Farnstudien.

Von **Erich Köhler.**

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

I. Über Aspidium Moorei (Hk.) Diels und einige andere verwandte Formen.

Aus der Beschreibung, die Hillebrand in seiner Flora von Hawaii von den verschiedenen Formen des Asplenium (Athyrium) deparioides Brack. gibt (Hillebrand, Flora of the Hawaiian Islands 1888, pag. 614ff.), geht hervor, daß sich bei dieser Spezies eine Reihe aufstellen läßt, in welcher alle Übergänge zwischen dem randständigen — „becherförmigen", und dem flächenständigen — „athyroiden" Sorus vertreten sind. Nach Hillebrands Auffassung wäre die Becherform der abgeleitete, die athyroide Form dagegen der ursprüngliche Zustand. Aber auch die entgegengesetzte Auffassung ist berechtigt; es sind wenigstens bis jetzt noch keine Tatsachen bekannt geworden, die uns zwingen könnten, uns für die eine von beiden Auffassungen endgültig zu entscheiden. Die Umwandlung des athyroiden Sorus in den becherförmigen geht folgenden Weg. Das ursprünglich seitlich am Nerv angeheftete (athyroide) Indusium nimmt bei seiner Verschiebung auf den Blattzahn eine zum Nerv quer gerichtete Stellung ein. Das Indusium auf der Unterseite bildet eine untere, der Blattzahn eine obere Klappe; zwischen diesen Klappen, die an der Seite freibleiben, sitzen die Sporangien. Ein weiterer Schritt erfolgt damit, daß Blattzahn und Indusium auf der einen Seite miteinander verwachsen, während die andere Seite offen bleibt. Es kommt dann ein becherförmiges, seitlich durch einen Spalt geöffnetes Gebilde zustande. Dies konnte ich an Herbar-Material bestätigen. Nach Hillebrand's Angaben kommt es nie vor, daß der Becher im ganzen Umfang geschlossen ist. Mit dieser Feststellung würden die von Hooker und Greville (Icones Filicum 1831) und Christ (Die Farnkräuter der Erde 1897, 223) gegebenen Abbildungen, auf denen das Indusium als becherförmiges Gebilde ohne seitlichen Spalt dargestellt ist, in Widerspruch stehen.

Es ist nun von Interesse, daß in der Familie der Polypodiaceen die Gattung Athyrium nicht die einzige ist, bei der sich die Verschiebung des Sorus nach dem Rande — oder, wenn man will, die Verschiebung des randständigen Sorus auf die Unterseite — verfolgen läßt. Auch in der Gattung Aspidium gibt es zwei Formengruppen, bei denen ein analoges Verhalten festgestellt werden konnte. Zur einen von den beiden Gruppen gehört diejenige, die Christ (l. c. 262) als Gruppe Diclisodon Moore bezeichnet hat. Dahin gehören zwei Formen, die beide auf Ceylon und der Südspitze von Vorderindien vorkommen: Aspidium deparioides Hook. und Aspidium concinnuum Thwait. Sie unterscheiden sich dadurch voneinander, daß die Sori bei letzterer Form zwar den Blattrand erreichen, aber noch auf der Blattfläche sitzen, während die Sori von A. deparioides am Ende der Fiederlappen sitzen. Das Indusium von A. concinnuum ist nierenförmig, ein typisches Aspidien-Indusium, dasjenige von A. deparioides, ist zweiklappig: die eine obere Klappe ist nichts anderes als das äußerste Ende des Fiederlappens (vgl. die von Christ, l. c. 262 gegebene Abbildung), die andere, untere Klappe ist dem nierenförmigen Indusium von A. concinnuum homolog. Zum becherförmigen Indusium, wie für die oben erwähnte Athyriumgruppe bekannt geworden ist, ist die Entwicklung in der Gruppe Diclisodon nicht fortgeschritten.

Eine zweite Gruppe aus der Gattung Aspidium, bei der eine Verschiebung des Sorus nach dem Rand eingetreten ist, möchte ich als die Gruppe Deparia Hook. et Grev. bezeichnen. Sie würde eine Untergruppe der von Christ (l. c. pag. 230) eingeführten Gruppe Cicutaria darstellen.

Dazu gehören folgende Formen:

1. Aspidium Moorei Hook. (Neukaledonien),
2. A. dapariopsis C. Chr. (Fidiji),
3. A. Godeffroyi (Luerss.) Christ. (Fidiji), und wahrscheinlich
4. Deparia nephrodioides Bak. (Lord Howe-Insel).

Ich hatte Gelegenheit, an Aspidium Moorei, das in den Pflanzenhäusern des Münchener botanischen Gartens kultiviert wird, Untersuchungen anzustellen. Bevor ich jedoch über meine Ergebnisse berichte, sei dasjenige, was über die anderen drei Formen bekannt geworden ist, mitgeteilt.

Aspidium dapariopsis hat randständige Sori ohne Indusien; im übrigen gleicht es Aspidium Moorei. Baker (Journal of. Bot. 1879, 297) beschreibt diese Form unter dem Namen Polypodium (Dapariopsis) deparioides. Diels (Natürliche Pflanzenfamilien, IV, 186) führt sie unter dem Namen Aspidium deparioides auf.

Aspidium Godeffroyi (Luerss.) Christ. Eine ausführliche Beschreibung des fertigen Zustands dieser Form gibt Luerssen (Filices Graeff. 222 in Mitteilungen a. d. Gesamtgebiet d. Botanik; Schenk u. Luerssen 1874). Er gibt an: „Sori auf den durch die etwas keulig angeschwollene Vereinigung zweier oder dreier Nervenäste (Receptaculum) gebildeten zahnartigen Vorsprüngen des Randes der Fiedersegmente, über den Blattrand frei vorragend, doch nicht gestielt, bis auf sechs auf einem Segmente. Indusium breit nierenförmig, am Rande schwach gewimpert, goldbraun bis dunkelbraun, mit dem Zahn des Segmentrandes zu einem im halbreifen Zustande etwas zusammengedrückten Becherchen verwachsen, später bei Reife des Sorus meistens mehr oder minder zerrissen." Auf der dazu gehörigen Taf. XIX sind die Sori abgebildet. Baker (Annales of Botany V, 199) führt die Form auf als Deparia Godeffroyi: „Habit and cutting of Nephrodium cicutarium; veins forming copious areolae whit branched free included veinlets."

Die 4. Form endlich, Deparia nephrodioides Baker, sammelte Baker auf der Lord Howe-Insel (Gardeners Chronicle 1872, 253). Nach der Beschreibung Baker's stimmt sie im Habitus überein mit Aspidium Moorei. Was den Sorus anbetrifft, so sagt Baker: „Sori marginal, one placed on the upper side of each ultimate lobe of the fertile divisions, the sessile involucre composed of two reniform valves, which scarcely differ from the blade in texture." Es besteht noch Unsicherheit darüber, wohin diese Form zu stellen sei. Doch scheint mir kaum fraglich, daß sie zur Gruppe Deparia gehört.

Über die Verschiebung des Sorus von der Blattunterseite nach dem Blattrand — oder umgekehrt; vgl. das bei Athyrium proliferum oben angeführte — läßt sich eine Reihe aufstellen mit folgenden Stufen: a) Ausgangsstadium: Stellung der Sori auf der Blattunterseite. b) 1. Stufe Verlegung des Sorus nach außen auf den Fiederlappen, Stellung noch auf der Blattunterseite. c) 2. Stufe: Hinausrücken des Sorus nach dem Rande; Placenta und Indusium bleiben noch auf der Blattunterseite; der Sorus wird auf der Oberseite nur noch von der Spitze des Fiederlappens bedeckt. d) 3. Stufe: Weiteres Hinausrücken der Placenta auf den Blattrand, Herumgreifen des unterseitigen Indusiums auf die Oberseite. Vorstufe zur Becherform. e) 4. Stufe: entweder a) becherförmige Ausbildung des Indusiums; Sorus kommt auf einen Stiel zu sitzen, oder b) Sorus bleibt nackt, Indusium wird nicht mehr angelegt. — Die Stellung, die die verschiedenen Formen auf dieser Stufenleiter einnehmen, ist aus folgender Darstellung ersichtlich.

Gruppe	Ausgangs-stadium	Stufe 1	Stufe 2	Stufe 3	Stufe 4a	Stufe 4b
Deparia	Aspidium cicutarium	—	A. Godeffroyi Deparia nephrodioides	A. Moorei	A. Moorei	A. depariopsis
Diclisodon	—	A. concinnuum	A. deparioides	—	—	—

Untersuchungen an Aspidium Moorei, Diels.

Aspidium Moorei, Diels (syn. = Trichiocarpa Moorei, J. Smith = Cionidium Moorii, Moore = Deparia Moorei, Hook.) aus der Familie der Polypodiaceen wächst in Neukaledonien, der durch ihren Endemismus bekannten Insel (vgl. Christ, Geographie der Farne). Bei dieser Pflanze

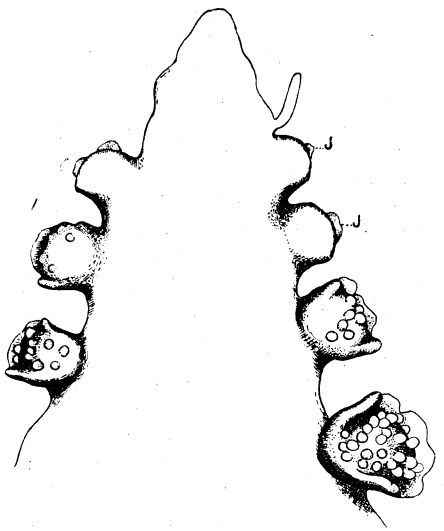


Fig. 1.

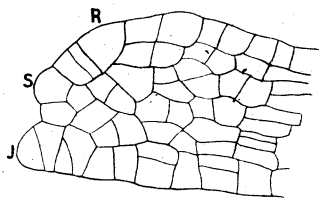


Fig. 2.

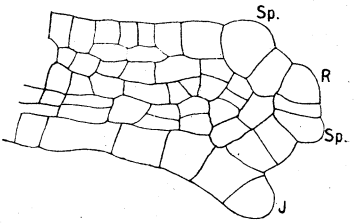


Fig. 3.

sitzen die Sori gewöhnlich am Blattrand; unter günstigen Bedingungen treten sie, wenn auch in geringerer Zahl, in zerstreuter Anordnung außerdem auf der oberen Blattfläche auf. Die randständigen Sori sitzen auf einem kürzeren oder längeren Stiel. Die Sporangien sind umgeben von einem unregelmäßig gelappten glockenförmigen Indusium, das auf der Oberseite durch einen mehr oder weniger tiefen Spalt geöffnet ist. Die flächenständigen Sori sitzen auf der Blattoberseite und zeichnen sich durch ein im ganzen Umfang geschlossenes, ebenfalls glockenförmiges Indusium aus.

Der randständige Sorus. Am Rand des jungen Blattes entstehen an Stellen, die sonst den Orten der Fiederanlage bei anderen Farnen entsprechen, in akropetaler Reihenfolge lokale, linsenförmige Anschwellungen, die anfangs nur wenig, in fortgeschritteneren Stadien mehr und mehr über den Blattrand vorspringen (Fig. 1). Bei Betrachtung einer derartigen Verdickung kann man schon sehr früh wahrnehmen, wie sich aus der Fläche der Unterseite, in der Nähe des Blattrandes die Anlage des unterseitigen Indusiums herausarbeitet (Fig. 1 *J*). Fig. 2 zeigt den Längsschnitt durch ein solches Stadium. Mit *J* ist die Anlage des Indusiums bezeichnet; dieses ist, wie man sieht, eine Bildung der oberflächlichen Zellschicht; *S* das erste Sporangium, *R* die keilförmige Blattrandzelle, welche etwas nach oben verschoben ist. Zugleich mit, gewöhnlich aber kurze Zeit nach der Anlage des unterseitigen Indusiums entstehen die ersten Sporangienanlagen als Vorwölbungen epidermaler Zellen. Die plazentale Region, vom unterseitigen Indusium an sich erstreckend, greift um den Blattrand *R* noch ein ansehnliches Stück auf die Oberseite über, wie aus Fig. 3 ersichtlich ist. Die ersten Sporangien entstehen also sowohl ober- wie unterhalb der noch vorhandenen Randzelle *R*. Auch letztere kann einem Sporangium den Ursprung geben. Die Folge der Sporangienanlegung ist unregelmäßig, „mixed" nach Bower. Bei der ferneren Entwicklung ist der oberflächliche Teil der Placenta hinsichtlich der Sporangienproduktion gefördert, wobei sich keinerlei Anzeichen der Anlegung eines oberseitigen Indusiums nachweisen lassen. Das unregelmäßig gelappte Indusium der Unterseite vergrößert sich in der Fläche und greift allmählich unter Inanspruchnahme weiterer epidermaler Zellen um den Sorus herum, indem es die Form einer Glocke mit unregelmäßig gelapptem Rand annimmt. Diese Glocke bleibt häufig an der nach oben gerichteten Seite durch einen breiteren oder schmäleren Spalt geöffnet. Die Spalte kann — doch ist dies selten — durch selbständige, vom unterseitigen Indusium mehr oder weniger unabhängige Entstehung einer oberseitigen indusiumartigen Epidermiswucherung zugedeckt werden. Am reifen Zustand können meist nur noch Andeutungen der ursprünglich dorsiventralen Gestaltung des Indusiums wahrgenommen werden. Das reife Indusium ist häufig ringsum geschlossen, die Spalte, infolge des Wachtums des Indusiums an der Basis, an den Rand hinausgerückt und nur noch als Einschnitt im Rand zu erkennen.

Den Längsschnitt durch ein älteres, halbreifes Stadium zeigt Fig. 4; dabei fällt die „gemischte" Anordnung der Sporangien deutlich in die Augen. Bei der weiteren Entwicklung hebt sich der Sorus durch interkalares Wachstum an der Basis mehr und mehr aus dem Blattrand

heraus und kommt schließlich auf einen kürzeren oder längeren Stiel, der von einem Leitbündel durchzogen ist, zu sitzen. Die Länge des Stiels ist je nach dem Standort Schwankungen unterworfen. Schon in frühen Stadien zeigt der Sorus eine goldgelbe Färbung, die bei der Reife in eine rotbraune umschlägt.

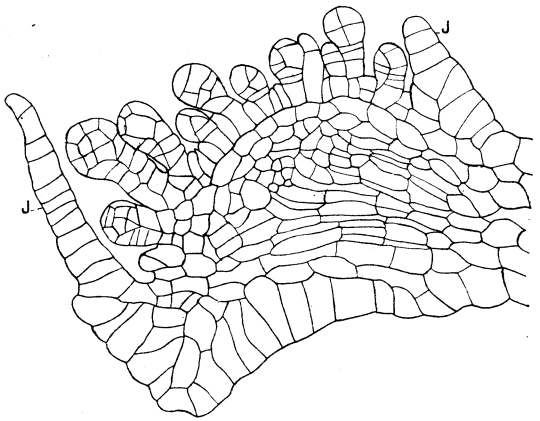


Fig. 4.

Der flächenständige Sorus. Das Vorkommen von Sporangien auf der Oberseite von Sporophyll-Laubblättern ist auf seltene Ausnahmefälle beschränkt. Kunze (Bot. Zeitg. 1848, 687) berichtet über gelegentliches Vorkommen an Polypodium lepidotum Willd., Polypodium proliferum Klfs. und Asplenium Trichomanes. Dasselbe gibt Goebel für das in Ceylon heimische Aspidium anomalum an (Organographie II, 2, 1144). Bei Aspidium Moorei entstehen die flächenständigen Sori stets im Zusammenhang mit den Blattnerven als ziemlich regelmäßige, im Umriß kreisförmige Höcker und wachsen an der Spitze vermittelst einer oder mehrerer (dies hat sich nicht sicher entscheiden lassen) Initialen. Später bildet sich das Indusium als mehr oder weniger gleichmäßige Wucherung, die den oberen Teil des Sorus, aus dem später die Placenta wird, ringwallförmig umgibt. Fig. 5 zeigt einen Blattquerschnitt, auf dem ein solcher Sorus getroffen ist. Man sieht daran die ringförmige Indusiumanlage *J*. Von da an stimmt die Entwicklung mit der für die randständigen Sori gültigen überein. Das Indusium bleibt aber infolge seiner Entstehungsweise im ganzen Umfang geschlossen. — Der flächenständige



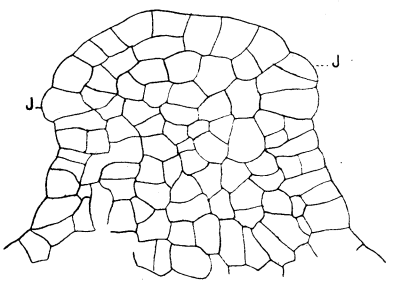


Fig. 5.

Sorus steht immer in Beziehung zur Nervatur, und zwar so, daß eine aus der Blattfläche vorspringende Nervenendigung vom Sorus eingenommen wird. Wo, was selten vorkommt, der Nerv, dem der Sorus aufsitzt, sich im Blatt fortsetzt, handelt es sich immer um eine nachträgliche, sympodiale Verzweigung.

Die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen von Aspidium Moorei ist noch umstritten. Eine sichere Endscheidung kann nur getroffen werden auf Grund einer eingehenden anatomischen Untersuchung, die bisher versäumt wurde. Es wird gezeigt werden, daß die Aspidiumnatur der Form nicht mehr in Frage gestellt werden kann. Von Hooker und Baker (Synopsis filicum 55) wird die Form zusammengestellt mit dem später von Christensen (Index) so benannten Athyrium proliferum (Klf.) C. Chr., synonym mit dem am Anfang dieser Arbeit erwähnten Athyrium deparioides Brack. und Deparia concinna Bak., welche Form von Moore zu Dennstaedtia gezogen wurde. Bower (II Studies in the Morphology of Spore-producing Members, No. IV, 77), äußert sich wie folgt: This genus of Ferns (Deparia, Hook and Grev.) has been recognised as having a near relation to Dennstaedtia, from which they differ „mainly by their extramarginal sori" (Synopsis filicum, pag. 55). Christ (c. l. 230), Diels (Nat. Pfl.-Familien, IV, 186) und Christensen (Index, pag. 83) stellen die Form zu Aspidium.

Anatomische Befunde. Hinsichtlich der Entwicklung und des Baues der Sporangien zeigt Aspidium Moorei weitgehende Übereinstimmung mit der Gattung Aspidium. Charakteristisch ist auch das Vorhandensein von Paraphysen, die am Sporangienstiel in Zweizahl entstehen. Am Sporangienstiel in Einzahl entstehende werden von Kündig (Beiträge zur Entw.-Geschichte des Polypodiaceensporangiums, Hedwigia 1888, 1) beschrieben für mehrere Arten von Aspidium, z. B. A. filix mas. Rees (zur Entw.-Geschichte des Polypodiaceensporangiums, Jahrb. wiss. Bot., V, 217—236) beschreibt Paraphysen, die aus mehreren Zellen des Stiels entstehen, bei Aspidium trifoliatum Sw. und Aspidium remotum A. Br. Die Ursprungsstelle der Paraphysen scheint den Angaben Kündig's zufolge nicht konstant zu sein. Bei Aspidium Moorei entspringen sie in der Regel aus den Zellen, die unterhalb der basalen Stockwerke der Segmente gelegen sind. Paraphysen, die auf den Sporangienstielen sitzen, sind meines Wissens bis jetzt nur bei der Gattung Aspidium angetroffen worden. Die Angabe von Rees, daß auch bei Llavea cordifolia Apophysen vorkommen, konnte von Kündig nicht bestätigt werden. (Nach meinen eigenen Untersuchungen kommen an den Sporangienstielen von Llavea cordifolia tatsächlich Apophysen vor. Sie entspringen in Einzahl

dem basalen Teil des Sporangienstiels, von dem sie in nahezu rechtem Winkel abstehen.) Die Zahl der im Sporangium gebildeten Sporen beträgt 48, eine Zahl, die auch bei anderen Gattungen aus der Familie der Polypodiaceen gefunden wurde. An den Sporen konnte ein echtes — nicht immer gleich stark entwickeltes — Perispor im Sinne von Hannig (Flora, N. Folge, Bd. III) nachgewiesen werden. Das Perispor kommt nach Hannig den Aspidiaceen allgemein zu.

Was die Nervatur anbetrifft, so zeigt Aspidium Moorei auch darin Übereinstimmung mit A. cicutarium Sw., daß die Blattnerven nicht durchweg anastomosieren, sondern daß auch freie Nervenendigungen innerhalb der Maschen in erheblicher Zahl anzutreffen sind. A. Moorei gehört zu denjenigen Polypodiaceen, die gleich Aspidium und Davallia bilaterale Sporen haben und somit nach Prantl's Auffassung zu den fortgeschritteneren Typen, im Gegensatz zu denjenigen mit tetraedrischen Sporen, wie z. B. Dennstaedtia und Dicksonia.

Hinsichtlich der systematischen Stellung von Aspidium Moorei kann unter Berücksichtigung aller ihm zukommenden wesentlichen Merkmale gesagt werden, daß es zum Typus der Aspidieen gehört.

Epidermis. In den Zellen der oberseitigen Epidermis kommen vielfach Membranfalten vor, wie sie Haberlandt (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882) auch bei Didymochlaena sinuata, Adiantum trapeziforme, Adiantum capillus veneris angetroffen hat. Die Falten entstehen als Einstülpungen der unterseitigen Zellwände und wirken oberflächenvergrößernd zur Ausbreitung der reichlich vorhandenen Chlorophyllkörner. Auch in den Haaren kommt Chlorophyll vor (wie bei A. cicutarium). Die Kerne der Haarzellen liegen den basalen Zellwänden an und sind umgeben von einer größeren Anhäufung von Protoplasma, in dem sehr häufig Chlorophyll auftritt. Dieses ist in den übereinstimmend gebauten Haaren der Blattstiele stets anzutreffen. Dieselben Haare (aber ohne Chlorophyll) kommen auch auf der Außenseite der Indusien vor.

Prothallium. Die Antheridien haben eine ungeteilte Deckelzelle und gleichen darin — nach Schlumberger's Auffassung — den fortgeschritteneren Formen unter den Polypodiaceen. Dagegen konnte das Auftreten von verzweigten Haaren mit Drüsenköpfchen auf der Prothalliumunterseite festgestellt werden. Ähnliche Haarbildungen hat Schlumberger bei Diacalpe aspidioides gefunden; sie werden aufgefaßt als ein Zeugnis der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Cyatheaceen (vgl. Goebel, Organographie II, 959).

Literatur.

1. Baker, Ferns of Lord Howe's Island. Gardeners Chronicle 1872, 253.
2. Bower, II. Studies in the Morphology of Spore-producing Members. IV.
3. Christ, Die Farnkräuter der Erde. 1897.
4. Diels, Cyatheaceae, Polypodiaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, 4.
5. Goebel, Organographie II, 2. Aufl., 2.
6. Ders., Flora, Bd. 105, 33. Loxsoma und das System der Farne.
7. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882.
8. Hannig, E., Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, N. F., III.
9. Hillebrand, Flora of the Hawaiian Islands. 1888.
10. Hooker, Exotic Ferns, Tome XXVIII.
11. Ders., Lowe Ferns. 1860, VIII, 107.
12. Kündig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Hedwigia 1888, 1.
13. Kunze, Über eine anormale Eruchtbildung auf der Oberseite der Wedel von Farnen. Bot. Ztg. 1848, 687.
14. Luerssen, Filices Graeffeanae. 1874.
15. Prantl, Das System der Farne. Arbeiten a. d. bot. Garten zu Breslau 1892
16. Rees, Zur Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Jahrb. f. wiss. Bot., V, 217—236.
17. Schlumberger, Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und . . . Flora 1911, Bd. 102.

II. Zur Kenntnis der Gattung Lonchitis.

Wenn man die von Diels (Natürl. Pfl.-Fam. I, 4, pag. 295) in der Gattung Lonchitis vereinigten Formen ohne Rücksicht auf die Stellung ihrer Sori in anatomischer Hinsicht miteinander vergleicht, so ergibt sich, daß sie sich in zwei Gruppen bringen lassen, die sich in folgenden Punkten unterscheiden.

	Typus I	Typus II
1. Sporen	kugelig-tetraedrisch	bilateral.
2. Nervatur	nicht anastomosierend	meist nicht anastomosierend.
3. Haare	Zellreihen mit meist isodiametrischen Zellen mit dünnen Membranen	borstenförmig, aus langgestreckten Zellen mit verdickten Membranen.
4. Kristalle	fast in jeder Zelle reichlich vorhanden. In fast allen Zellen der oberseitigen Epidermis Raphidenbündel	fehlen.
5. Paraphysen in den Sori	vorhanden	(an Herbarmaterial) nicht festgestellt.

Die Stellung der Sori ist innerhalb der zur Gattung Lonchitis L. gestellten Formen großen Schwankungen unterworfen und hat daher als systematisches Merkmal nur bedingten Wert. Gemeinsam ist allen Formen nur, daß die Spitzen der Fiedern und Segmente von den Sori frei sind. Soweit das vorliegende Material einen Schluß zu ziehen gestattet, scheinen die Sori bei Typus II allgemein auf die eigentliche Bucht beschränkt zu sein. Ihre Indusien haben halbmond- bis nierenförmigen Umriß und schmiegen sich dem Rand der Bucht an. Anders bei Typus I. Hier kommt neben der halbmondförmigen auch noch eine andere Anordnung vor, indem die eigentlichen Buchtwinkel frei bleiben und die Sori auf die Seitenränder der Bucht beschränkt bleiben. Beide Fälle sind öfters auf demselben Wedel anzutreffen und die Untersuchung ergibt, daß die Halbmondstellung nur einen Übergang darstellt zwischen derjenigen Stellung, welche wir bei Pteris allgemein, bei Lonchitis nur gelegentlich antreffen und derjenigen, bei welcher die Buchtwinkel frei bleiben. Diese Umbildung geht in Abhängigkeit von der Blattgliederung vor sich, indem bei fortschreitender Verschmälerung der Segmentsbuchten der gerade, randständige Sorus zum halbmondförmigen, buchtständigen fortschreitet und dieser schließlich in zwei einander mehr oder weniger parallele Sori geteilt wird. Eine schematisierte Darstellung dieses Vorgangs zeigt Fig. 6. Geht die Gliederung des Blattes noch weiter, so verhält sich jetzt der gerade Teilsorus ebenso wie der ursprüngliche gerade Sorus: er nimmt Halbmondform an und teilt sich schließlich in zwei parallele, gerade Sori.

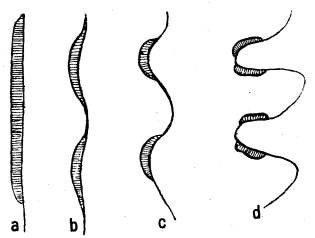


Fig. 6.

Diels teilt die Gattung Lonchitis nach der Stellung der Sori in drei Gruppen A, B und C ein. Es empfiehlt sich nach unserer Auffassung nicht, zwei anatomisch so verschiedene und wohl charakterisierte Typen nur auf Grund äußerer Merkmale in einer Gattung zu vereinigen. Die Typen sind vielmehr zu trennen, zumal auch die von Diels angewandten unterscheidenden Merkmale von relativem Wert sind und eine sichere Diagnose bei Bestimmungen nicht gestatten. Daß die Trennung notwendig ist, hatte bereits Hooker (spec. filic. II, 55) erkannt. Er entfernte unseren Typus I aus der Gattung und stellte ihn zu Pteris (Eupteris); während er den Typus II als Gattung Lonchitis beibehielt. Mettenius (Filic. hort. Bot. Lipsiensis, pag. 59) ging noch weiter. Er löste auf Grund der bei der Species L. glabra gefundenen Merkmale

die Gattung Lonchitis überhaupt auf und gliederte unseren Typus II seiner fünften Abteilung von Pteris ein, wohin u. a. Pteris aurita Bl. gehört. Pteris aurita ist synonym mit Histiopteris incisa Agardh, einem Genus, das Diels anläßlich seiner abweichenden Sporenform mit Recht von der Gattung Pteris schied. Typus II gehört also zu Histiopteris Agardh und ist mit diesem Genus in einer Gruppe der Histiopterides als besonderes Genus Lonchitis zu vereinigen. Typus I gehört zur Sektion Eupteris (Diels) und wäre in diese als besondere Gruppe „Laciniata" aufzunehmen. Die Arten des Genus Lonchitis sind in den Tropen von Afrika und Amerika heimisch. Die Arten der Laciniata-Gruppe sind nicht auf das tropische Amerika beschränkt,

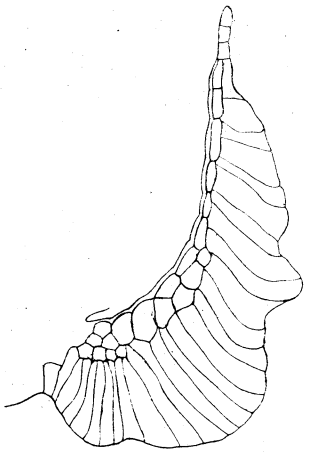


Fig. 7.

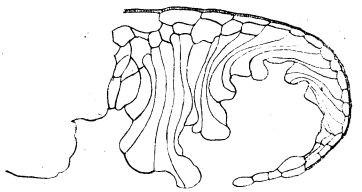


Fig. 8.

wie von Diels und Christ (l. c. pag. 173) angegeben wird. Aus dem Herbarmaterial des Münchener botanischen Instituts geht vielmehr hervor, daß Formen dieser Gruppe auch im Nyassa-Hochland und in Usambara verbreitet sind.

Anatomie. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal der beiden Typen liefert uns der Bau der Haare. Das Haar von Typus II ist starr und läuft häufig in eine gekrümmte Spitze aus. Die Wände der im Vergleich mit dem Pubescenshaar wenigen Zellen sind stark verdickt. Die Raphiden aus der oberseitigen Epidermis von Typus I sind eingebettet in eine Schleimmasse, die mit den gebräuchlichen Reagenzien leicht sichtbar gemacht werden kann. Die unterseitige Epidermis führt ebenfalls Kristalle von Kalziumoxalat in beträchtlichen Mengen. Diese haben eine andere Form. Fig. 7 stellt den Querschnitt durch ein Indusium dar. Die Zellen der Indusiumaußenseite sind zartwandig, weitlumig, die der Innenseite englumig, die Oberfläche der Innenseite ist stark verdickt. Bei eintretender Reife krümmt sich das Indusium nach außen, indem die weitlumigen Zellen infolge Wasserverlusts schrumpfen. Durch die Kohäsionsenergie wird die verdickte Wand der Innenseite

nach auswärts gebogen (Fig. 8). Die mit einem auffallend schwarzen Ring versehenen Sporangien platzen kurz nach der erfolgten Auswärtskrümmung des Indusiums.

Am Assimilationsgewebe beteiligt sich die chlorophyllreiche Epidermis der Oberseite durch trichterförmige Ausstülpung blindsackartiger Fortsätze nach dem Blattinnern. Bei tiefer Einstellung der oberseitigen Epidermiszellen mit dem Mikroskop treten die Ränder der Blindsäcke deutlich in Erscheinung. Die Chlorophyllkörner liegen den Wänden dieser Blindsäcke an, während der obere Teil der Zellen von ihnen frei bleibt. Der obere Teil ist schleimhaltig und enthält das Raphidenbündel. Die Kerne liegen meist an den Sackrändern. An Querschnitten sieht man sie zuweilen in den Sackmündungen hängen, dagegen sind sie in dem oberen, schleimhaltigen Teil nie anzutreffen. Der schleimhaltige Teil stellt ein Organ für Wasserspeicherung dar. Wird das Wasser entzogen, so verringert sich sein Volumen.

Zusammenfassung.

Die von Diels in der Gattung Lonchitis vereinigten Arten gehören zwei verschiedenen Typen an und sind voneinander zu trennen.

Die Arten des einen Typus (I) sind in einer Gruppe Laciniata Willd. zusammenzufassen und in die Sektion Eupteris Diels aufzunehmen Dazu gehören die Arten:

Pteris laciniata Willd.	Amerika
Pteris Ghiesbreghtii Linden	„
Pteris occidentalis (Bak.)	Afrika
Pteris Friesii (Brause)	„

Der andere Typus (II) ist als Gattung Lonchitis mit der Gattung Histiopteris Agardh in der Sektion der Histiopterideae zusammenzufassen. Die Gattung Lonchitis umfaßt die Arten:

Lonchitis aurita L.	Amerika
L. Currori (Hk.) Mett.	Afrika
L. glabra, Bory	„
L. madagascariensis Hk.	„
L. polypus Bak.	„
L. pubescens Willd.	„

Literatur.

1. Christ, Die Farnkräuter der Erde. 1897.
2. Diels, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I, 4.
3. Hooker, Species Filicum, 1860, Bd. III.
4. Linné, Species plantarum, Bd. V, 1810.
5. Metteniʋs, Filices Horti Botanici Lipsiensis 1856.

III. Experimentell-morphologische Untersuchungen an Farnen.

Die vorliegende Arbeit versucht, auf den von Goebel (1907, pag. 115; 1908, pag. 196ff.; 1913, pag. 422ff.) und Woronin (Flora, Bd. XCVIII) an Primärblättern und Prothallien von Farnen gewonnenen Ergebnissen weiterzubauen. Danach ist es bekannt, daß Primärblätter verschiedener Farnspezies mit einem umfangreichen Regenerationsvermögen ausgestattet sind. Die dabei entstehenden Neubildungen können verschieden ausfallen: sie können Prothallien gleichen, sie können Adventivsprosse darstellen oder Übergangsbildungen, Mittelformen zwischen Blatt und Prothallium.

Es erhebt sich die Frage, von welchen Bedingungen der Ausfall der Regenerate jeweils abhängig sei. Die Beantwortung dieser Frage könnte u. a. ein Licht werfen auf unsere Auffasung vom Generationswechsel (vgl. Goebel 1913, pag. 423).

In den vorliegenden Untersuchungen wurde das Verhalten sowohl von Primärblättern, die an der Pflanze belassen wurden, wie auch von abgetrennten festgestellt. Dabei wurde die Erfahrung bestätigt, daß die Fähigkeit der Neubildung nicht allen Farnen gleichmäßig zukommt: die Versuche, die an Primärblättern von Adiantum-Arten unternommen wurden, sind stets ergebuislos geblieben. In den Kreis der Beobachtung wurden außerdem gezogen interessante Vorgänge, die an einer Prothallienkultur von Polypodium vulgare, var. elegantissimum beobachtet wurden.

Die untersuchten Arten sollen nun der Reihe nach abgehandelt werden. Vorher möchte ich aber nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß die hier veröffentlichten Untersuchungen infolge des Kriegsausbruchs vorzeitig abgebrochen werden mußten und deshalb in keiner Weise zum Abschluß gelangt sind. Da dem Verfasser jedoch eine Fortführung der Untersuchungen in absehbarer Zeit nicht möglich ist, dürfte sich die Mitteilung der vorläufigen Ergebnisse rechtfertigen lassen.

Platycerium alcicorne.

Versuche an abgetrennten Primärblättern.

1. Versuchsanordnung: Abgetrennte Primärblätter wurden auf Erde ausgelegt in Töpfen, die mit Glasplatten bedeckt waren und dann verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt.

Ergebnis: Bei schwächerem Licht ist eine vorwiegende Neigung zur Prothallienbildung festzustellen, während bei zunehmender Licht-

intensität die Regenerate in steigender Zahl Blattcharakter haben. Dies ist aus folgender Tabelle I ersichtlich.

1. Abgetrennte Primärblätter am 15. Mai 1914 auf Erde ausgelegt, untersucht am 1. Juli 1914.

Charakter der Neubildung.

Beleuchtung	Einschichtige Prothallien	Mittelbildungen	Blätter	Ohne Neubildung oder abgestorben	Anzahl der ausgelegten Blätter
Sehr abgeschwächtes Licht	6	2	—	20	28
Mittleres Licht . .	3	1	3	23	30
Helles Licht . . .	3	1	13	5	27

2. Versuchsanordnung: Auf dem Boden von Esmarch-Schalen wurde Filtrierpapier ausgelegt und mit destilliertem Wasser getränkt. In den Schalen wurden die 1. Primärblätter ausgelegt und wieder drei verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt. Beginn des Versuchs am 15. Mai 1914. Da das Wasser in den Schalen naturgemäß verdunstete, mußte von Zeit zu Zeit Wasser nachgegeben werden. Dabei ließ es sich bei den dem hellen Licht ausgesetzten Schalen nicht vermeiden, daß das Papier zuweilen fast austrocknete.

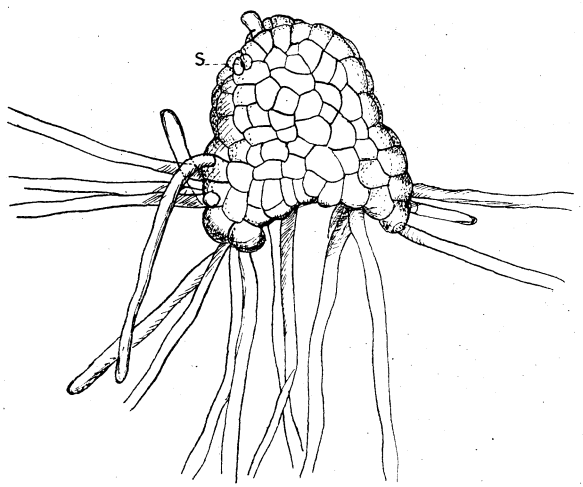


Fig. 9.

Ergebnis am 1. Aug. 1914: Bei sehr heller Beleuchtung und wohl auch unter dem Einfluß größerer Trockenheit können Regenerate von eigenartigem Aussehen entstehen, die sich in zwei Gruppen bringen lassen.

1. Gruppe (Fig. 9). Die Regenerate haben weder ausgesprochenen Prothallium- noch Blattcharakter; sie sind eigentümliche, knopfige Zellkomplexe aus meristematischem Gewebe, häufig mit Rhizoiden und Spaltöffnungen; an einem Blatt fanden sich sechs derartige Gebilde. Sie entstehen von der Blattfläche aus einer einzigen Epidermiszelle, lassen sich daher leicht ablösen. Ihre Bildung erfolgt vorzugsweise

auf der dem Substrat zugekehrten Seite. — Man kann diese Knöllchen vergleichen mit den von Goebel (Organographie, 1. Aufl., pag. 426) an den Prothallien von Anogramme chaerophylla und den von Heilbronn (1910) an Prothallien von Cystopteris fragilis beschriebenen Bildungen, die als Einrichtungen zum Überstehen von Trockenperioden gedeutet werden. Versuche mit isolierten Knöllchen sind nicht zum Abschluß gelangt.

2. Gruppe (Fig. 10). An der Blattspitze, und zwar nur auf der dem Substrat zugewandten Seite entstehen Neubildungen, bestehend aus undifferenziertem, meristematischem Gewebe.

Man wird nicht fehlgehen, wenn man die Verschiedenheiten des Orts der Neubildung — ob auf der Blattfläche oder an der Blattspitze — darauf zurückführt, daß die Blätter im ersteren Fall ausgewachsen waren, im letzteren ihr Spitzenwachstum noch nicht abgeschlossen hatten. Das Regenerat entstand bei nicht ausgewachsenen Blättern an der Spitze, wohin die Nährstoffe strömten.

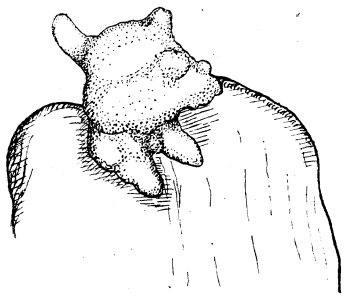


Fig. 10.

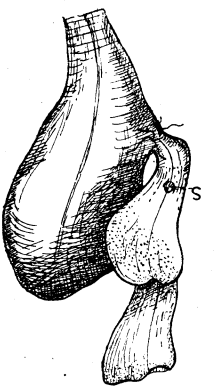


Fig. 11.

Von den in mittlerem und abgeschwächtem Licht entstandenen Neubildungen seien folgende Beispiele beschrieben: An einem am Primärblattrand entstandenen blattartigen Auswuchs, der Rhizoiden trägt, hat sich ein einschichtiges Prothallium gebildet. — Die Blattspitze ist zu einem Blatt ohne Leitbündel ausgewachsen. — Auch ein Prothallium hat sich aus der Blattspitze gebildet. Das Primärblatt ist als einschichtiges Prothallium weitergewachsen.

Fig. 11. Am Rande haben sich zwei Blätter gebildet, von denen das untere eine Stammknospe trägt. An seiner Ansatzstelle Rhizoiden.

Die folgende Tabelle II gibt einen Überblick über den Ausfall der Regenerate:

Abgetrennte erste Primärblätter auf Filtrierpapier, mit destilliertem Wasser getränkt, ausgelegt am 15. Mai 1914.

Ergebnis am 1. Juli 1914:

Beleuchtung	Einschichtige Prothallien	Mittelbildungen	Blätter	Höcker an der Spitze	Knöllchen an der Blattfläche	Ohne Neubildung	Ausgelegte Blätter
Sehr abgeschwächtes Licht	2	2	2	—	—	39	45
Mittleres Licht	2	4	7	4	5	8	30
Helles Licht	1 (an d. Spitze)	3	4	15	6	13	42

Bei Vergleich der Tabellen I und II fällt auf, daß bei Kultur auf salzfreiem Substrat auch bei geringer Lichtintensität Regenerate mit Blattcharakter auftreten. Bei mittlerem Licht und in salzfreier Kultur haben unter der gleichen Anzahl (30) von untersuchten Blättern sogar sieben blattartige Bildungen regeneriert gegenüber von drei in salzhaltiger Kultur. Diese Erscheinung in Verbindung mit dem Ergebnis des in Tabelle I dargestellten Versuchs würde die Annahme stützen, daß das Konzentrationsverhältnis von CO_2-Assimilaten zu Salzen für den Ausfall des Regenerats bestimmend sei und daß eine Anhäufung von CO_2-Assimilaten die Entstehung blattartiger Neubildungen begünstige.

Wie schon bemerkt wurde, war der Ort der Neubildung verschieden, was, wie vermutet werden darf, von dem Entwicklungsstadium des Blattes abhängt. Daß nicht alle Regenerate unter gleichen äußeren Bedingungen auch nach derselben Richtung sich entwickeln, liegt an dem Umstand, daß auch der Grad der Entwicklung, indem das Primärblatt im Zeitpunkt der Abtrennung von der Keimpflanze sich befindet, von mitbestimmendem Einfluß sein dürfte. Blätter, deren Spitzenwachstum noch nicht abgeschlossen ist, wachsen an der Spitze weiter. Bei jungen Blättern, die noch Spitzenwachstum hatten, entwickelte sich nie ein Regenerat an der Blattbasis.

Weitere Versuche:

15. Juni 1914. Ausgewachsene erste Blätter abgetrennt in Knop-Lösung 1,62 ‰ gebracht und hell gehalten. Ergebnis am 23. Juli 1914: Die Neubildung besteht aus 1—2 Blättern mit Stammhöckern darauf. Aber nie entwickelte sich die Neubildung an der Blattspitze. Häufig kam es zur Bildung stark reduzierter Blätter, und zwar dann, wenn nur eine einzige Epidermiszelle zur Teilung geschritten war und so die Anlage des Blatts gebildet hatte.

16. Juni 1914. Junge erste Blätter mit Spitzenwachstum unter denselben Bedingungen wie vorhergehend. Ergebnis am 23. Juli 1914:

Die Blätter sind alle an der Spitze weiter gewachsen oder haben auf der Blattoberfläche Blätter regeneriert.

Neubildung an einer primären Wurzel: Eine von der Keimpflanze abgetrennte Wurzel, deren Spitze ebenfalls abgetrennt war, bildete in der Nähe der spitzenwärts gelegenen Wundfläche ein Prothallium. Außerdem hat eine an derselben Wunde gelegene Epidermiszelle Chlorophyll gebildet. Es geht daraus hervor, daß auch in den Zellen der Wurzel noch die Fähigkeit schlummert, Prothallien zu bilden und damit auch die Potenz, die ganze Pflanze zu regenerieren. Dabei ist nicht aufgeklärt, ob der Wundreiz als solcher die Aktivierung dieser Fähigkeit auslöst oder ob noch andere Einflüsse mitwirken.

Polypodium vulgare, var. elegantissimum.

Von dieser Form stand mir eine Prothallienkultur zur Verfügung, die auf Erde in einen irdenen Topf ausgesät und mit einer Glasplatte zugedeckt war. Leider wurde die wertvolle Kultur durch Infektion mit Completoria complens während der Untersuchung fast restlos vernichtet. Die Untersuchung der Prothallien ergab folgendes: die Aussaat war äußerst dicht gewesen. Die Prothallien blieben meist außerordentlich klein und schritten sehr früh zur Bildung eines zylindrischen Fortsatzes. Die Fortsätze, verkümmerte Blätter, glichen den von Woronin und Schlumberger an anderen apogamen Farnen beschriebenen. An Stelle des Fortsatzes, der im Inneren häufig einen Strang langgestreckter Zellen mit trübem Inhalt aufwies, entwickelte sich häufig auch ein weiteres Prothallium. Die Auswüchse konnten aus dem apikalen Meristem oder an irgendeiner anderen Stelle des Prothalliumrandes entstehen. Gametangien fand ich damals nirgends. Später nach Übertragung der Kultur in ein anderes Gewächshaus veränderte sich ihr Aussehen in Kürze bedeutend. Es kam zur Bildung von ganz normal aussehenden, kräftig entwickelten Prothallien von erheblicher Größe, die reichlich Antheridien und Archegonien trugen. In mehreren Fällen ließ sich nachweisen, daß ein derartiges Prothallium aus einem ersten, kleinen sekundär entstanden war. An den großen Prothallien konnte auf der Unterseite eine normal aussehende Keimpflanze sich entwickeln. Die Entwicklungsvorgänge lassen sich im übrigen folgendermaßen beschreiben: Aus den Sporen können sich zweierlei Prothallien entwickeln, sterile und fertile. Die Entscheidung hängt von äußeren Bedingungen ab. Übergänge kommen vor. Die extremen, häufigeren Fälle zeigen folgende Eigenschaften:

1. Die sterilen Prothallien bleiben klein, bilden einen zylindrischen Fortsatz mit Blattcharakter, auf dem sich eine Knospe bildet, aus der sich eine Keimpflanze entwickelt.

2. Die fertilen Prothallien werden groß, herzförmig, tragen reichlich Antheridien und Archegonien. Die Keimpflanze entsteht auf der Unterseite aus dem Archegonium. Da die Chromosomenverhältnisse nicht geprüft wurden, konnte der Entwicklungsgang nicht aufgeklärt werden. Nach den bis jetzt an anderen Formen bekannten Tatsachen wären zwei Möglichkeiten denkbar; entweder die an den fertilen, diploiden Prothallien angelegten Keimpflanzen entstehen aus der unbefruchteten Eizelle oder die Verhältnisse liegen wie bei Nephrodium molle (s. Vamanouchi, 1908), d. h. es ist sowohl typische Sexualität mit normalem Generationswechsel vorhanden, wobei der Gametophyt haploid, der Sporophyt diploid ist als auch Apogamie, wobei Prothallium und Sporophyt beide haploid sind. Ein ähnlicher Fall liegt wohl auch bei den von Heim untersuchten Doodya caudata und D. aspera vor: „Die D. caudata erscheint uns demnach als Pflanze, welche sich auf sexuellem und apogamem Wege fortpflanzt."

Versuche: Wurden kleine, sterile Prothallien in Knop'sche Nährlösung gebracht und untergetaucht ziemlich hell kultiviert, so wuchsen sie als bandförmig gestaltete Zellflächen, die zahlreiche Rhizoiden trugen, monatelang weiter. Am 19. Nov. 1913 in Knop gebracht, waren sie am Tage der Untersuchung, 24. Juli 1914, noch üppig im Wachsen.

Versuche an Primärblättern: Abgeschnittene Primärblätter, die auf Erde ausgelegt und teils in abgeschwächtem, teils in hellem Licht kultiviert wurden, bildeten in zahlreichen Fällen Regenerate mit Prothallium- oder Blattcharakter, ohne daß sich mit Sicherheit ein Einfluß der Beleuchtungsintensität auf den Ausfall der Regenerate nachweisen ließ. Letztere wuchsen aus der Blattfläche heraus; die Region in der Nähe der Leitbündel war bevorzugt.

Versuche an Prothallien: Prothallien mit zylindrischem Fortsatz am 5. Nov. 1913 ausgelegt:

A. Lehm:
   1. hell: Bis auf Reste alles abgestorben,
   2. in abgeschwächtem Licht: nach 14 Tagen hatten sich am Fortsatz Adventivsprosse gebildet.

B. Destilliertes Wasser (auf Filtrierpapier.):
   1. hell: Die Mehrzahl abgestorben. Bei wenigen bleibt das meristematische Gewebe am Leben;

2. in abgeschwächtem Licht: Bleiben am Leben. An einigen Fortsätzen bilden sich Adventivsprosse wie bei denen auf Lehm.

Junge Prothallien ohne zylindrischen Fortsatz ausgelegt und nach 18 Tagen untersucht.

1. In Knop untergetaucht: Wachsen prothalloid weiter; in einigen Fällen leichte Blattähnlichkeit (Haare!), im übrigen starkes Flächenwachstum.

2. In Lösung ohne P (nach Detmer), untergetaucht: die Prothallien gehen teils zugrunde, teils wachsen sie fadenförmig weiter. Die fadenförmige Bildung gleicht häufig dem aus der keimenden Spore in Knop-Lösung untergetaucht gebildeten Prothallium.

Prothallien, die an der Spitze einen kleinen, noch undifferenzierten Fortsatz angelegt hatten, wurden unter verschiedenen Bedingungen weiter kultiviert.

Am 15. Nov. 1913.

1. In Knop-Nährlösung,
2. in P-freier Nährlösung (Detmer),
3. in Regenwasser.

Am 27. Nov. 1913 folgendes Ergebnis:

Zu 1. 62,5% der Prothallien bilden Stammknospen oder Auswüchse mit Blattcharakter.

Zu 2. nur 20,5%.

Zu 3. nur 26%.

Prothalloide Neubildungen dagegen entstanden bei 1. an 4,5%, bei 2. an 17,2%, bei 3. an 8,3%.

Daraus geht hervor, daß zur Bildung des Blattes eine größere P-Zufuhr erforderlich ist als für die Bildung des Prothalliums und daß in einer an Salzen reicheren Nahrung (wenn auch ohne P) die prothalloide Entwicklung anhält, bis das Phosphorminimum erreicht ist; m. a. W.: das Blatt hat ein höheres Phosphorminimum als das Prothallium.

Notochlaena sinuata.

Die Entwicklung der Prothallien von Notochlaena sinuata und ihrer apogam entstehenden Keimpflanzen ist von Woronin ausführlich beschrieben worden.

Versuche an abgetrennten Primärblättern.

1. Auf Erde ausgelegt:

a) in hellem Licht . . . . . } viele zeigen Prothallien-
b) in abgeschwächtem Licht . . } bildung am oberen Blatt-
c) in stark abgeschwächtem Licht } rand schon nach 8 Tagen.

Ein Einfluß der Lichtintensität auf die Gestaltung des Regenerats war nicht nachzuweisen.

2. a) Mit dem Stiel in Erde gesteckt: Nur wenige Blätter regenerieren Prothallien am Blattrand.

b) Die Spreite in Berührung mit der Erde ausgelegt: Fast alle Blätter regenerieren Prothallien. Anders aussehende Regenerate bilden sich nicht. Der Unterschied im Verhalten von a und b dürfte in der Verschiedenheit der Feuchtigkeitsverhältnisse zu suchen sein.

3. 14. Mai 1914. Auf Filtrierpapier, das mit destilliertem Wasser getränkt wurde, ausgelegt:

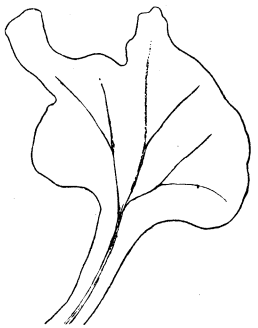


Fig. 12.

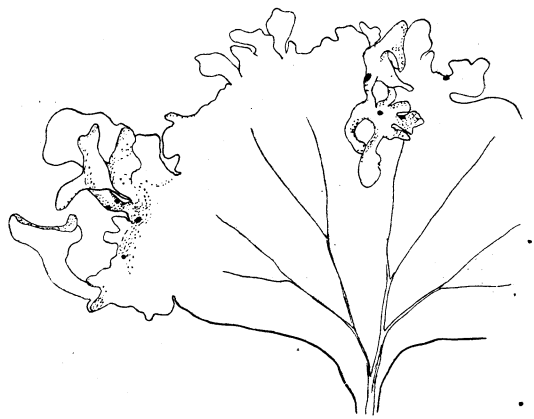


Fig. 13.

a) In hellem Licht. In der Mehrzahl der Fälle eigentümliches Fortwachsen des Blattrandes in Verlängerung der Gefäßbündel. Das Regenerat hat Blattcharakter (Fig. 12) andere Exemplare regenerieren nicht oder die Regenerate haben das Aussehen von Prothallien.

b) In abgeschwächtem Licht Verhalten wie bei a. Es liegt nahe, die bei den Versuchen 1 und 3 aufgetretenen Verschiedenheiten auf den verschiedenen Salzgehalt der Substrate zurückzuführen. Da aber der Versuch 1 mehrere Wochen vor Versuch 3 angestellt wurde, könnte auch der Umstand von Einfluß sein, daß die unter günstigeren Beleuchtungsverhältnissen (im Mai) entstandenen Primärblätter, die zu Versuch 3 verwendet wurden, andere innere Bedingungen mitbrachten. Man könnte dabei an eine Anhäufung von CO_2-Assimilaten denken.

4. Diejenigen Blätter, die bei Versuch 3 unter a kein Regenerat gebildet hatten (sie hatten eine sehr helle, weißlich-grüne Farbe, ganz anders als die auf Erde ausgelegten, die ihre Farbe behielten), werden auf Erde ausgelegt. Starben ab 15. Juli 1914. Die Blätter waren mit Assimilaten angefüllt. Vielleicht wirkte diese Anhäufung entwicklungshemmend.

5. Auf Erde, in mittlerem Licht: Prothalloide Auswüchse am Blattrand. Die Prothallien tragen abnorm gestaltete Archegonien und normale und abnorm gestaltete Antheridien, die lebende Spermatozoiden bilden können (Fig. 13). Die Archegonien entstehen hart an der Ursprungsstelle der Auswüchse, während die Antheridien sich etwas weiter erstrecken.

6. Abgetrennte Primärblätter:

a) Schwimmend auf Knop. Sofort üppige Prothallienbildung. Ansatzstelle der Prothallien breit. Keine Geschlechtsorgane.

b) Auf Erde ausgelegt: Schwächere, mehr zerteilte Prothallien mit Antheridien. Ansatzstelle der Prothallien schmal.

Die Regenerate von a und b wurden verglichen hinsichtlich der Breite der Ansatzstelle der Prothallien vom Blattrand. Ergebnis bei a von acht Blättern: Länge des freien Blattrandes verhält sich zur Breite der Ansatzstelle wie 100 : 55. Ergebnis bei b von acht Blättern wie 100 zu 26. Es fällt auf, daß mit der Förderung des Wachstums eine Hemmung der Antheridienbildung verbunden ist. Die an den Prothallien auftretenden Antheridien konnten normalen Bau aufweisen. Von besonderem Interesse war ein Regenerat, in welches sich langgestreckte Leitungszellen aus dem Primärblatt erstreckten. Von den drei darauf entstandenen, flächenständigen Gebilden war nur das dem Blattrand zunächst gelegene ein normales Antheridium. Das zweite war ein Antheridium mit abnormem Bau, das dritte wuchs in eine Zellfläche aus. Es hatte am Grund eine Höhlung, die nach außen offenstand.

7. Abgetrennte Primärblätter:

a) Schwimmend in Knop (1,62 $^0/_{00}$). Zeigen richtige Prothallienbildung (s. 6).

b) Auf Filtrierpapier (dest. Wasser) und in sehr abgeschwächtem Licht, teilweise mit Zucker ernährt: Die Blätter sind voll von Assimilaten und verhalten sich ähnlich wie die in Versuch 4 beschriebenen. Es fehlt offenbar an Salzen.

8. Abgetrennte Primärblätter:

a) Auf Erde ausgelegte (Mischung von Moor- und Heideerde). Sämtliche Auswüchse haben prothalloiden Charakter.

b) Auf Filtrierpapier mit dest. Wasser: Die Auswüchse haben Blattcharakter oder zeigen alle Übergänge zu prothalloider Gestaltung.

Es sei noch hervorgehoben, daß bei Notochlaena sinuata Neubildungen nur als Auswüchse des Blattrandes beobachtet wurden, nie auf der Fläche oder an der Basis.

Versuche an jungen apogam entstandenen Pflanzen.

1. An jungen Pflanzen, die ein Primärblatt angelegt hatten (vgl. Woronin, l. c.) wurden Prothallien und Sproßvegetationspunkt und, wenn vorhanden, Sproßvegetationspunkt auf dem zweiten Primärblatt eingegipst. Ergebnis: Anlage eines neuen Vegetationspunktes vom Blattstiel unmittelbar an der Gipsfläche.

2. An jungen, mit dem Prothallium noch verbundenen Pflanzen, deren Primärblatt eine Stammknospe angelegt hatte, wurde die Stamm-



Fig. 14.

knospe abgetrennt. Ergebnis: Der Mittellappen des Prothalliums wächst zu einem mehr oder weniger typischen Blatt aus, vorausgesetzt, daß seine Entwicklung nicht nach Anlage eines neuen Sproßvegetationspunktes am Blatt gehemmt wird. Es besteht demnach eine Korrelation zwischen dem Vegetationspunkt des Sprosses und dem des Prothalliums.

3. Junge Pflanzen mit einem Primärblatt, das an seiner Basis eine Stammknospe adventiv angelegt hatte, werden vom 15. Mai 1914 einschließlich dieser Knospe so eingegipst, daß nur noch das Primär-

blatt freiliegt. Ergebnis am 25. Juni 1914: Bei einer Pflanze hat sich am Stiel des Primärblattes oberhalb der eingegipsten ersten Adventivknospe auf derselben Seite eine zweite Knospe gebildet und ist zur Pflanze mit zwei langstieligen Blättern herangewachsen. Der Gips wurde durch das Wachstum gesprengt und die alte Knospe bildete zwei stark reduzierte Blätter ohne Spaltöffnungen aus.

Ein besonders anschauliches Beispiel des Schwankens zwischen prothalloidem und blattartigem Charakter zeigt Fig. 14. In der Verlängerung eines Gefäßbündels ist der Rand des abgetrennten Primärblattes in ein Prothallium ausgewachsen. Auf diesem ist apogam eine junge Pflanze mit zwei stark reduzierten Blättern entstanden, die Rhizoiden und ein Antheridium trägt.

Von dem Primärblatt einer Keimpflanze, die noch in Verbindung mit dem Prothallium stand, wurde die adventiv entstandene Stammknospe abgelöst. Dies hatte zur Folge, daß der Mittellappen des Prothalliums zu einem keulenförmigen, rhizoidenführenden, verkümmerten Blatt auswuchs.

Platycerium grande.

Die Primärblätter haben die Fähigkeit, Blätter zu regenerieren. Unter günstigen Ernährungsbedingungen bildet sich am ersten oder zweiten der regenerierten Blätter eine Stammknopse. Die Entstehung eines Regenerats mit Prothalliumcharakter unmittelbar am Primärblatt wurde in keinem Fall beobachtet. Auffallend war die Bildung einer großen Zahl von abnorm langen Rhizoiden, wie sie in diesem Maße bei keinem anderen der untersuchten Farne am Primärblatt auftrat. Die Rhizoiden entstanden überwiegend in der basalen Blattregion. — Durch besondere Maßnahmen gelang es, die Entwicklung stark reduzierter Blätter mit teilweiser Prothalliumähnlichkeit zu erzielen. Ein Fall sei beschrieben: Ein auf Lehm ausgelegtes, abgetrenntes Primärblatt regenerierte nacheinander zwei Blätter I und II. In diesem Zustand wurde es in Knop-Lösung gebracht, wo es untersank. Dabei hatten die Blätter I und II an der Spitze noch meristematische Zellen und waren noch nicht ausgewachsen. Nach einiger Zeit hat sich ein neues Blatt III gebildet und Blatt I ist an der Spitze in einen einschichtigen Fortsatz mit Rhizoid ausgewachsen.

Platycerium Hillii.

Auf der Fläche eines Primärblattes entstand ein prothalliumähnliches Gebilde. Das abgetrennte Primärblatt war in Knop-Lösung ein-

getaucht worden. Das Regenerat stellt eine einfache Zellfläche mit einer einzigen Ursprungszelle vor.

Ceratopteris thalictroides.

A. Versuche an Primärblättern, die noch keine Adventivknospe gebildet hatten: Abgetrennte Primärblätter bleiben nur in hellem Licht am Leben und sind dann regenerationsfähig. Bei schwächerer Beleuchtung gehen sie rasch zu Grunde. Primärblätter, die auf eine Mischung von Moor- und Heideerde ausgelegt wurden, regenerierten Prothallien mit Antheridien. Letztere enthalten lebensfähige Spermatozoiden. Archegonien treten nicht auf. Bei Auslegen der Blätter auf Fließpapier, das mit destilliertem Wasser befeuchtet war, starben sie ohne Neubildung ab.

B. Primärblätter mit normal angelegter Adventivknospe auf Filtrierpapier mit destilliertem Wasser ausgelegt und zwar a) in hellem, b) in abgeschwächtem Licht. Nach einen Monat haben sich bei a) und b) aus den Knospen 2—3 Blätter entwickelt. Außerdem bei a) Wurzeln, bei b) dagegen keine (bei je 30 untersuchten Knospen). Daß in abgeschwächtem Licht keine Wurzeln gebildet wurden, ist wohl auf den Mangel an Assimilaten zurückzuführen. Wichtig ist jedenfalls die Tatsache, daß die Assimilate in erster Linien für die Blatt- und erst in zweiter Linie für die Wurzelbildung verwendet wurden. (Man könnte das als Anpassung auffassen und sagen, daß es für die junge Pflanze, die ja auf sumpfigen Äckern wächst, in erster Linie vom Vorteil sei, wenn sie sich zuerst in bezug auf Beschaffung von Assimilaten selbstständig mache, also Blätter ausbilde, da die Versorgung mit Wasser und Salzen auf dem feuchten Substrat sichergestellt sei.

C. Die Größenverhältnisse der Zellen, Antheridien, Spermatozoiden von apospor entstandenen Prothallien wurden mit denen „normaler" Prothallien verglichen. Es ließ sich kein Unterschied feststellen. Zu demselben Ergebnis kam die Untersuchung von Osmunda regalis (s. u.). Die Chromosomenverhältnisse bei Ceratopteris thalictroides und Osmunda regalis sind noch nicht bekannt. Es wäre in Analogie mit den an andern Farnen gemachten Beobachtungen jedenfalls denkbar, daß der ganze Entwicklungsgang haploid oder diploid verläuft. Daß diese Vermutung eine gewisse Berechtigung hat, geht aus einer Angabe Leitgebs hervor, der bei beiden Formen gelegentlich Apogamie festgestellt hat. Es wäre also möglich, daß sich die Kerne der oben verglichenen Zellen usw. hinsichtlich ihrer Chromosomenzahl gar nicht unterschieden.

D. Adventivknospen, die bekanntlich auf jedem Blatt entstehen, wurden abgetrennt und auf Filtrierpapier mit destilliertem Wasser aus-

gelegt, a) in hellem, b) in abgeschwächtem Licht. Aus den Knospen entwickelten sich Blätter. Diese waren sehr stark reduziert, einschichtig; davon eines ohne Spaltöffnungen und Gefäßbündel. Eine Beeinflussung durch die Lichtintensität war nicht nachzuweisen.

Osmunda regalis.

Primärblätter wurden teils auf Erde, teils auf angefeuchtetes Filtrierpapier ausgelegt. Nur ein Blatt regenerierte. Die Neubildungen waren Prothallien mit normalen Antheridien auf der Ober- und Unterseite. Die Zellen, Antheridien, Spermatozoiden der normalen Prothallien wurden mit denen der apospor entstandenen hinsichtlich ihrer Größe verglichen. Es ergab sich kein Unterschied. Durchschnittlich waren sie von gleicher Größe. Vgl. hierüber das oben für Ceratopteris thalictroides Angeführte.

Athyrium filix femina, var. clarissima.

Abgetrennte Primärblätter auf Fließpapier ausgelegt. Ergebnis: Der Blattrand wächst unregelmäßig einschichtig weiter. — Keimpflanzen. Durch Abtrennen der Primärblätter und Kultur auf feuchtem Fließpapier in abgeschwächtem Licht gelang es, die Entwicklung stark reduzierter Blätter aus der Stammknospe zu veranlassen. Untertauchen unter Wasser hatte dieselbe Wirkung.

Scolopendrium vulgare var. marginatum.

An einer Keimpflanze wurde die Stammknospe und das Primärblatt abgetrennt. Oberhalb der Wurzel bildete sich adventiv ein Prothallium.

Zusammenfassung.

In mehreren Fällen gelang der Nachweis, daß die Entscheidung darüber, ob sporophytische oder gametophytische Charaktere zur Ausbildung gelangen, abhängt von den äußeren Bedingungen, denen die Pflanze während des Versuchs oder schon vorher ausgesetzt war.

Literatur.

1. Bally, Walter, Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen. Flora, Bd. 99, 301.
2. Bower, F. O., On apospory and allied phenomena. Trans. Lin. Soc., new ser., Vol. II, 1887.
3. Farmer and Digby, Stud. in apospory and apogamy in ferns. Ann. of Bot., Vol. XXI, No. LXXXII, 1907.
4. Ford, The anatomy of Ceratopteris thalictroides. Ann. of Bot. 1902.

5. Georgewitsch, Peter, Aposporie und Apogamie bei Trichomanes Kaulfussii Hook. et Grev. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, 155.
6. Goebel, Experimentell-morpholog. Mitteil. Sitzungsber. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss. 1907, pag. 115.
7. Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
8. Ders., Organographie. 1913.
9. Heilbronn, A., Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora 1910.
10. Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.
11. Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nova acta K. Leop. Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, Nr. 4.
12. Lang, W. H., On Apogamy and the Developement of Sporangia upon Ferns Prothalli. Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. CXC, 1898.
13. Nathanson, Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. D. bot. Ges. 1900, 99.
14. Stansfield, On the Production of Apospory by Environnement in Athyrium Filix-foemina var. uncoglomerata. Journ. of the Lin. Soc., Vol. XXXIV.
15. Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, 123.
16. Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.
17. Ders., Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. IV, 265.
18. Woronin-Wesselowska, Apogamie und Aposporie an einigen Farnen. Flora, Bd. 98, 101.
19. Yamanouchi, Botanical Gazette, Vol. XLV. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, auf dessen Anregung und unter dessen Anleitung ich die Arbeit ausgeführt habe, bin ich für sein fortwährendes förderndes Entgegenkommen zu großem Dank verpflichtet.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

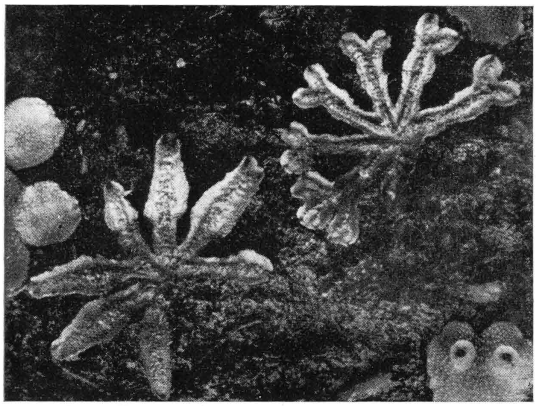


Fig. 2. Marchantia planiloba: A.-Stände, die über ihre normale Länge hinausgewachsen sind, einer ist auch mehrfach in Teilung eingetreten.

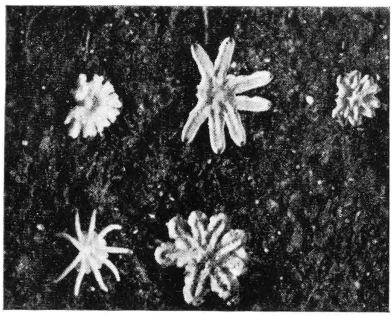


Fig. 1. Oben: Archegonien und Antheridienstand von Marchantia planiloba, rechts ein noch jugendlicher A.-Stand. Unten: ebenso von M. polymorpha.



Fig. 3. Marchantia planiloba. Mittelbildungen zwischen generativem und vegetativem Stadium. Am verbreiterten A.-Ast stehen Stifte, unter denen sich Höhlen mit Brutkörpern befinden.



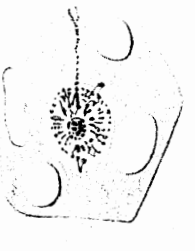
1



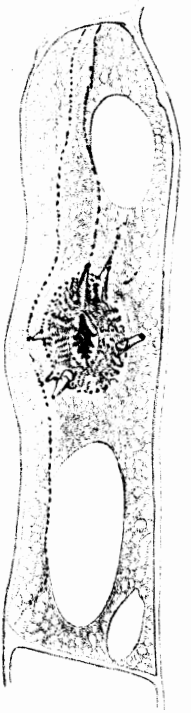
2a



2b



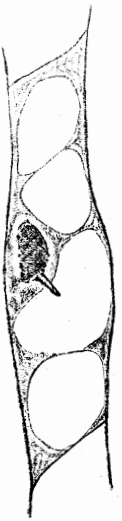
3



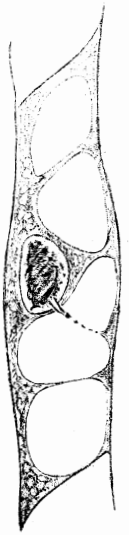
4



5

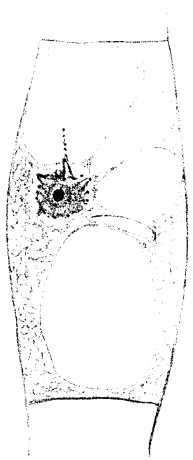


6a



6b

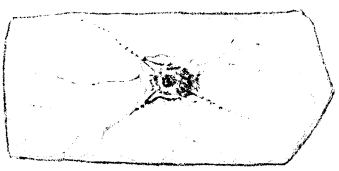
v. Derschau gez. Verlag von **Gustav Fischer** in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.



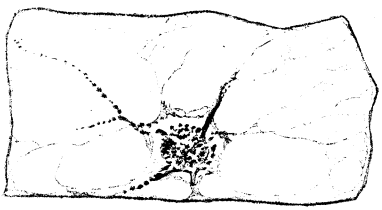
6c



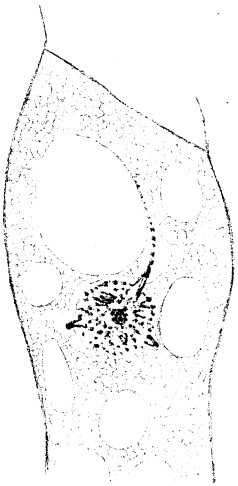
7



8



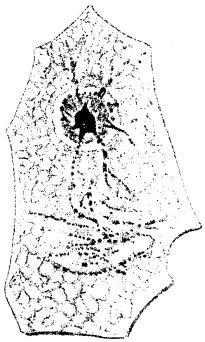
9a



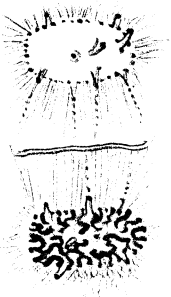
9b



10



11



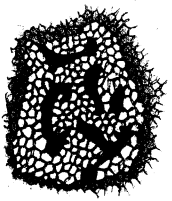
12



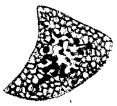
13a



13b



14



19



15



16



17



18



20

v. Derschau gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser Jena.

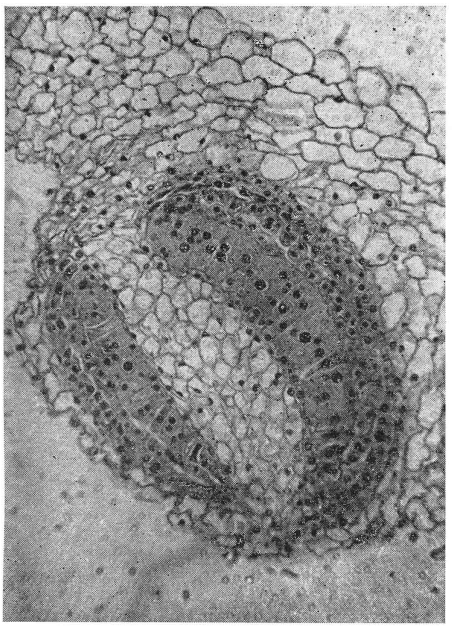


Fig. 1.

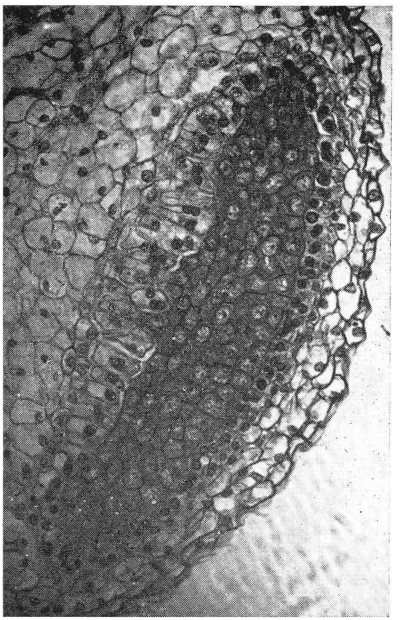


Fig. 2.

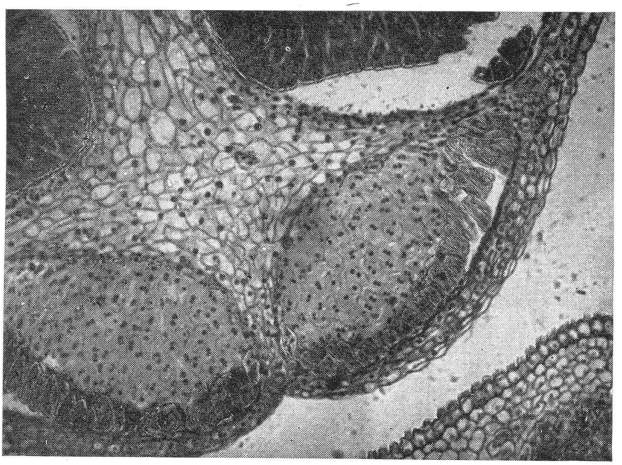


Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. Pholidota imbricata. (Ausschnitt aus Fig. 74.) Querschnitt durch das obere Ende eines inneren Polliniums.
2. Coelogyne cristata. (Ausschnitt aus Fig. 72.) Querschnitt durch das obere Ende einer Theka.
3. Cattleya Bowringiana. Querschnitt durch eine Theka an ihrer Vorderseite. Caudiculae und vordere Pollinienpartie.

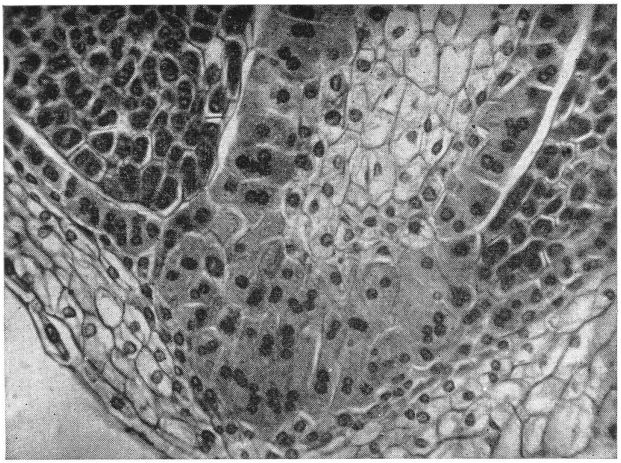


Fig. 1.

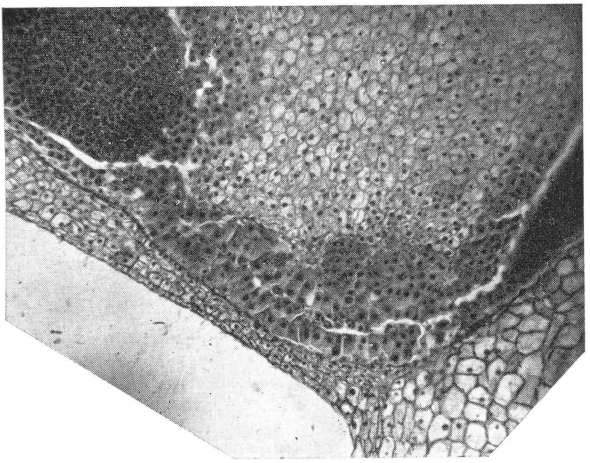


Fig. 2.

Mikrophotographien von:

1. Zygopetalum Mackayi (Ausschnitt aus Fig. 159.) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.
2. Bifrenaria Harrisoniae. (Ausschnitt aus Fig. 138.) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.

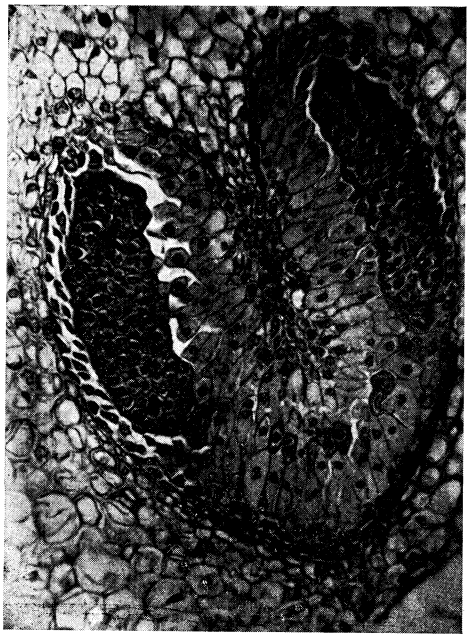


Fig. 1.



Fig. 2.

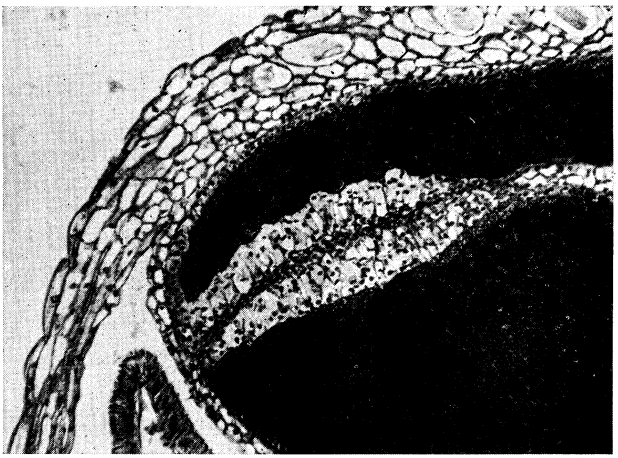


Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. Stanhopea tigrina. (Ausschnitt aus Fig. 176.) Querschnitt durch das obere Ende der beiden Pollinien und deren Tapetenbrücke.
2. Angraecum sesquipedale. (Ausschnitt aus Fig. 206.) Querschnitt durch die dem Konnektiv zugewandten Flanken der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).
3. Renanthera Imschootiana. (Ausschnitt aus Fig. 209.) Längsschnitt durch die vordere Partie der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).