaeaceen.
22. 1882. Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie, pag. 234 ff.

23. 1882. Druery, C. T., Proliferous Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XVIII, pag. 781.
24. 1883. Ders., Proliferous Lady Ferns. The Florist and Pomolog, No. 61.
25. 1883. Hooker and Baker, Synopsis filicum.
26. 1885. Druery, C. T., Proliferous Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XXIV, pag. 244.
27. 1885/86. Jenman, Proliferation in Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XXIV, pag. 371.
28. 1886. Lachmann, P., Recherches sur la morphologie et l'anatomie des fougères. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris, T. CI, pag. 603.
29. 1886. Trécul, Nature radiculaire des stolons des Nephrolepis. Réponse à M. Lachmann. Comptes rendus de l'Acad. des sc. de Paris, T. CI, pag. 915.
30. 1886. Watson, Root Proliferation. The Gardeners Chronicle, Vol. XXV, pag. 201.
31. 1889. Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères.
32. 1889. Luerssen, Die Farnpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora.
33. 1889. Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. I., pag. 203.
34. 1890. Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890, pag. 429.
35. 1890. Rostowzew, Umbildung von Wurzeln in Sprosse. Flora 1890.
36. 1890. Velenovský, Bemerkungen zur Morphologie der Farnrhizome. Sitzungsbericht der k. böhm. Ges. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl., 1890.
37. 1892. Rostowzew, Beiträge zur Kenntnis der Ophioglosseen. I. Ophioglossum vulgatum L.
38. 1892. Sim, The Ferns of South Afrika.
39. 1894. Matouschek, Die Adventivknospen an den Wedeln von Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Österr. bot. Zeitschr., 44. Jahrg., No. 4.
40. 1894. Penzig, Pflanzen-Teratologie. Bd. II, pag. 518 ff.
41. 1894. Rostowzew, Untersuchungen betr. die Entwicklungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen von Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1894, pag. 45 ff.
42. 1894. Heinricher, E., Wahrung der Priorität zur Frage über die Entwicklungsgeschichte der Adventivknospen bei Farnen. Bot. Zentralbl., Bd. LX, pag. 334 u. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895, pag. 112.
43. 1895. Sadebeck, Über die knollenartigen Adventivbildungen auf der Blattfläche von Phegopteris sparsiflora Hk. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895.
44. 1896. Goebel, K., Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora 1896, pag. 67.
45. 1896. Sadebeck, Filices Camerunianae Dinklageanae. Jahrb. der Hamburger wiss. Institute, Beiheft XIV.
46. 1897. Christ, Die Farnkräuter der Erde.
47. 1901. Goebel, K., Organographie, II, pag. 448.
48. 1902. Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, I. Teil, IV. Abt.
49. 1902. Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich, pag. 388 ff. Biolog. Zentralbl., Bd. XXII.
50. 1903. Bayer, A., Zur Morphologie der Rhizome von Pteris aquilina. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1903.
51. 1905. Campbell, The structure and developement of Mosses and Ferns.
52. 1905. Hieronymus, Aspleniorum species novae et non satis notae. Hedwigia, Bd. XLIV, pag. 193 und Tafel VI.
53. 1905. Velenovský, Allgemeine Morphologie der Pflanzen.