

Untersuchungen über den Rhythmus der Lauberneuerung, die Lebensdauer der Blätter und den Epiphytenbefall bei einigen Farnen in den Tropen

Autor(en): **Jaag, Otto**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen**

Band (Jahr): **18 (1943)**

PDF erstellt am: **16.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-584931>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

II. Beiträge zur Kenntnis der Natur tropischer Länder

6.

Ergebnisse einer botanischen Studienreise nach Niederländisch-
Indien 1937/38,

I.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN RHYTHMUS DER LAUBERNEUERUNG, DIE LEBENSDAUER DER BLÄTTER UND DEN EPIPHYTENBEFALL BEI EINIGEN FARNEN IN DEN TROPEN

von

OTTO JAAG

(Mit 4 Tabellen und 3 Tafeln)

Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule
in Zürich.

Die Zuerkennung des „Reisestipendiums für naturwissenschaftliche Forschung“ durch die hierfür zuständige Kommission der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft verschaffte uns die Möglichkeit, eine botanische Studienreise nach dem Tropengebiet Niederländisch Ost-Indiens durchzuführen. Diese fiel in die Zeit von Anfang Oktober 1937 bis Anfang Dezember 1938. Gute 10 Monate dieses Tropenaufenthaltes waren botanischen, insbesondere flechtenbiologischen Untersuchungen auf der Insel Java gewidmet, während wir im Laufe weiterer zwei Monate die Beobachtungen, die wir in Java gemacht hatten, in dem mehr nach Osten hin gelegenen Gebiet der Kleinen Sunda-Inseln (Bali, Sumbawa, Sumba, Flores, Timor, Alor usw.), deren Klima von demjenigen West-Javas weitgehend verschieden ist, erweiterten und vertieften.

Die experimentellen Arbeiten führten wir abwechslungsweise im botanischen Garten zu Buitenzorg (263 m ü. M.) und in dem dazu gehörenden Berglaboratorium von Tjibodas (1400 m ü. M.) durch. Im Berggarten dieser Station wurden die Versuche ausgeführt, über die im Nachfolgenden berichtet werden soll. Sie stellen einen kleinen Ausschnitt aus den während unseres Tropenaufenthaltes unternommenen Untersuchungen dar, deren Ergebnisse so rasch, als es uns die für die Verarbeitung des Materials notwendige Zeit erlaubt, in einer Reihe von Mitteilungen zur Veröffentlichung gelangen sollen.

Tjibodas liegt am Rande des Urwaldes, der die mächtigen Kegel der Vulkanberge Pangerango und Gedeh bis zu ihrem 3000 m hohen Gipfel einhüllt. Die Niederländisch-Indische Regierung hielt dort zur Zeit unseres Aufenthaltes das weithin berühmte Forschungslaboratorium und ein Rasthaus den Wissenschaftlern aus aller Welt gastlich offen.

Die leitenden Persönlichkeiten im botanischen Garten zu Buitenzorg, insbesondere dessen Direktor, Herr Dr. K. DAMMERMAN, und der Chef des Treub-Laboratoriums, Herr Dr. T. H. VAN DEN HONERT, unterstützten in großzügiger Weise unsere Untersuchungen, indem sie namentlich durch Bereitstellung von Hilfspersonal uns die Arbeit erleichterten.

Es ist uns eine angenehme Pflicht, ihnen an dieser Stelle unsern tiefgefühlten Dank auszusprechen. Dankbar gedenken wir auch der treuen und sachkundigen Hilfe, die uns der Assistent-Hortulanus von Tjibodas, Herr C. VAN WOERDEN, zuteil werden ließ, und unvergeßlich sind uns die vielen Stunden, die wir an manchem langen Tropenabend im Kreise seiner Familie verbringen durften.

Auf dem dem Laboratorium und dem Rasthaus (Pasangrahan) vorgelagerten Gelände, am Wege nach Sindanglaja, also nach Osten hin, wurde in früherer Zeit der Urwald gerodet, und eine weite Wiesenfläche birgt seit bald hundert Jahren lichte Gruppen teils urwüchsiger, teils fremder, angesiedelter Holzpflanzen aus aller Welt: Nadelhölzer, Laubbäume, Palmen usw. verschiedener Art.

Einzelne dieser Bäume und Sträucher tragen nicht nur auf Stamm, Ästen und Zweigen sondern auch auf den Blättern reichen Algen- und Flechtenwuchs. Andere, obgleich durchaus ähnlichen Lebens- und Entwicklungsbedingungen ausgesetzt, ent-

behren deren mehr oder weniger oder gar vollkommen, und es stellte sich angesichts dieser Tatsache die Frage, auf welche Ursachen diese, auf kleinem Raum so auffallende Verschiedenheit im Epiphytenbefall zurückzuführen sei. Zunächst galt es zu prüfen, in welcher Weise der Algen- und Flechtenreichtum mit dem Laubwechsel und der Lebensdauer der Blätter im Zusammenhang stehe. Alsdann wollten wir uns dem Studium der Faktoren zuwenden, welche die Flechtenbildung, also die Lichenisierung von Grün- und Blaualgen durch Pilze, begünstigen oder hemmen und zuletzt die Frage nach den Ursachen der Flechtenbildung, der physiologischen Abhängigkeit der beiderlei Partner voneinander, die morphogenen Erscheinungen am Flechtenthallus und die Entwicklung einzelner Flechtenarten in Angriff nehmen.

In der ersten Frage, in der der Rhythmus des Laubwechsels und die Lebensdauer der Blätter in ihrer Bedeutung für den Flechtenreichtum der Trägerpflanzen geprüft werden sollten, wurden Bäume, Sträucher, Stauden und Kräuter, Farne, Nadel- und Laubhölzer in den Versuch einbezogen. Des beschränkten, hier zur Verfügung stehenden Raumes wegen aber können in dieser ersten Mitteilung nur die an Farnen durchgeführten Versuche berücksichtigt werden, während die Ergebnisse, die an den übrigen Versuchspflanzen gewonnen wurden, in einer späteren Arbeit zusammengefaßt werden sollen.

Unsere Versuchsfra ge lautet also: In welchem zeitlichen Rhythmus erfolgt bei verschiedenen tropischen Farnen die Neubildung der Blätter? Welches Alter erreichen diese normalerweise, d. h. in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet, und in welcher Weise hängt ihre Besiedelung durch Epiphyten, insbesondere durch epiphyllle Flechten und Algen mit der Lebensdauer der Farnblätter zusammen? Über alle diese Fragen vermag uns die einschlägige Literatur nur überaus spärliche Auskunft zu erteilen.

Die Untersuchungen wurden in dem unmittelbar neben dem Rasthaus von Tjibodas gelegenen Farngarten durchgeführt. Dieser stellt eine Sammlung einheimischer, javanischer Bergfarne dar, in der vornehmlich die größeren Formen, insbesondere die mächtigen und eindrucksvollen, für die ganze Landschaft um den Puntjak-Paß so charakteristischen Baumfarne (Cyathea-ceen) aber auch zahlreiche Erdfarne aus den Formenkreisen der

Marattiaceen, Polypodiaceen und Osmundaceen vertreten sind. Sie befinden sich hier mitten in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet und unter sehr weitgehend optimalen Wachstumsbedingungen, namentlich hinsichtlich des Klimas und der Landschaft, und außerhalb dieses Farngartens wuchern viele der hier vertretenen Arten wild, d. h. in ihrer natürlichen Vergesellschaftung mit andern Pflanzen.

Die lockere Gruppierung der Gewächse im Farngarten sichert den Versuchspflanzen einen reichen Lichtgenuß und bietet dadurch in Verbindung mit der andauernd hohen Luftfeuchtigkeit und Temperatur den blattbewohnenden Flechten optimale Lebensbedingungen.

Das Klima von Tjibodas trägt, entsprechend der geographischen Lage dieser Station ($6^{\circ} 45'$ südl. Breite und $107^{\circ} 1'$ östl. Länge v. Gr.), die allgemeinen Züge des westjavanischen Tropenklimas. Dieses ist ausgezeichnet durch eine hohe Lufttemperatur mit geringen täglichen, monatlichen und jährlichen Schwankungen, durch schwache Winde, hohe Luftfeuchtigkeit und reichliche Niederschläge, die sich in nicht sehr großen Schwankungen über das ganze Jahr verteilen. Im Gegensatz zu den Gebieten Ostjawas oder gar der noch weiter östlich gelegenen Inseln des malaiischen Archipels tritt in Westjava der stete Wechsel von Regenzeit (November—April) und Trockenzeit (Mai—Ende Oktober) in verhältnismäßig nur geringem Maße in Erscheinung. Innerhalb dieses Großklimas zeigt Tjibodas die Eigentümlichkeiten einer Bergstation auf 1400 m ü. M., was namentlich in der tieferen, mit steigender Meereshöhe regelmäßig abnehmenden Lufttemperatur und dem abnehmenden Luftdruck zum Ausdruck kommt.

In Tabelle 1 haben wir die wichtigsten meteorologischen Beobachtungswerte zusammengestellt. Sie wurden vom „Koninklijk Magnetisch en meteorologisch Observatorium de Batavia“ aufgenommen und berechnet und sind den Werken von G. BRAAK (1924) und L. BOEREMA (1931) entnommen. Die mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt 339,2 cm. Dieser Betrag ist um einen Drittel höher als die höchste, in der Schweiz gemessene Niederschlagsmenge (Säntisgipfel: 251 cm) und entspricht fast genau dem dreifachen, entsprechenden Wert für Zürich (114 cm). Die Niederschläge sind in Tjibodas auf 230 Tage verteilt. Im jährlichen Durchschnitt regnet es also mehr als jeden

Tjibodas (1400 m ü. M.)

Tab. 1

Monats- und Jahresmittel der Niederschlagsmenge, der Anzahl Regentage, der Lufttemperatur und der Luftfeuchtigkeit.

	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Niederschlagsmenge in mm; Mittelwerte aus den Beobachtungen der Jahre 1900—1928	410	408	385	354	245	161	113	126	180	278	385	369	3392
Mittlere Anzahl Regentage (1900—1928)	26,3	24,0	25,0	22,2	17,8	13,1	10,0	11,3	13,0	18,8	25,0	25,4	229,9
Lufttemperatur in °C (aus des Jahren 1906—1918)	17,4	17,6	17,8	17,9	17,8	17,6	17,3	17,3	17,7	18,1	17,9	17,7	17,7
Luftfeuchtigkeit in %	89	89	88	90	89	88	85	85	85	85	86	88	87

zweiten Tag. Der Monat Oktober, in dem der Beginn der Regenzeit liegt, leitet über zu den niederschlagsreichsten Monaten Januar und Februar mit Regenmengen von über je 40 cm. In dieser Zeit regnet es beinahe jeden Tag (Januar: 26,3 Regentage). Aber auch die Trockenzeit ist keineswegs regenarm, ist doch der trockenste Monat Juli noch mit einer Niederschlagsmenge von 11,4 cm und 10 Regentagen ausgewiesen. Auch in dieser trockensten Zeit des Jahres regnet es noch durchschnittlich jeden dritten Tag. Die Hauptniederschläge fallen sowohl in der Regen-, wie in der Trocken- und der Übergangszeit meist am Nachmittag in der Zeit von 12—18 Uhr. Die mittlere Anzahl Regenstunden je Tag betrug für die Jahre 1914—1915 2,0; die mittlere Niederschlagsmenge je Regenstunde 4,4 mm. Im allgemeinen sind die Regenfälle weniger schwer als in tieferen Lagen, wie z. B. in Buitenzorg.

Das jährliche Mittel der Lufttemperatur beträgt $+17,7^{\circ}$ C. Dieser aus je zweistündigen Beobachtungen ermittelte Wert entspricht bis auf $\frac{1}{10}^{\circ}$ genau demjenigen, der auf Grund der mittleren Temperaturabnahme mit zunehmender Meereshöhe ($0,61^{\circ}$ je 100 m Höhendifferenz) errechnet werden kann.

Auffallend ist die außerordentlich geringe Schwankung der Monatsmittel der Temperatur im Lauf eines Jahres. Diese weicht im kältesten Monat Januar um $0,3^{\circ}$, im wärmsten Monat Oktober um $0,4^{\circ}$ vom Jahresmittel ab. Die Jahresamplitude der Monatsmittel umfaßt also nur die Spanne von $0,7^{\circ}$ C.

Hohe Mittelwerte und ebenfalls geringe Schwankungen zeigt auch die relative Luftfeuchtigkeit. Für diese ergibt sich ein Jahresmittel von 87%, und die Abweichungen der Monatsmittel in den verschiedenen Monaten betragen im höchsten Fall 4%, die Gesamt-Amplitude im Laufe des Jahres 7%.

Die Methodik, die in unseren Versuchen angewendet wurde, war einfach: Im Zeitpunkte der Entfaltung eines Farnblattes (Aufrollung der ersten Fiedern) banden wir an seiner Basis eine mit dem Datum versehene Kartonetikette fest. Wir waren dadurch jederzeit in der Lage, nachzuprüfen, an welchem Tage das betreffende Blatt durch die Ausbreitung seiner ersten Fiedern dem Befall durch Epiphyten ausgesetzt worden war. Da unser Rasthaus nur wenige Schritte vom Farngarten entfernt lag, konnten wir jeden Abend auf einem Gang durch die Anlage Blätter, die sich neu entfalteten, markieren und erhielten durch

die nacheinander aufgehängten Etiketten einen Kalender der Lauberneuerung bei einzelnen Individuen und Arten. In ungefähr demselben Rhythmus, wie, z. B. bei den Baumfarnen, im Innern der Laubkrone in spiraler Anordnung um den Hauptvegetationspunkt herum Jungblätter zur Entfaltung gelangen, sterben an ihrer Peripherie die ältesten Blätter ab und werden abgestoßen. War also in unserm Versuch das erstmarkierte Blatt das älteste geworden und fiel ab, so konnten wir an seiner Etikette ermitteln, wie alt, d. h. wie viele Tage es der Besiedelung durch Epiphyten ausgesetzt war, und im Laufe welcher Zeit der Farn sein Laubwerk vollkommen erneuert hatte.

In allen derartigen, in Tjibodas und in Buitenzorg durchgeführten Untersuchungen wählten wir bewußt Pflanzen, bei denen sich die Ermittlung des Zeitpunktes der Blattentfaltung besonders einfach gestaltete. Es waren dies Arten, deren Blätter im Jugendstadium um ihre eigene Längsachse eingerollt, gefaltet oder in einer Scheide von Hüllblättern eingeschlossen sind. Im Verlaufe weniger Tage oder gar Stunden treten dann die vollentwickelten Blätter aus ihrer Hülle, entrollen oder entfalten ihre Spreite, und von diesem Zeitpunkte an steht ihre Oberfläche der Besiedelung durch Flechten, Algen, Pilze und Moose offen.

Bei den in die Untersuchung einbezogenen Farnen zeigt die Entwicklung der Jungblätter das bekannte Bild der sich streckenden, steifen, senkrecht oder schräg aufgerichteten Rachis, deren Scheitel und seitliche Verzweigungen (die nachmalige Blattspreite bzw. die Blattfiedern) eingerollt sind.

Die embryonale Entwicklung des Farnblattes, d. h. die Zeit von der ersten Anlage am Vegetationspunkt bis zur Entfaltung der Fiedern, dauert mehrere Wochen. Die Aufrollung aber erfolgt in den Tropen rasch und nimmt bei vielen Arten nur ganz wenige Tage in Anspruch. Dauert die embryonale Entwicklung eines Blattes länger als das Zeitintervall von der Anlage eines Blattes bis zu derjenigen des nächstfolgenden, wie dies z. B. bei den Baumfarnen der Fall ist, so sind in der Krone des betreffenden Farns mehrere, noch unentfaltete, am Scheitel eingerollte Jungblätter gleichzeitig sichtbar. Wären sie nicht, entsprechend ihrem verschiedenen Alter, verschieden lang, so könnten sie Scheinquirlen und eine schubweise Blattbildung vortäuschen. Die Anlage erfolgt aber nicht in Quirlen sondern in

spiraler Anordnung und nicht in simultaner sondern in sukzedaner Folge.

Für die Besiedelung der Blattspreite durch Epiphyten kommt nur die Zeit von der Entrollung der Fiedern bis zum Absterben der Blätter, bzw. bis zu deren Ablösung vom Stamm in Betracht. Für ihre Etikettierung wurde darum jeweils der Tag gewählt, an dem die ersten Fiedern sich aufzurollen begannen, also ein Zeitpunkt, der sich für alle Blätter und alle Arten mit großer Genauigkeit feststellen ließ. Weniger genau war der Zeitpunkt des Absterbens eines Blattes zu erfassen. Da die Flechtenentwicklung auch auf einem physiologisch nicht mehr völlig intakten Blatt erfolgen und sich auch am toten Substrat fortsetzen kann, (Flechten entwickeln sich reichlich auf toten Unterlagen aller Art), so wurde in der Berechnung der Lebensdauer eines Blattes die Zeitspanne von seiner Entfaltung bis zu seiner Ablösung vom Stamm oder Wurzelstock eingesetzt.

Die Versuche in Tjibodas dauerten von Anfang Februar bis Anfang Dezember. Unter den vielen, im Garten vertretenen Farnen wurden diejenigen Arten und Individuen zur Beobachtung ausgewählt, die in den ersten Tagen des Monats Februar Jungblätter zur Entfaltung brachten und bei denen durch die speziellen Standortverhältnisse, insbesondere durch den reichen Lichtgenuß der Blätter, für den Befall durch epiphyllie Flechten besonders günstige Voraussetzungen geschaffen waren.

Im Nachfolgenden sollen die Ergebnisse dieser Untersuchungen an 18 Arten tropischer Bergfarne beschrieben werden.

I. Rhythmus der Lauberneuerung und Lebensdauer der Farnblätter.

A. CYATHEACEAE, Baumfarne.

1. *Alsophila glauca* I. Sm. (Gartensignatur: T. I, 1, Java.)

Dieser für den neu Ankommenden so eindrucksvolle Baumfarn ist um die Station Tjibodas und in deren weiterer Umgebung, um den Puntjak-Paß, über Sindanglaja bis hinauf nach Lebak Saat, der auf 2400 m ü. M. gelegenen Forschungsstation des Botanischen Gartens zu Buitenzorg und im ganzen feuch-

teren Gebiete West- und Mitteljavas reichlich vertreten. Auf unserer Studienreise durch die Kleinen Sunda-Inseln (April—Mai 1938) sammelten wir die Art auch in Mittel-Flores unterhalb der farbigen Seen von Keli Moetoe sowie auf der Kabola-Halbinsel der Insel Alor beim Kampong Aimoli, 870 m ü. M.

Im Garten von Tjibodas stehen ungefähr 20 erwachsene Farnbäume dieser Art und 7 Jungpflanzen. Die geraden Stämme von 10—12 m Höhe tragen an ihrem Gipfel einen Kranz von 10—15 ausgewachsenen Blättern, in dessen Mitte ein oder mehrere ungleich lange Jungblätter fast senkrecht emporragen, die steife Rachis aufgerichtet und auf der Innenseite die eingerollten Fiedern und Fiederchen tragend. In diesem Entwicklungszustande verharret das Jungblatt mehrere Wochen lang, während deren es sich streckt. Hat es eine Länge von 1—1,5 m erreicht, entfalten sich plötzlich, meist im Laufe weniger Tage, die Fiedern und breiten sich aus. Indessen wächst das Blatt weiter, bis es im ausgewachsenen Zustand 2—3 m lang und 1—1,5 m breit geworden ist. In der Zwischenzeit sind weitere Jungblätter in spiraliger Anordnung um den Vegetationspunkt herum zur Entwicklung gelangt.

Unsere Untersuchung begann am 19. Februar 1938, also mitten in der Regenzeit, mit der Etikettierung des jüngsten, eben seine ersten Fiedern entfaltenden Blattes der Pflanze Nr. 1. In den darauffolgenden Tagen wurden an den Jungblättern weiterer 6, noch nicht ausgewachsener, 1—3 m hoher Exemplare sowie an einer ausgewachsenen, 11 m hohen Pflanze weitere Etiketten ausgehängt. Die Zahl der voll entwickelten und der jüngsten, noch vor der Entrollung ihrer Fiedern stehenden Blätter war bei den einzelnen Individuen recht verschieden, wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist.

Nur bei einem einzigen Individuum (Nr. 1) des Baumfarns *Alsophila glauca* wurde durch das Aushängen von Etiketten der Zeitpunkt der Entfaltung aller Blätter festgehalten; bei den übrigen wurde nur der Zustand am Anfang und am Ende der Versuchsdauer aufgenommen. Nachdem, wie bereits erwähnt, bei Pflanze Nr. 1 am 19. Februar das erste Blatt etikettiert worden war, begann die Entfaltung der Fiedern des nächstjüngsten Blattes am 18. März, also 27 Tage später, diejenige weiterer Blätter am 16. April (29 Tage), 16. Mai (30 Tage), 10. Juni (25 Tage), 8. Juli (28 Tage), 2. August (25 Tage) und

am 28. August (26 Tage). Dieses jüngste Blatt stand also am Ende des Versuchs in demselben Entwicklungszustande wie das zu Beginn des Versuchs, am 19. Februar, damals jüngste und als erstes etikettierte Blatt. Am 28. August, dem Tage der letzten Ablesung, also 190 Tage nach der Entfaltung seiner ersten Fiedern, hing dieses Blatt bereits abgedorrt am Stamm herunter. Aber auch das zweite, am 18. März gezeichnete Blatt war bereits am Absterben. Viele seiner Fiedern waren gebräunt und teilweise vertrocknet.

In diesem Zustande hatte sich zu Beginn des Versuchs das damals älteste Blatt befunden. In der Zeit von 190 Tagen hatte also der Baumfarn 7 Blätter zur Entwicklung gebracht; diese waren in ziemlich gleichmäßigen Zeitintervallen von im Mittel 27 (27,1) Tagen aufeinander gefolgt. Da das zweitälteste, am 18. März etikettierte Blatt am Ende des Versuchs, d. h. am 28. August, bereits zahlreiche gebräunte und vertrocknete Fiedern trug, also deutliche Spuren des Absterbens zeigte, muß die Lebensdauer dieses Blattes, d. h. die Zeit, während der sein Gewebe voll assimilierte, auf 163 Tage (18. März bis 28. August) berechnet werden. Das älteste, verdorrt herabhängende Blatt war 190 Tage alt; während dieser Zeit hatten Epiphyten Gelegenheit gehabt, sich auf seiner Spreite anzusiedeln und zu entwickeln. Diese Zeitdauer ist auch maßgebend in der Berechnung der für die Gesamterneuerung der Laubkrone notwendigen Zeitspanne.

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, weichen die übrigen 6 (Nrn. 2 bis 7) in die Untersuchung einbezogenen Jungpflanzen unseres Baumfarns in ihren Entwicklungsverhältnissen nur unwesentlich von dem beschriebenen Exemplar Nr. 1 ab. Das mittlere Zeitintervall von einer Blattentfaltung zur nächstfolgenden liegt zwischen 25 und 28 Tagen. Als Mittel ergibt sich für die 7 Jungpflanzen eine Zeitdauer von 27 (26,7) Tagen. Auch die Zahl der zu Beginn und am Ende des Versuchs am Baum stehenden und während der Versuchsdauer entwickelten Blätter schwankt innerhalb nur geringer Grenzen. Als Mittel ergibt sich für die Zahl der im Laufe des Versuchs gebildeten Blätter 7,9. Die Zeit, während der sich die Gesamterneuerung der Baumkrone vollzieht, liegt bei den 7 Jungpflanzen zwischen 182 und 243 Tagen und beträgt im Mittel 206 Tage.

Exemplar Nr. 8 stellt eine ausgewachsene, 11 m hohe Pflanze dar. Im Zeitpunkt der ersten Etikettierung (am 23. Februar 1938) trug dieser Baum 11 ausgewachsene oder noch im Wachstum begriffene, entfaltete und im Innern der Krone 6 weitere, verschieden alte, 0,3—1,5 m hohe Jungblätter, das älteste unter ihnen mit noch eingerollten Fiedern. Wie bei den 7 Jungpflanzen versahen wir das jüngste Blatt am Tage seiner Entfaltung mit einer Etikette. Als Endtermin des Versuchs wählten wir wiederum den Tag, an dem ein Blatt seine Fiedern entrollte.

Dies war der Fall am 19. Dezember. Während der dazwischen liegenden Zeit von 276 Tagen hatten sich 13 Blätter gebildet, was einem mittleren Intervall von 21 (21,2) Tagen entspricht. Das am 23. Februar bezeichnete, damals jüngste Blatt, war bereits vom Baum abgefallen und das nächstfolgende stand als ältestes am Baum. Es war also am Tage der letzten Ablesung $12 \times 21,2$, d. h. 254 Tage alt. Da es bereits zahlreiche geschrumpfte Fiedern zeigte und dem Absterben nahe stand, können wir bei diesem Individuum als Lebensdauer eines Blattes und für die Gesamterneuerung der Laubkrone die Zeit von 254 Tagen einsetzen.

Die Zahl der Blätter, die die Laubkrone der hochstämmigen, erwachsenen Pflanzen bilden, ist größer als bei den Jungpflanzen und schwankt im allgemeinen zwischen 10—20. Größer ist auch die Zahl der Jungblätter. Ihre Entfaltung erfolgt, wie Pflanze Nr. 8 uns lehrte, in einem kürzeren mittleren Zeitintervall als bei den Jungpflanzen. Dagegen bleiben die Blätter etwas länger am Stamm stehen und erreichen bei Nr. 8 ein Alter von 254 Tagen oder etwas mehr als 8 Monaten. Innerhalb einer Zeitspanne von zwei Dritteln eines Jahres erneuern also die immergrünen Farnbäume der *Alsophila glauca* ihre Laubkrone vollständig. Beim Übergang von der Regenzeit zur Trockenzeit zeigte sich keine Veränderung im Rhythmus der Blattbildung.

2. *Dicksonia Blumei* Moore.

Dieser Baumfarn erreicht in Tjibodas eine Stammhöhe von 2—4 m, kann aber im ausgewachsenen Zustande bis 6 m hoch werden. Seine Krone besteht aus 12—20 (meist 16—18) dreifach gefiederten, bis 3 m langen Blättern.

Am Rande des Gartens stehen 16 Individuen dieses Farns, der im Bergland West-, Mittel- und Ost-Javas einheimisch ist

Lauberneuerung bei 7 Jungpflanzen und einer erwachsenen Pflanze von *Alsophila glauca*.

Ordnungszahl der Versuchspflanzen	1	2	3	4	5	6	7	8
Tag der Etikettierung des ersten Blattes; 1938, Februar:	19	19	20	20	21	22	22	23
Zahl der zu Versuchsbeginn am Baum stehenden entfalteten Blätter	6	8	8	7	10	9	6	11
Zahl der zu Versuchsbeginn am Baum stehenden Jungblätter	2	1	1	2	1	2	2	6
Zahl der am Ende des Versuchs am Baum stehenden entfalteten Blätter	7	7	8	7	9	9	7	12
Zahl der am Ende des Versuchs am Baum stehenden Jungblätter	1	2	1	2	2	3	2	5
Gesamtzahl der während der Versuchsdauer neu gebildeten Blätter	7	8	8	7	10	9	6	13
Zahl der die Baumkrone bildenden, lebenden (nicht abgedorrten) Blätter am Ende des Versuchs	6	7	8	7	9	8	6	12
Mittlerer Zeitabstand in der Entfaltung zweier aufeinanderfolgender Blätter in Tagen	27	26	26	28	27	25	28	21
Gesamterneuerung der Laubkrone in Tagen	190	182	208	196	245	225	196	254
Lebensdauer der Blätter in Tagen	163	182	182	196	216	200	196	254

und bis zu Höhen von 2300 m ü. M. ansteigt (nach C. A. BACKER und O. POSTHUMUS [1932], S. 22). Die lockere Baumgruppe bildet einen ziemlich freistehenden Bestand und befindet sich im Genusse intensiver Belichtung (Abb. 1 auf Tafel XV).

Am 19. Februar wurden unter 16 Individuen drei ausgewählt, bei denen je ein Blatt unmittelbar vor der Entfaltung seiner Fiedern stand. Diese Blätter wurden etikettiert. Nr. 1 besaß zu Beginn des Versuchs 12 vollentwickelte Blätter, Nr. 2 deren 11, Nr. 3 deren 17. Bei Nr. 1 notierten wir den Zeitpunkt aller sich neu entfaltenden Blätter, bei den übrigen nur den Zustand am Anfang und am Ende des Versuchs sowie die im Laufe desselben in der Krone eingetretenen Veränderungen.

Nr. 1 brachte Jungblätter zur Entfaltung an folgenden Tagen: 17. März, 16. April, 14. Mai, 9. Juni, 8. Juli, 6. August und ein letztes am 29. August. Während der gesamten Versuchsdauer von 191 Tagen hatten sich also 7 Blätter entfaltet, was einem Mittel von 27 (27,3) Tagen entspricht. Die Abweichung in der Entfaltung der einzelnen Blätter von diesem Mittel ist wie bei *Alsophila glauca* überraschend gering. Bei der letzten Ablesung standen 10 vollentwickelte Blätter am Baum; das erstetikettierte war unterdessen das viert-älteste geworden. Von den anfänglich 12 ausgewachsenen Blättern waren also 9 abgedorrt und abgefallen oder hingen vertrocknet am Stamm herunter. Aber auch die 3 ältesten Blätter waren schon weitgehend gebräunt, teilweise verdorrt, und das am 19. Februar etikettierte Blatt zeigte bereits Bräunungen an manchen Stellen, war also ebenfalls am Absterben.

Nehmen wir nun für die vor dem Versuch entfalteteten Blätter denselben Entwicklungsrhythmus (Bildung eines neuen Blattes nach je 27,3 Tagen) an, so ergibt sich für das älteste, am Baum stehende, bereits verdorrte Blatt ein Alter von $10 \times 27,3$, also 273 Tagen. Da aber schon das Blatt vom 19. Februar Bräunungen zeigte, die bei jedem der älteren Blätter mit zunehmendem Alter immer umfangreicher wurden, so darf daraus geschlossen werden, daß das Laub seine volle physiologische Leistungsfähigkeit nur während einer Zeitspanne von der Dauer unseres Versuches, also während $7 \times 27,3 = 191$ Tagen beibehielt. Die Lebensdauer der Blätter von *Dicksonia Blumei* (191 Tage) liegt also zwischen derjenigen der Versuchspflanzen Nrn. 1 und 8 von *Alsophila glauca* (163 bzw. 254 Tage). Beim erstgenannten

Baumfarn bleiben die Blätter aber etwas länger (273 Tage) am Stamm als beim letztgenannten (Pflanze Nr. 8: 254 Tage).

Exemplar Nr. 2 von *Dicksonia Blumei* zeigt ähnliche Verhältnisse wie Nr. 1. Bis zum 23. August hatten sich 8 Blätter entwickelt; das erst-etikettierte stand als dritt-ältestes am Baum. Auch es zeigte bereits Bräunungserscheinungen. Das älteste Blatt war bereits völlig abgestorben. Die Lebensdauer eines Blattes beträgt bei Nr. 2 also 185 Tage.

Die Gesamterneuerung der Baumkrone vollzieht sich im Zeitraum von 231, die Entfaltung neuer Blätter in einem mittleren Abstand von 23 (23,1) Tagen.

Als bei Exemplar Nr. 3 am 12. September die letzte Ablesung erfolgte, standen 18 Blätter, darunter das erst-etikettierte als neunt-ältestes am Baum. Seit dem 19. Februar, also während 205 Tagen, waren demnach 8 Blätter abgefallen, dafür aber deren 9 neu gebildet worden. Diese waren in einem mittleren Abstände von je 23 (22,8) Tagen aufeinander gefolgt. Der Rhythmus der Blattbildung entspricht also beinahe vollkommen demjenigen von Exemplar Nr. 2, erweist sich aber um 4 Tage rascher als bei Nr. 1. Nr. 3 behält seine Blätter mit 410 Tagen (extrapoliert) am längsten am Stamm. Die weitgehende Verschiedenheit im Verhalten der drei Individuen derselben Farnart dürfte auf die inneren und äußeren Verhältnisse, also Lebenskraft und Mikroklima des einzelnen Baumes zurückzuführen sein.

3. *Cyathea* sp. (T. I, 98, Java.)

Der in die Untersuchung einbezogene Baumfarn war als *Dryopteris sagittifolia* O. Ktze angeschrieben. Diese Bezeichnung war aber nach unserer und des Assistent-Hortulanus von Tjibodas, Herrn C. VAN WOERDEN, Auffassung unrichtig und dürfte auf eine Verwechslung der in den Boden gesteckten Etiketten durch das einheimische Gartenpersonal zurückzuführen sein. Die beiden untersuchten Individuen sind zu *Cyathea* zu stellen; leider fehlte uns während unseres Aufenthaltes die Zeit, die Artbestimmung durchzuführen. Auf seinen Blättern trägt der Farn auffallende dunkle Schuppen.

Individuum Nr. 1 besaß sowohl zu Beginn des Versuchs, am 16. Februar, als an seinem Ende, am 20. August, 7 Blätter. An diesem Tage war das als erstes gezeichnete Blatt das viert-



Abb. 1

Vordergrund: *Dicksonia Blumei* Moore

Hintergrund: *Alsophila glauca* I. Sm.

(2 Baumfarne)

jüngste. Seit seiner Entfaltung, d. h. in einem Zeitraum von 191 Tagen hatten sich also 3 Blätter entwickelt, im Mittel während je 64 (63,7) Tagen ein Blatt. Alter des ältesten Blattes: 384 (6 × 64) Tage. Da dieses bei der letzten Ablesung noch frisch grün am Baume stand, müssen für die Lebensdauer der Blätter und die Kronenerneuerung etwas mehr als 384 Tage, d. h. etwa 13—14 Monate eingesetzt werden.

Individuum Nr. 2 (Gartenparzelle T. I, 48) wies einen rascheren Rhythmus in seiner Belaubung auf. Am 31. August trug es 5 Blätter. Das erste, am 16. Februar etikettierte Blatt war bereits zum größeren Teil abgestorben und hing dürr am Baum herunter. Seit seiner Entfaltung, d. h. während der Zeit von 196 Tagen, hatten sich 4 Blätter gebildet, je eines in einem mittleren Intervall von 49 Tagen. Für die Lebensdauer der Blätter und die Erneuerung der Laubkrone dürfen also ca. 196 Tage oder etwas mehr als ein halbes Jahr angenommen werden. Die für Individuum Nr. 2 ermittelten Werte sind auffallend geringer als diejenigen von Individuum Nr. 1. Angesichts der weitgehend ähnlichen ökologischen Verhältnisse, unter denen beide Pflanzen standen, dürfte ihr verschiedenartiges Verhalten auf innere, in den beiden Farnbäumen liegende Ursachen zurückzuführen sein.

B. MARATTIACEAE.

4. *Angiopteris evecta* Hoffm., Büffelfarn. (T. II, 67a.)

Bei diesem riesigen Erdfarn entspringen aus einer, sich 20—30 cm über den Boden erhebenden stockähnlichen Basis 3—5 mächtige Blätter, die eine Länge von 5 m und eine Breite von über 2 m erreichen können. Sein natürliches Verbreitungsgebiet erstreckt sich in einer Höhenlage von 125—1800 m ü. M. (nach C. A. BACKER und O. POSTHUMUS, l. c., p. 265) durch das Hügel- und Bergland Javas. Die Art wurde von uns aber auch auf der Insel Alor, (Kleine Sunda-Inseln) beim Kampong Aimoli, 840 m ü. M., gesammelt.

Vom 4. bis 16. Februar etikettierten wir je ein vor seiner Entfaltung stehendes Jungblatt von 5 Pflanzen. Nr. 1 brachte am 12. August das letzte gezeichnete Blatt zur Entfaltung. Zwischen den Tagen der ersten und der letzten Etikettierung, also im Zeitraum von 177 Tagen, hatten sich 2 Blätter entfaltet, je

eines in einem Mittel von 89 Tagen. Am Wurzelstock standen neben dem am Ende des Versuchs sich entfaltenden Jungblatt 3 ausgewachsene Blätter. Das am 16. Februar etikettierte war also das zweit-älteste. Setzen wir nun als Zeitspanne, um die sich das älteste Blatt vor der Etikettierung entfaltet hatte, ebenfalls 89 Tage ein, so betrug sein Alter am Ende des Versuchs 266 Tage. Das Blatt war aber noch frisch und zeigte kein Zeichen des Abdorrens. Nach Schätzung an anderen Blättern konnte es noch wohl einen Monat lang am Stock stehen bleiben. Somit ergibt sich als Gesamt-Lebensdauer eines Blattes unseres Büffel-farns eine Zeitspanne von ca. 300 Tagen.

C. OSMUNDACEAE.

5. *Osmunda javanica* Bl. (T. II, 151, Java.)

Erdfarn; aus einem ca. 40 cm hohen Wurzelstock entspringen zahlreiche, bis zu 3 m lange und 50 cm breite Blätter. Verbreitung: West- und Mittel-Java, 1200—1800 m ü. M.

Unsere Versuchspflanze trug am Anfang und am Ende des Versuchs 13 Blätter. Diese wurden nicht wie bei den bisher besprochenen Arten in einem gleichmäßigen Rhythmus gebildet. Bei *Osmunda javanica* kommen gleichzeitig und auf gleicher Höhe des Sprosses 3—4 Blätter zur Entfaltung. Dann geht der Hauptvegetationspunkt in ein Stadium der Ruhe über. Erst nach geraumer Zeit folgt eine Verlängerung des Sprosses und schließlich wiederum eine Periode der Blattentfaltung. Während unseres Aufenthaltes in Tjibodas konnten wir nur 2 solche Perioden erfassen, nämlich am 8. Februar und am 6. September. Zwischen ihnen liegt eine Zeitspanne von 210 Tagen.

Am Ende des Versuchs waren an unserer Pflanze 4 Gruppen von 3 (jüngste), 2, 3 und 6 (älteste) Blättern zu erkennen. Unter ihnen standen die jüngsten im Stadium der Entfaltung der Fiedern. Die zweit-jüngste Gruppe hatte am 8. Februar ihre Blätter ausgebreitet. Nehmen wir als mittlere Zeitspanne zwischen zwei Perioden der Blattbildung eine Dauer von 210 Tagen an, wie sie für den letzten Blattschub beobachtet wurde, so wären die Blätter des zweit-ältesten (oder dritt-jüngsten) Schubes 2×210 , also 420 Tage, die Blätter des ältesten (ersten) Schubes aber 3×210 , also 630 Tage alt. Im Zeitpunkt der letzten Ablesung

zeigten sie deutliche Absterbe-Erscheinungen. Es war zu erwarten, daß sie nach kurzer Zeit völlig abdorren und abfallen würden. Die gesamte Lauberneuerung dauert also etwas mehr als 630 Tage oder annähernd $1\frac{1}{2}$ —2 Jahre. *Osmunda javanica* behält also seine Blätter länger am Sproß als irgend ein anderer, in den Versuch einbezogener Farn, dessen systematische Stellung wir kennen. Nur die unbestimmte Pflanze „*Filix*“ übertrifft ihn in der Lebensdauer der Blätter.

Eine zweite Versuchspflanze zeigte durchaus ähnliche Verhältnisse sowohl in der Zahl der Blätter als auch im Rhythmus ihrer Entfaltung.

D. POLYPODIACEAE.

6. *Dryopteris ferox* O. Ktze. (T. II, 97, Java.)

Stattlicher Erdfarn, bis zu ca. 2200 m ü. M. durch ganz Java verbreitet. Wir sammelten die Art auch auf den Kleinen Sunda-Inseln: Mittel-Flores am See Rana Mese bei Roeteng und auf der Insel Alor, östlich des Kampongs Atimelang.

Die am Wurzelstock entspringenden Blätter werden bis 3 m lang und bis 80 cm breit.

Am 12., 16. und 21. Februar etikettierten wir je ein vor der Entfaltung stehendes Jungblatt dreier Pflanzen, die je 5 Blätter trugen. Eine gleiche Zahl notierten wir bei allen auch am 29. August, dem Tage, an dem das jüngste Blatt des Individuums Nr. 1 seine Fiedern auszubreiten begann. Die Jungblätter der Nrn. 2 und 3 standen noch um 2—3 Wochen vor ihrer Entfaltung.

Bei Nr. 1 hatten sich in 197 Tagen 3 Blätter neu gebildet, im Mittel also je eines in 66 Tagen. Extrapoliert man nach diesem Wert das Alter des ältesten Blattes, so ergeben sich 5×66 , also 330 Tage. Am 29. August stand es noch frisch am Stock und konnte wohl noch einen Monat so bleiben. Für die Lauberneuerung und Lebensdauer der Blätter dürfen darum ca. 360 Tage, also ungefähr ein Jahr eingesetzt werden.

7. *Blechnum orientale* L. (T. II, 113, Java.)

Wenige bis zahlreiche, über 2 m lange und bis 40 cm breite Blätter entspringen an einem, über die Erde emporragenden

Wurzelstock. Der Farn ist durch ganz Java von der Ebene bis in ca. 1800 m ü. M. verbreitet.

Im ferneren wurde er von uns auf 4 der Kleinen Sunda-Inseln gesammelt, nämlich in Mittel-Flores, am Straßenrand in der Nähe des Kampongs Ndoearia, bei den Seen von Keli Moetoe, auf Alor oberhalb des Kampongs Gendok und auf Timor unweit Koepang.

Versuchsdauer vom 16. Februar bis 4. September: 200 Tage. Zahl der Blätter am Anfang und am Ende des Versuchs: 5. In der Zwischenzeit entwickelten sich 2 Blätter; Rhythmus der Blattentfaltung: 100 Tage. Alter des ältesten Blattes: 4×100 , also 400 Tage.

8. *Dryopteris callosa* C. Chr. (T. I, 32, Java.)

Aus einem soliden Wurzelstock erheben sich wenig über der Erde 5—12 steife, schräg aufwärts gerichtete, bis 3 m lange und 80 cm breite Blätter dieses Erdfarns. Sein Verbreitungsgebiet liegt hauptsächlich in einer Höhe von 600—1750 m ü. M. und erstreckt sich über ganz Java.

Am 26. Februar wurden an den noch eingerollten Jungblättern von 4 Individuen Etiketten ausgehängt. Am 26. August trug die Pflanze 7 Blätter, wovon 5 während der Versuchsdauer, also im Zeitraum von 181 Tagen, zur Entwicklung gelangt waren. Sie waren in Abständen von im Mittel 36 (36,2) Tagen aufeinander gefolgt. Bei der letzten Ablesung war das erst-etikettierte Blatt das zweit-älteste. Dem ältesten kann also (extrapoliert) ein Alter von $6 \times 36,2$, d. h. 217 Tagen zugeschrieben werden. Es stand noch frisch grün am Stock, während das um weitere 36 Tage ältere Blatt längst abgefallen war. Nimmt man an, daß das älteste Blatt noch eine halbe Periode der Blattentwicklung, d. h. 18 Tage am Stock stehen blieb, so ergibt sich eine Lebensdauer der Blätter von *Dryopteris callosa* von 235 Tagen.

Die Individuen Nrn. 2 und 3 lieferten durchaus analoge Werte. So ergab sich für Nr. 2 in der Aufeinanderfolge der Blätter ein Mittel von 36, für Nr. 3 ein solches von 34 Tagen. Nr. 4 zeigte etwas abweichende Verhältnisse. Diese Pflanze trug zu Beginn des Versuchs 10 entfaltete Blätter. Vom 26. Februar bis zum 31. August, also während 186 Tagen, gelangten 5 Jungblätter zur Entfaltung, je eines in mittleren Abständen von

37 (37,2) Tagen. Da das erst-etikettierte Blatt am Ende des Versuchs das viert-älteste war, so kann (durch Extrapolation) das Alter des ältesten Blattes auf $8 \times 37,2$, d. h. 297 Tage errechnet werden. Es zeigte Bräunungen und geschrumpfte Fiedern und war daher dem völligen Absterben nahe. Für Lebensdauer der Blätter und Kronenerneuerung darf also der Wert von 297 Tagen eingesetzt werden. Er ist wesentlich höher als derjenige, der für Pflanze Nr. 1 ermittelt wurde. Verschiedene Individuen können sich also ziemlich abweichend verhalten. Die Größenordnung der Zeitdauer ist aber bei allen Exemplaren dieser Art dieselbe.

9. *Diplacium pallidum* Moore. (T. I, 34, Java.)

Erdfarn mit 1—1,5 m langen und 15—30 cm breiten, aus einem kriechenden Wurzelstock entspringenden Blättern, im Bergland (400—2000 m ü. M.) durch ganz Java verbreitet. Wir sammelten die Art auch auf der Insel Flores am Berge Golo Walok ob Roeteng.

Am 16. Februar trug unsere Versuchspflanze 8, am 1. September 9 Blätter; das jüngste stand wiederum im Zustande der Entrollung seiner Fiedern. Während der Versuchsdauer, d. h. in 197 Tagen, hatten sich 4 Blätter neu gebildet, in mittleren Abständen von je 49 (49,2) Tagen. Das älteste, dessen Alter sich auf $8 \times 49,2$, d. h. auf 394 Tage errechnen läßt, war bereits abgedorrt. Das zweit-älteste stand noch grün, zeigte aber bereits zahlreiche gebräunte Fiedern und war demnach bereits am Absterben. Sein Alter von $7 \times 49,2$, also 344 Tagen, darf als Lebensdauer der Blätter, die Zeitspanne von 394 Tagen dagegen für die Gesamterneuerung der Laubkrone des in Frage stehenden Farns angesehen werden.

10. *Dryopteris megaphylla* C. Chr. (T. I, 74.)

Erdfarn mit bis 2 m langen und 50 cm breiten Blättern, verbreitet bis in Höhen von 1500 m ü. M. im Bergland von Java.

Wir untersuchten 2 Individuen. Nr. 1 wurde am 3. März erstmals etikettiert. Es trug damals 5 Blätter, ebenso am Ende des Versuchs am 2. September. An diesem Tage war das erst-etikettierte Blatt das dritt-jüngste. In der Zwischenzeit, also während 198 Tagen, waren nur 2 Blätter gebildet worden. Von einer

Blattentfaltung zur nächstfolgenden hatte es also je 99 Tage gedauert. Demnach konnte dem ältesten Blatt ein Alter von 4×99 , also von 396 Tagen zugeschrieben werden. Bei der letzten Ablesung stand es noch frisch grün am Stock und konnte wohl eine Lebensdauer von ca. 440 Tagen erreichen.

Individuum Nr. 2 wuchs an einem andern Standort im Farngarten (Parzelle T. II, 11, Java). Am 2. September trug es 7 Blätter, unter denen das am 16. Februar etikettierte das zweit-älteste war. Im Laufe von 198 Tagen waren 5 Blätter herangewachsen. Ihre Entfaltung war demnach in Intervallen von je 40 (39,6) Tagen erfolgt. Das älteste Blatt war zur Zeit der letzten Ablesung $6 \times 39,6$, also 238 Tage alt. Bis zu seinem Abdorren konnten noch wohl 2 Wochen vergehen, so daß seine Lebensdauer auf etwa 250 Tage angesetzt werden darf. Bei Versuchspflanze Nr. 2 entwickelten sich die Blätter in einem mehr als doppelt so raschen Rhythmus als bei Nr. 1. Bei jener sind die Lebensdauer der Blätter und die zur Kronenerneuerung notwendige Zeitspanne etwas mehr als halb so lang als bei dieser. Die beiden Versuchspflanzen sind also in ihrem Verhalten auffallend verschieden.

11. *Histiopteris incisa* I. Sm. (T. I, 64, Java.)

Erdfarn mit ca. 2 m hohen Blättern, die aus einem kriechenden Wurzelstock entspringen, im Bergland von Java verbreitet. Die Pflanze wurde von uns auch in Mittel-Flores am See Rana Mese, bei Roeteng gesammelt.

Versuchsdauer: 16. Februar bis 26. August, 191 Tage. Zahl der während dieser Zeit neu gebildeten Blätter: 4; Rhythmus der Blattentfaltung: 48 (47,8) Tage. Bei der letzten Ablesung am 26. August war das am 16. Februar etikettierte Blatt bereits abgestorben, während dasjenige vom 13. März erst an manchen Stellen gebräunte Fiedern zeigte, also ebenfalls am Absterben war. Lebensdauer eines Blattes: ca. 166 Tage, Gesamt-Lauberneuerung: ca. 191 Tage.

12. *Coniogramme fraxinea* Diels. (T. I, 40, Java.)

Erdfarn von 1—1,5 m hohen, aus einem kriechenden Wurzelstock entspringenden Blättern, im Berglande von Java 900 bis 2000 m ü. M.

Versuchsdauer: 16. Februar bis 26. August, 191 Tage. Zahl der neu gebildeten Blätter: 5. Rhythmus der Blattentfaltung: 38 (38,2) Tage.

Das erst-etikettierte Blatt war am Ende des Versuchs am Absterben. Lebensdauer eines Blattes sowie gesamte Lauberneuerung: ca. 191 Tage. Zwei weitere, in den Versuch einbezogene Individuen derselben Art zeigten ein sehr weitgehend ähnliches Verhalten.

13. *Nephrolepis cordifolia* Pr. (T. I, 12, Java.)

Erdfarn mit ca. 1 m langen und bis 8 cm breiten Blättern, von der Ebene bis ins Gebirge (100—2400 m ü. M.) durch ganz Java verbreitet. Wir sammelten die Art auch an zwei Stellen in Mittel-Flores, nämlich beim Kampong Ndoearia und am Berg Golo Walok bei Roeteng.

Am Anfang und am Ende des Versuchs trug der Wurzelstock unseres Farns 11 Blätter. Das am 16. Februar etikettierte Blatt war am 28. August das zweit-älteste. Seit seiner Entfaltung, also im Zeitraume von 193 Tagen, hatten sich 9 Blätter gebildet. Ihre Fiedern hatten sich an folgenden Tagen aufzurollen begonnen: 9. März (nach 21 Tagen), 27. März (18 Tage), 15. April (19 Tage), 9. Mai (24 Tage), 1. Juni (23 Tage), 24. Juni (23 Tage), 16. Juli (22 Tage), 2. August (17 Tage), 27. August (25 Tage). Blattentfaltungen folgten also aufeinander in einem Minimum von 17, einem Maximum von 25 und einem Mittel von 21 (21,3) Tagen. Der Rhythmus darf also als weitgehend gleichmäßig und vom Wechsel Regenzeit—Trockenzeit, wie er sich in Tjibodas bemerkbar macht, unabhängig betrachtet werden.

Das Alter des ältesten Blattes darf mit $10 \times 21,3$, also 213 Tagen eingesetzt werden. In 7 Monaten erneuert *Nephrolepis cordifolia* sein gesamtes Laubwerk.

14. *Polystichum biaristatum* Moore. (T. I, 36, Java.)

Erdfarn des javanischen Berglandes. Aus einem ca. 30 cm hohen Wurzelstock erheben sich 4—8 Blätter von ca. 1 m Länge.

Versuchsdauer: 16. Februar bis 6. September, 202 Tage. Blattzahl zu Beginn und am Ende des Versuchs: 5; neu gebildete

Blätter: 2; Rhythmus der Blattentfaltung: 101 Tage; Alter des ältesten Blattes 4×101 , d. h. 404 Tage.

15. Woodwardia radicans Sm. (T. I, 26, Java.)

Bei C. A. BACKER und O. POSTHUMUS (l. c., p. 148) wird diese Artbezeichnung als Synonym für *Woodwardia auriculata* Bl. aufgeführt. Erdfarn des javanischen Berglandes mit 10—15 Blättern, von 1—2 m Länge und 40—60 cm Breite.

Versuchsdauer: 16. Februar bis 25. August, 190 Tage. Zahl der Blätter zu Beginn des Versuchs: 10, am Ende desselben 11. Zahl der während des Versuchs gebildeten Blätter: 5; Rhythmus der Blattentfaltung $190 : 5$, d. h. 38 Tage; Alter des ältesten Blattes und Dauer der gesamten Lauberneuerung: 10×38 , d. h. 380 Tage.

16. Pteris excelsa Gaud. (T. I, 24, Java.)

Erdfarn mit aufgerichtetem Wurzelstock, aus dem wenige, bis 2,5 m lange und bis 1 m breite, kräftige Blätter entspringen. Im Berglande von Java von 600—1600 m ü. M. Wir sammelten diesen Farn auch in Mittel-Flores am See Rana Mese und auf der Fahrt von Endeh nach Boa Wai.

Versuchsdauer: 2. Februar bis 19. September, 229 Tage. Zahl der Blätter am Anfang des Versuchs 2, an dessen Ende 3. Zahl der neu gebildeten Blätter 2; Rhythmus der Blattentfaltung: $229 : 2$, also 115 Tage. Alter des ältesten Blattes sowie Gesamterneuerung des Laubwerks: ca. 229 Tage.

Eine andere Pflanze derselben Art trug am Ende des Versuchs 4 Blätter. Setzt man für sie dieselben Werte im Rhythmus der Blattbildung ein, so stünde in diesem Falle das älteste Blatt in einem Alter von 3×115 , d. h. 345 Tagen.

17. Oleandra neriiformis Cav. (T. II, 111, Java.)

Erdfarn, ca. 80 cm hoch. In West- und Mittel-Java von 500 bis 1700 m ü. M. verbreitet.

Diese Pflanze bringt ihre Blätter nicht wie die bisher besprochenen Arten (ausgenommen *Osmunda javanica* Bl.) in gleichmäßigem Rhythmus und auf mehr oder weniger gleicher Höhe am Wurzelstock oder Stamm zur Entwicklung, son-



Abb. 2

Alsophila glauca I. Sm.
(Baumfarn)

dern in wirtelähnlichen Gruppen von je 10—11 Blättern in mehreren übereinanderstehenden Stockwerken, die in längeren Zeitabschnitten und schubweise aufeinander folgen. Ist ein solcher Scheinwirtel entfaltet worden, verharret der Hauptvegetationspunkt, um den herum die Blätter angeordnet stehen, während längerer Zeit in Ruhe; dann erwacht er; der Sproß verlängert sich um ca. 10—20 cm und am Ende dieser Periode raschen Längenwachstums entfaltet sich wiederum eine Blattgruppe am Scheitel der Pflanze. Während sich die höher stehenden, jüngern Blätter neu bilden, fallen diejenigen der untern Scheinwirtel ab.

Mitte Februar, nachdem bei 6 Pflanzen eine Blattgruppe entfaltet worden war, wurde der Hauptvegetationspunkt etikettiert. In allen Fällen blieb dieser ruhend bis anfangs Juli. In der Zeit vom 3. bis 12. Tag dieses Monats aber erfolgte bei allen Versuchspflanzen ein neuer Blattschub. Es wäre zu erwarten gewesen, daß nach weiteren 4—5 Monaten eine neue Periode der Blattbildung folgen würde. Diese Prüfung konnte aber leider nicht mehr vorgenommen werden.

Die in ihrem Wachstum am weitesten fortgeschrittenen Versuchspflanzen zeigten 3 Scheinwirtel. Die Blätter des jüngsten Schubes waren am Ende des Versuchs (28. August) etwa 50 Tage, diejenigen der am 14. Februar etikettierten Gruppe 195 Tage alt. Zwischen zwei Perioden der Blattentfaltung lagen also 145 Tage. Demnach kann das Alter der ältesten Blattgruppe durch Extrapolation auf 2×145 , also ca. 290 Tage angesetzt werden. Diese ältesten Blätter waren am 28. August bereits zum größeren Teil dürr. Die Lebensdauer der Blätter darf auf etwa 235, die Lauberneuerung auf etwa 295 Tage eingeschätzt werden.

18. „*Filix*“. (T. II, 43, Java.)

Im Farngarten steht eine Pflanze, deren Zugehörigkeit noch nicht bestimmt werden konnte und die unter der Bezeichnung „*Filix*“ katalogisiert wurde.

Als wir am 28. August das Material einsammelten, trug sie 10 Trophophylle und 3 Sporophylle, von denen das jüngste kurz vor seiner Entfaltung stand.

Das älteste unter diesen letzteren war am 16. Februar etikettiert worden. Seither, also in der Zeit von 194 Tagen, oder

in einem mittleren Abstand von je 97 Tagen, waren 2 Sporophylle gebildet worden. Wir wissen nun nicht, ob die Trophophylle in demselben Rhythmus zur Entfaltung gelangten wie die Sporophylle. Nehmen wir aber an, daß auch jene in einem Zeitintervall von je 97 Tagen aufeinanderfolgten, so ergibt sich für das älteste Blatt ein Alter von 12×97 , also 1164 Tagen oder rund drei Jahren. Dieser Wert ist im Vergleich zur Lebensdauer der Blätter der übrigen untersuchten Farne sehr hoch. Daß er aber keineswegs abwegig sein kann, geht schon bei der Betrachtung von bloßem Auge aus der Vegetation seiner Epiphyten hervor, die üppiger und vielgestaltiger ist als bei irgend einer anderen Versuchspflanze.

Diskussion der Untersuchungsergebnisse über den Rhythmus der Lauberneuerung und die Lebensdauer der Blätter.

Die in den vorangehenden Ausführungen und Tabellen genannten Zahlenwerte beruhen zum einen Teil auf direkten, genauen Beobachtungen, zum andern Teil sind sie aus diesen abgeleitet, d. h. extrapoliert. Bei verschiedenen Individuen ein und derselben Art, die in die Untersuchungen einbezogen wurden, stimmen sie in den meisten Fällen sehr weitgehend miteinander überein; bei andern dagegen, wie z. B. bei *Dicksonia Blumei*, gehen die beobachteten Werte so weit auseinander, daß z. B. die Zeitspanne, während der sich die Lauberneuerung vollzieht, bei Individuum Nr. 3 gut doppelt so lang ist als bei Individuum Nr. 2. Dieses Beispiel stellt freilich den extremsten Fall eines unter einigermaßen gleichen Verhältnissen beobachteten verschiedenen Verhaltens zweier Individuen derselben Art dar und darf im Hinblick auf das Gesamtergebnis unserer Versuche wohl schon als Ausnahme-Erscheinung gewertet werden.

Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß die genannten Zahlen, die während einer verhältnismäßig kurzen Zeitdauer mit ganz bestimmten klimatischen Verhältnissen und nur einmalig aufgenommen wurden, nicht als für eine Art oder ein Individuum allzu eng umgrenzte, feststehende Werte aufzufassen sind.

Zwar stehen nicht nur die verschiedenen Exemplare einer Art, sondern alle untersuchten Pflanzen auf dem verhältnis-

mäßig engen Raum des Farngartens unter demselben Makroklima. Temperaturmittel und -extreme, Menge und zeitliche Verteilung der Niederschläge und Luftfeuchtigkeit weichen an den verschiedenen Wuchsstellen der Arten in nur außerordentlich geringem Maße voneinander ab. Dagegen wird der Ostwind, dem der Farngarten offen steht, und der im Garten durch die Farne selbst gebremst wird, auf die durch den Urwald geschützten Versuchspflanzen auf der Westseite des Gartens geringere Wirkung ausüben als auf diejenigen an der offenen Ostseite. Auch ist die Intensität und Dauer der Belichtung infolge der Urwaldnähe (West- und Nordseite) an verschiedenen Stellen nicht überall dieselbe. Sie ist im vorderen Teil (E-Seite) der Anlage, am Standort der *Dicksonia Blumei* am stärksten, im hintern Teil (W-Seite), am Standort des Büffelfarns und anderer großblättriger Erdfarne geringer. Solche mikroklimatische Unterschiede dürften auf die Versuchspflanzen nicht ganz ohne Wirkung sein, wissen wir doch aus den Erfahrungen, die wir in unsern europäischen botanischen Gärten immer wieder machen können, daß der Rhythmus der Belaubung tropischer Farne stark von der Klimalage, insbesondere von Temperatur, Licht und Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Vielfach genügt eine Reihe aufeinander folgender sonniger Tage, um die Blattentwicklung der Farne im Gewächshaus, die während einer Periode trüben Wetters nur geringe Fortschritte zeitigte, in auffallender Weise zu beschleunigen.

Indessen dürfen solche mikroklimatischen Unterschiede in ihrer Wirkung nicht überschätzt werden. Aus unsern Untersuchungen geht klar hervor, daß nicht einmal der doch gewiß nicht unbedeutende Klimawechsel, der auch in West-Java mit dem Übergang von der Regenzeit zur Trockenzeit verbunden ist, den Rhythmus der Lauberneuerung zu verändern vermag. Bei allen daraufhin untersuchten Farnen läßt sich weder eine Verlängerung noch eine Verkürzung der Zeitspanne, die zwischen der Entfaltung eines Blattes und derjenigen des nächstfolgenden erkennen. Kein einziger unter den entscheidenden klimatischen Faktoren wird also in dem Maße verändert, daß er als Minimumfaktor in Erscheinung treten und auf die Lauberneuerung unserer Farne verändernd eingreifen würde.

Wenn auch Untersuchungen, die sich über eine Reihe von Jahren erstrecken würden, über die Lauberneuerung der unter-

suchten tropischen Farne an ihrem Wuchsort in Tjibodas die festgestellten Mittelwerte und namentlich die Abweichungen von diesen noch besser zu präzisieren imstande wären, so ist doch zu erwarten, daß ihre Größenordnung kaum eine Änderung erfahren würde. So können wir z. B. von *Alsophila glauca* aussagen, daß dieser Baumfarn unter den Verhältnissen, wie sie im Garten zu Tjibodas, also im natürlichen Verbreitungsgebiet, vorhanden sind, in Abständen von 3—4 Wochen in ziemlich regelmäßiger Folge seine Blätter zur Entwicklung bringt und daß die Blattkrone in der Zeitspanne von ca. $6\frac{1}{2}$ —13 Monaten, im Mittel also von nicht ganz einem Jahr, vollständig erneuert wird.

Auf den in der Beschreibung und in den Tabellen genannten Einzelwert kommt es dabei nicht so sehr an, wohl aber auf seine Größenordnung. Ein Blick auf die Tabellen 2 und 3 lehrt uns, daß sich die verschiedenen Farnarten in bezug auf die Blattzahl, den Rhythmus der Entfaltung und die Lebensdauer der Blätter sowie auf die Gesamterneuerung der Krone recht verschieden verhalten. Am raschesten ist der Rhythmus der Blattentfaltung bei *Alsophila glauca* Nr. 8 und bei *Nephrolepis cordifolia*, bei denen sich Mittelwerte von 21,2 bzw. 21,3 Tagen ergaben, am langsamsten bei *Osmunda javanica* mit einer, zwischen zwei Blattschüben liegenden Zeitspanne von 210 Tagen. Zwischen diesen beiden extremen Werten liegen diejenigen der übrigen geprüften Farne. Während der Versuchsdauer von 6—7 Monaten hatten die verschiedenen Arten eine verschieden große Zahl von Blättern zur Entwicklung gebracht. In dieser Hinsicht steht die erwachsene *Alsophila glauca* (Individuum Nr. 8) mit 13 neu gebildeten Blättern an erster, die großblättrigen Erdfarne, wie *Angiopteris evecta*, *Dryopteris megaphylla*, *Polystichum biaristatum*, *Pteris excelsa* und *Blechnum orientale* mit nur je 2 neu entwickelten Blättern oder gar die, diese gruppenweise, d. h. in Schüben, entfaltenden Farne *Oleandra neriiformis* und *Osmunda javanica* an letzter Stelle.

Sehr verschieden verhalten sich die einzelnen Arten auch mit Hinsicht auf die Dauer, während der sie ihre Blätter am Stamm bzw. am Wurzelstock behalten. Am raschesten warf in unserm Versuch die Jungpflanze Nr. 2 von *Alsophila glauca* mit 182 Tagen (Tab. 1) ihre Blätter wieder ab. In der Zeit von genau

einem halben Jahr erneuerte also diese Pflanze ihre gesamte Laubkrone. Kurzlebig sind auch die Blätter von *Histiopteris incisa* und *Coniogramme fraxinea* mit 191 und *Cyathea* sp. Nr. 2 mit 196 Tagen. Dann folgen in der Länge der für die Lauberneuerung notwendigen Zeit *Nephrolepis cordifolia* (213 Tage), *Pteris excelsa* (229 Tage), *Dicksonia Blumei* Nr. 2 (231 Tage), *Dryopteris callosa* Nr. 1 (235 Tage), *Alsophila glauca* Nr. 8 (254 Tage), *Dicksonia Blumei* Nr. 1 (273 Tage), *Oleandra nerii-formis* (295 Tage), *Dryopteris callosa* Nr. 4 (297 Tage), *Angiopteris evecta* (ca. 300 Tage), *Dryopteris ferox* (360 Tage), *Woodwardia radicans* (380 Tage), *Diplazium pallidum* (394 Tage), *Blechnum orientale* und *Cyathea* sp. Nr. 1 (400 Tage), *Dicksonia Blumei* Nr. 3 (410 Tage), *Dryopteris megaphylla* (440 Tage) und *Polystichum biaristatum* (404 Tage). Am längsten bleiben die Blätter von *Osmunda javanica* am Stengel, die ein Alter von gegen 2 Jahren erreichen, und schließlich diejenigen des unbestimmten Farns „*Filix*“, dessen gesamte Lauberneuerung nach unsern Beobachtungen und Berechnungen 1164 Tage, also über drei Jahre beansprucht.

Da wir alle in den Versuch einbezogenen Farne innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes, auf einer eng begrenzten Fläche und unter weitgehend einheitlichen klimatischen und ökologischen Bedingungen untersuchten, darf das voneinander verschiedene Verhalten der einzelnen Arten als für diese charakteristisch, arteigen, betrachtet werden. Auf veränderte klimatische Gegebenheiten werden sie mit einem veränderten Rhythmus der Lauberneuerung antworten, jede Art auf ihre Weise. Wie groß indes die Ausschläge des von uns festgestellten Verhaltens sein können, vermögen wir ohne spezielle, entsprechende Untersuchungen nicht zu entscheiden.

Alle in der vorliegenden Arbeit besprochenen Farne sind im eigentlichen Sinne immergrün. Zu jeder Zeit im Jahr stehen am Wurzelstock oder Stamm grüne, assimilierende Blätter, im Gegensatz zu vielen anderen Tropenpflanzen, die in einem regelmäßigen Rhythmus einmal oder zwei- bis dreimal im Jahr all ihr Laub abwerfen und alsdann kahl stehen. Dabei ist diese Zeit der Blattlosigkeit bei verschiedenen Arten verschieden lang; sie kann nach G. VOLKENS (1912) nur ganz wenige Tage (*Ficus*

fulva und *F. variegata*, *Canarium hispidum*), einige Wochen (*Cassia nodosa*, *Sindora sumatrana*) oder 2 Monate und mehr (*Albizzia Lebbek*, *Odina gummi-fera* u. a.) dauern.

Die große Mehrzahl der untersuchten Farnarten zeigt in der Anlage, im Wachstum, in der Entfaltung und im Abstoßen der Blätter einen überraschend regelmäßigen Rhythmus. In Zeitintervallen von bestimmter Länge folgt Blatt auf Blatt, der Regelmäßigkeit einer Uhr vergleichbar, und in derselben Reihenfolge, wie die Blätter sich entfalten, vielfach auch in einem Zeitintervall von derselben Größenordnung, stirbt ein Blatt um das andere ab und wird abgestoßen.

Anders dagegen verhalten sich die beiden Arten *Osmunda javanica* und *Oleandra neriiformis*. Bei diesen erfolgt die Anlage und Entfaltung und zum Teil auch die Abstoßung der Blätter nicht kontinuierlich sondern schubweise. Wir haben gesehen, daß sich bei der ersteren Art aus einem kriechenden Wurzelstock ziemlich gleichzeitig mehrere Blätter erheben und daß dann Wochen und Monate vergehen, bis ein weiterer Schub nachfolgt. Bei *Oleandra neriiformis* entspringen die Blattschöpfe nicht am kriechenden Rhizom, sondern am aufgerichteten Sproß, dessen Hauptvegetationspunkt nach erfolgter Blattentfaltung in ein Stadium der Ruhe eintritt und während dieser Periode auch nicht das geringste Wachstum zeigt. Erst nach bestimmter Zeit erwacht er wieder, verlängert den Stengel um 10—20 cm und bringt am Ende dieser Wachstumsperiode einen neuen Schub von Blättern, die in Form von Scheinquirlen um den Stengel herum angeordnet sind, zur Entfaltung.

Auch diese beiden Farne sind immergrün. Zu jeder Zeit wird man unter ihnen Pflanzen finden, die gleichzeitig eine Gruppe von eingerollten Jungblättern, alle mehr oder weniger in demselben Entwicklungszustand stehend, neben einem Schub frisch entfalteter, reicher und schmiegsamer Blätter von hellgrüner Farbe und einem Schub alter, steifer, dunkelgrüner Blätter tragen. Sie sind hinsichtlich ihrer Lauberneuerung vergleichbar mit vielen tropischen Blütenpflanzen, die ebenfalls immergrün sind, bei denen aber in periodischer Folge manche Äste oder Zweige an ihren Knospen schubweise Blätter zur Entfaltung bringen, während diejenigen früherer Schübe noch grün an den Zweigen stehen. Eine Erneuerung des Laubes erfolgt also auch

	Versuchsdauer			Zahl der neu entwickelten Blätter	Mittlere Zeitspanne zwischen 2 Blattentfaltungen in Tagen	Lebensdauer der Blätter in Tagen	Dauer der gesamten Lauberneuerung in Tagen
	von	bis	Anzahl Tage				
Cyatheaceae							
<i>Alsophila glauca</i> Nr. 1	19. Februar	28. August	190	7	27,1	163	190
" " " 8	25. "	19. Dezember	276	13	21,2	254	254
<i>Dicksonia Blumei</i> " 1	19. "	29. August	191	7	27,5	191	275
" " " 2	19. "	25. "	185	8	23,1	185	251
" " " 5	19. "	12. September	205	9	22,8	—	410
<i>Cyathea</i> sp. " 1	16. "	20. August	191	5	63,7	ca. 400	400
" " " 2	16. "	31. "	196	4	49	196	196
Marattiaceae							
<i>Angiopteris evecta</i>	16. "	12. "	177	2	89	ca. 300	ca. 300
Osmundaceae							
<i>Osmunda javanica</i>	8. "	6. September	210	1 Blattgruppe	210	ca. 630	ca. 630
Polypodiaceae							
<i>Dryopteris ferox</i> Nr. 1		29. August	197	5	66	360	360
<i>Blechnum orientale</i>	16. "	4. September	200	2	100	400	400
<i>Dryopteris callosa</i> Nr. 1	26. "	26. August	181	5	36,2	235	235
" " " 4	26. "	31. "	186	5	37,2	297	297
<i>Diplazium pallidum</i>	16. "	1. September	197	4	49,2	344	394
<i>Dryopteris megaphylla</i> Nr. 1	5. März	2. "	198	2	99	ca. 440	ca. 440
<i>Histiopteris incisa</i>	16. Februar	26. August	191	4	47,8	ca. 166	ca. 191
<i>Coniogramme fraxinea</i>	16. "	26. "	191	5	38,2	ca. 191	ca. 191
<i>Nephrolepis cordifolia</i>	16. "	28. "	193	9	21,3	213	213
<i>Polystichum biaristatum</i>	16. "	6. September	202	2	101	404	404
<i>Woodwardia radicans</i>	16. "	25. August	190	5	38	380	380
<i>Pteris excelsa</i>	2. "	19. September	229	2	115	229	229
<i>Oleandra neriiformis</i>	15. "	28. August	195	1 Blattgruppe	145	ca. 235	ca. 290
„Felix“, unbestimmt	16. "	28. "	194	2 Sporophylle	97	ca. 1164	ca. 1164

hier wie bei unsern beiden Farnen in Perioden, die für die verschiedenen Zweige eines Baumes gleich lang, in ihrer Phase aber gegeneinander verschoben sind, so daß an einer Pflanze beständig ruhende und sich entfaltende Knospen sowie ausgewachsene und vergilbende Blätter gleichzeitig nebeneinander stehen.

II. Die Epiphytenvegetation der im vorangehenden Kapitel besprochenen Farnpflanzen.

„Wenn man die reiche Kryptogamenflora, welche im feuchten Tropenwalde die Oberfläche älterer Laubblätter bedeckt, genauer studieren wollte, so gäbe das eine Arbeit auf Jahre hinaus. Ueber den Epiphytenflor eines einzigen Laubblattes ließe sich schon ein Buch schreiben.“

G. HABERLANDT (Eine botanische Tropenreise, 1895).

Das an den Anfang unseres Kapitels gestellte Zitat HABERLANDT's mag unsere Entschuldigung gegenüber dem Leser der vorliegenden Arbeit sein, wenn wir, in der Verarbeitung unserer Tropenmaterialien noch ganz am Anfang stehend und überdies in dem in dieser Veröffentlichung verfügbaren Raume beschränkt, aus dem großen Fragenkomplex, den die Epiphyten dem Botaniker stellen, nur eine ganz kleine Teilfrage abzuklären versuchen: die Zusammensetzung der epiphyllen Vegetation, die Aufeinanderfolge ihrer einzelnen Vertreter, den Zeitpunkt des Befalls und die Abhängigkeit der Epiphytenvegetation von der Lebensdauer der Farnblätter. In einer späteren Arbeit sollen die Wechselbeziehungen zwischen Überpflanzen und Trägerpflanzen und die Biologie der ersteren besprochen werden.

Mit dem Tage, an dem die ersten Fiedern eines Farnblattes oder des Blattes irgend einer anderen tropischen Pflanze sich entfalten, setzt die Besiedelung seiner Oberfläche durch Epiphyten aller Art ein. Vom Winde werden Keime verschiedenster Herkunft angeweht. Ein dauernder Regen von Farn-, Moos- und Pilzsporen und von Algen fällt auf die Blätter. Viele dieser Keime bleiben dort kleben, und manche wachsen zu Lagern aus, die bis zur Frucht- und Sporenreife gelangen können.

Prüft man wenige Tage nach seiner Entfaltung die Oberfläche eines Blattes unter der starken Lupe, so findet man die Epidermis bereits mit gekeimten und ungekeimten Pilzsporen in großer Zahl übersät. Sie sind einzellig oder mehrzellig, spindelförmig oder oval, hyalin oder gefärbt, klein oder groß, gehören also verschiedensten Gattungen und Arten an. Auch Farnsporen, teils von der Trägerpflanze selbst, teils von anderen Arten aus der näheren oder weiteren Umgebung, entwickeln auf den jungen Fiedern lange und weitverzweigte Keimfäden. Auf alten Blättern wird die Epiphytenvegetation schon dem unbewaffneten Auge sichtbar. Laub- und Lebermoose bedecken ihre Oberfläche und goldgelbe, grüne und blaugrüne Lager lassen sich makroskopisch als Grün- und Blaualgen verschiedener Art erkennen. Besonders auffallend aber sind die Flechten, die auf Blättern und Blattstielen weit ausgedehnte, flächenhafte und strauchige Lager entwickeln und die von den Tropenbesuchern immer besonders beachtet worden sind.

Wir haben unsere, in den Versuch einbezogenen Farnpflanzen auf ihre Epiphytenvegetation hin geprüft, und da wir das Alter ihrer Blätter durch direkte Beobachtung oder durch Extrapolation ziemlich genau kennen, so suchten wir festzustellen, welche Zeitdauer notwendig ist, bis Anfänge eines Epiphytenwuchses auf den Blättern nachzuweisen oder bis diese von einer mehr oder weniger geschlossenen Decke von Überpflanzen überzogen sind. Dabei interessierte uns auch der Entwicklungsablauf der verschiedenen Vertreter der Epiphytenvegetation, die Reihenfolge, in der sich diese einstellen, bis sie zu einer Gesellschaft zusammenschließen, deren weiterer Entfaltung durch den Laubfall eine Grenze gesetzt wird.

1. *Alsophila glauca* I. Sm. (Nr. 1).

Das älteste Blatt, das am Tage der letzten Ablesung dürr am Stamm herabhing, hatte 190 Tage zuvor seine Fiedern zu entfalten begonnen. So lange waren diese also dem Befall durch Epiphyten ausgesetzt gewesen. Auf der Blattoberseite sind von bloßem Auge zahlreiche kleine, goldgelbe und noch kleinere, hellgraue Flecke zu erkennen. Die ersteren erreichen einen Durchmesser von ungefähr 0,5 mm, die letzteren einen solchen von höchstens 0,2—0,3 mm.

Bei mikroskopischer Betrachtung erweisen sich die gelben Flecke als die Lager einer einschichtig, flächenförmig auf der Epidermis der Blattoberseite ausgebreiteten Grünalge mit reichlich Hämatochrom führenden Zellen. Es besteht kein Zweifel, daß diese Algenlager in die Familie der Trentepohliaceen und zwar in die im Tropengebiet weit verbreitete und formenreiche Gattung *Phycopeltis* Millardet zu stellen sind; schwieriger gestaltet sich, wie wir sehen werden, die Zuordnung zu einer der bisher beschriebenen Arten.

Unser Material erweist sich als durchaus einheitlich: einschichtige, kreisförmige Scheiben mit lückenlos aneinanderschließenden Zellen, deren jüngste durch abwechselnd aufeinanderfolgende Anlage von antiklinalen und periklinalen Wänden die Vergrößerung des Thallus bewirken und die in einer gleichmäßigen Kreislinie denselben begrenzen. In der inneren und mittleren Zone des Lagers sind viele Zellen tonnenförmig angeschwollen und besonders reichlich mit Inhalt gefüllt; andere sind völlig leer, und ein rundes Loch, durch das der Zellinhalt nach außen abgegeben wurde, verrät die Sporangienatur dieser Spezialzellen. In Analogie mit den diesbezüglichen Beobachtungen anderer Autoren müssen wir sie als interkalare Kugelgametangien betrachten. In der Randzone des Thallus fehlen sie. Weniger zahlreich als die Gametangien sind die ebenfalls in den mittleren Partien der Zellscheibe gelegenen Hakensporangien, die durch eine Fußzelle über das Lager emporgehoben werden.

Die Zellen sind vom Zentrum bis an den Rand des Lagers ziemlich einheitlich: zylindrisch gestreckt, 9—14 (meist 11—12) μ breit und 23—26 μ lang (Abb. 4 auf Tafel XVII).

In der Bestimmung unserer Alge stoßen wir auf Schwierigkeiten. Bei allen bisher beschriebenen Arten sind die Zellen kleiner als in unserm Material. Der Anschluß muß also bei den größtzelligen Formen *Phycopeltis arundinacea* (Mont.) De Toni und *Ph. expansa* Jennings gesucht werden; die eine Zellbreite von 4—9 μ , die letztere ausnahmsweise sogar bis zu 12 μ erreichen. Die Zellen der übrigen Arten der Untergattung *Euphycopeltis* (Arten mit regelmäßig kreisförmigem, nicht fächerförmigem Thallus) sind nur 2—4 μ breit. Daß diese in der Literatur angegebenen Werte wirklich den Tatsachen entsprechen und daß die Zellbreite für die einzelnen Species weitgehend

konstant ist, konnten wir durch die Nachprüfung der bei der Erstbeschreibung vorgelegenen Originalmaterialien (in Präparaten aus der Sammlung von Herrn Geh. Rat Prof. Dr. W. SCHMIDLE) bestätigen. Da nach den Angaben in der Literatur *Phycopeltis arundinacea* im Gegensatz zu unserem Material keine Hakensporangien zur Entwicklung bringen soll, so bleibt uns, sofern wir dieses nicht als neue Art beschreiben wollen, keine andere Möglichkeit, als unsere Alge bei *Phycopeltis expansa* Jennings unterzubringen.

Indessen ist auch hier die Übereinstimmung keine vollständige. Unsere Lager besitzen ja, wie wir sahen, größere, namentlich breitere Zellen als *Ph. expansa*. Im weiteren ist für diese Art eine bleich-gelbe Farbe angegeben, während unsere Lager ziemlich intensiv gelb- oder orangefarben sind. Diese Nicht-Übereinstimmung ist indes von nur geringer Bedeutung, wissen wir doch, daß bei allen Trentepohliaceen die Farbintensität von der Menge des in den Zellen enthaltenen Hämatochroms und diese wiederum von der Belichtungsintensität, der die Alge ausgesetzt war, abhängig ist.

Nachdenklich macht uns dagegen wiederum die Angabe, daß *Phycopeltis expansa* „zuerst fächerförmige oder runde Scheiben, die später zu Anflügen, welche \mp von einem Blatte bedecken können, heranwachsen (H. PRINTZ, 1940, S. 171). Nie beobachteten wir in unserem Material fächerförmige Lager. Meist entwickeln sich diese von Anfang an zu regelmäßigen kreisförmigen Scheiben. Auch fließen sie im allgemeinen nicht zu geschlossenen Beständen zusammen, sondern bleiben meist dauernd voneinander getrennt.

Trotz dieser unvollständigen Übereinstimmung unseres *Phycopeltis*-materials mit den Angaben, die in der Artdiagnose von *Ph. expansa* enthalten sind, möchten wir unsere Alge vorläufig zu dieser Art stellen. Dabei sind wir uns bewußt, daß die Systematik im Formenkreise der Trentepohliaceen noch weitgehend der Abklärung bedarf. Namentlich muß auf Grund von Reinkulturen die Variabilität in den Ausmaßen der Zellen, in der Entwicklung der Zellscheiben und in der Anlage der Sporangien, Gametangien usw. noch eingehend untersucht werden. Bis zur Stunde ist die Umgrenzung und Charakterisierung der Arten noch allzusehr dem persönlichen Ermessen des Autors anheimgestellt. Bei der Bestimmung der Trentepohliaceen in der

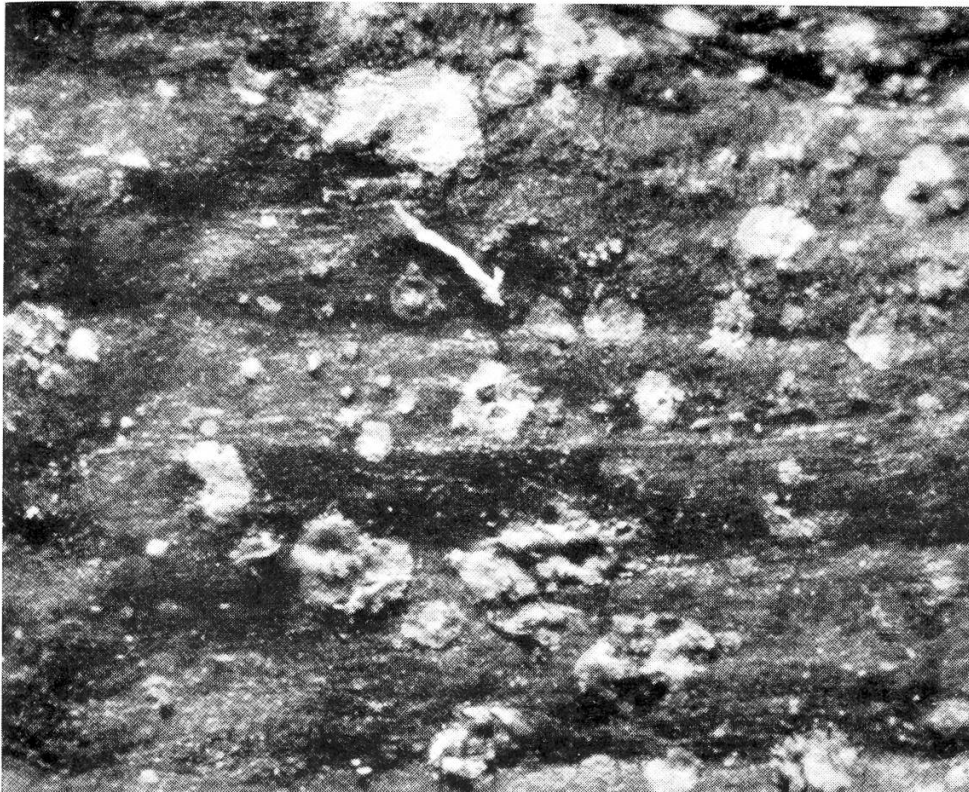


Abb. 3

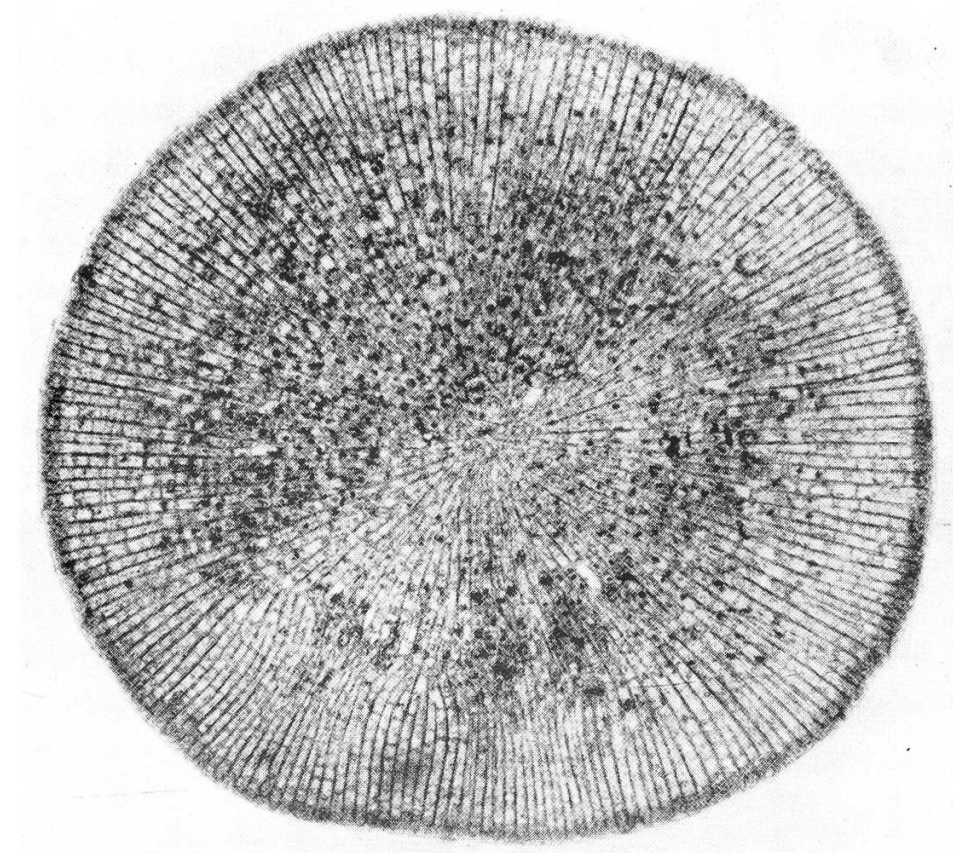


Abb. 4

Oben: Epiphytenvegetation auf *Angiopteris evecta* Hoffm.
Unten: Algenlager; *Phycopeltis expansa* Jennings.

vorliegenden Arbeit legten wir die Zusammenstellung von PRINTZ (1940) zugrunde, der in verdankenswerter Weise die weit verstreuten und vielfach schwer zugänglichen Artbeschreibungen und Abbildungen zusammengefaßt hat. Wir behalten uns aber eine eingehende Beschreibung und kritische Wertung der in der vorliegenden Arbeit erwähnten Materialien vor für den Zeitpunkt, da wir eine Übersicht besitzen werden über das gesamte Trentepohliaceen-Material, das wir während unserer Tropenreise sammelten und das wir zum großen Teil in der Kultur auf künstlichen Nährböden untersuchten.

Neben den gelben *Phycopeltis*-Lagern sind auf dem 190 Tage alten Blatt von *Alsophila glauca* punktförmige Lager von hellgrauer Farbe in großer Zahl sichtbar. Wie die Zellscheiben der Algen, kleben auch sie auf der Oberfläche der Blattepidermis und lassen sich mittels einer feinen Lanzette leicht abnehmen. Sie stellen junge Stadien von Flechtenlagern dar: kreisförmig ausgebreitete und nach allen Seiten reich verzweigte Myzelien eines Flechtenpilzes, in dessen Maschen kugelige Grünalgen vom *Cystococcus*-Typus mit großem, gut sichtbarem Pyrenoid enthalten sind. Bei den in der Entwicklung am weitesten fortgeschrittenen Lagern sendet der Flechtenpilz zäpfchen- oder fingerförmige Auswüchse aus, die sich senkrecht über die Blattoberfläche erheben und die der Gonidialalgen entbehren. In manchen Fällen werden an ihrem Scheitel oder unterhalb desselben kleine, längliche, einzellige, hyaline Sporen abgeschnürt, und es bieten sich uns ähnliche Bilder dar, wie wir sie von manchen koremienbildenden Pilzen (z. B. *Teichospora* u. a.) kennen. Wie die Koremien, dürfen wir die finger-, zäpfchen- oder stachelförmigen Auswüchse unserer Flechten wohl als Nebenfruchtformen des Flechtenpilzes betrachten. Zur Ausbildung der Hauptfruchtform gelangt er indes auf den Blättern unseres Farns nicht, und stünde uns nur das Material von *Alsophila glauca* zur Verfügung, so wäre es uns nicht möglich, diese Lager im System der Flechten einzureihen. Auf den Blättern mit wesentlich längerer Lebensdauer zahlreicher anderer, in die Untersuchung einbezogener Farne dagegen gelangt unsere Flechte zur Fruchtbildung.

So sind wir, wie weiter unter im einzelnen ausgeführt werden soll, in der Lage, unsere grauen, krustenförmigen Talli in die Familie der *Ectolechiaceen* zu stellen und sie als *Tricharia*

melanothrix Fée zu bestimmen. *Phycopeltis* und Flechtenlager müssen als Epiphyten bezeichnet werden, die nur lose an der Blattoberfläche kleben und keinerlei Fixations- oder gar Saugorgane ins Innere der Blattepidermis treiben. Ob indes die Kutikula durchbrochen werde und ob die einen oder anderen der erwähnten Epiphyten sich zwischen ihr und der Epidermis-Außenwand ausbreiten, muß an Hand von Mikrotomschnitten noch weiterhin ermittelt werden.

Nun gelangt aber auf dem ältesten Blatt unseres Baumfarns auch ein parasitischer Pilz zur Entwicklung. Sein Mycel wuchert im Blattgewebe, und an der Oberseite werden die Fruchtkörper angelegt, dunkle halbkugelige Gebilde, die die Epidermis durchbrechen und offenbar durch ein Loch am Scheitel sich öffnen. Dieser Pilzparasit dürfte in den Bereich der Sphaeriales zu stellen sein, kann aber mangels reifer Asci und Sporen vorläufig nicht bestimmt werden.

Betrachten wir nun die jüngeren Blätter unseres Baumfarns, so sehen wir, daß, wie dies zu erwarten war, die Epiphytenvegetation entsprechend der kürzeren Zeit, während der sie entfaltet waren, immer spärlicher wird. Das 163 Tage alte Blatt trägt neben zahlreichen *Phycopeltis*-Algen noch spärliche Lager der Flechte *Tricharia*, während der parasitische Pilz fehlt.

Das dritt-älteste, 134 Tage alte Blatt läßt neben wohl entwickelter *Phycopeltis* kleinste, erste Flechtenanfänge erkennen, während am 104 Tage alten Blatt auch diese fehlen. Die Algenlager sind noch wenigzellig und spärlich. An den noch jüngeren Blättern suchen wir Epiphyten umsonst. Dagegen zeigt sich die Blattoberfläche von zahlreichen gekeimten und ungekeimten Pilzsporen übersät.

Wenn wir im Nachfolgenden die Dichte der Epiphytenvegetation in Abhängigkeit vom Alter der Blätter unserer Versuchspflanzen vergleichen wollen, können wir dabei die Zahl der je cm^2 Blattoberfläche entwickelten Lager als Maßstab wählen. Dies wird uns vom Bewuchs junger Blätter mit spärlichem Befall, in dem noch die Großzahl der Algen und Flechten als isoliert stehende Herde deutlich erkennbar sind, ein einigermaßen getreues Bild vermitteln. Bei älteren Blättern dagegen ist wohl die Zahl der *Phycopeltis*-Lager noch einwandfrei zu ermitteln, die nahe beieinander stehenden, zahlreichen Lager

ein und derselben Flechtenart dagegen vereinigen und verflechten sich so innig, daß sie zusammen einen einheitlichen Thallus bilden, in dem im fortgeschrittenen Zustande nicht mehr ermittelt werden kann, aus wie vielen ursprünglich voneinander getrennten Bildungsherden sie sich zusammensetzen.

Wir ziehen es darum vor, in diesem Vergleich die Dichte der Epiphytenvegetation nach der von ihr bedeckten Fläche, bzw. das Verhältnis von Blattoberseite zu bedeckter Blattfläche zu ermitteln. Wir werden also feststellen, ob die Gesamtheit der Überpflanzen die Blattoberseite vollständig, d. h. im Verhältnis von $\frac{1}{1}$, oder zur Hälfte, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{100}$ oder zu einem noch geringeren Teil bedecken. Um unsere Darstellungen noch etwas zu vereinfachen, gliedern wir die Stärke des Befalls in 6 Stufen, denen folgende Einteilung zugrunde liegen soll:

Stufe 6:	Die Epiphyten bedecken	$\frac{1}{1}$ — $\frac{3}{4}$	der Blattoberseite
" 5:	" " "	$\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$	" "
" 4:	" " "	$\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$	" "
" 3:	" " "	$\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{10}$	" "
" 2:	" " "	$\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{100}$	" "
" 1:	" " "	weniger als $\frac{1}{100}$	" "

Als Beispiel für den Deckungsgrad $\frac{1}{3}$ (Stufe 4) ist der Epiphytenwuchs des 300 Tage alten Blattes von *Angiopteris evecta* Hoffm. in Tafel XVII, Abb. 3 (oben) veranschaulicht.

Im Interesse größtmöglicher Kürze und um Wiederholungen bestmöglich zu vermeiden, werden wir in unserer weiteren Darstellung die Epiphytenvegetation der meisten unserer Versuchspflanzen stichwortartig skizzieren und am Schlusse der Arbeit die allgemeinen Ergebnisse zusammenfassen.

2. *Dicksonia Blumei* Moore.

Aus dem ersten Teil der vorliegenden Arbeit ersahen wir, daß bei diesem Farn der Rhythmus der Belaubung und die Lebensdauer der Blätter von Individuum zu Individuum starken Schwankungen unterliegt. Während bei Pflanze Nr. 1 die Blätter höchstens 273, bei Nr. 2 sogar nur 231 Tage alt wurden, blieben sie bei Nr. 3 410 Tage am Baum. Es ist zu erwarten, daß dementsprechend auch die Epiphytenvegetation verschieden ist. Greifen wir zur Besprechung dieser letzteren zunächst die Pflanze Nr. 3 heraus. Ihr ältestes, auf 410 Tage berechnetes Blatt ist hinsichtlich der Dichte der Überpflanzen in die Stufe 2 zu

stellen. Seine Oberfläche ist zu etwa $\frac{1}{20}$ mit Flechten und Algen bedeckt. Die ersteren sind weitaus in der Überzahl. Je cm^2 Blattfläche zählen wir 300—350 kleine und kleinste Flechtenlager, die, soweit ihre Natur trotz des Fehlens von Fruchtkörpern deutlich genug zu erkennen ist, zu *Tricharia melanothrix* gestellt werden müssen. Weniger zahlreich ist diesen Flechten *Phycopeltis expansa* beigemischt. Und zwischen all diesen Lagern sind ungezählte Pilzsporen eingestreut, deren Keimycelien die Blattoberfläche in allen Richtungen überziehen. Zahlreich sind auch die kugeligen Fruchtkörper eines Ascomyceten-Pilzes über die Blattoberfläche verstreut. Er scheint uns in den Formenkreis der niederen Pyrenomyceten, wahrscheinlich zu den Perisporiaceen zu gehören, von denen aus dem tropischen und subtropischen Gebiete mehrere hundert Arten bekannt sind.

Wie bei *Alsophila glauca* zeigt sich eine fortschreitende Verringerung der Epiphytenvegetation bei den Blättern mit abnehmendem Alter. Das zu Versuchsbeginn, d. h. am 19. Februar etikettierte, bei der Ablesung also 205 Tage alte Blatt trug je cm^2 Blattoberfläche noch 100—150 Flechtenanfänge und weniger zahlreiche, kleinere *Phycopeltis*-Lager; die Fruchtkörper des freien Pilzes fehlten; Deckungsgrad $\frac{1}{100}$ (Stufe 1).

Am dritt-jüngsten, ca. 70 Tage alten Blatt waren bei 50-facher Lupenvergrößerung nur mit Mühe Flechtenanfänge zu erkennen.

Bei Pflanze Nr. 1 entsprechen die Dichte und Art der Überpflanzen des ältesten, 273 Tage alten Blattes ungefähr denjenigen der gleichalterigen Blätter von Nr. 3. Auf dem erst-etikettierten Blatt, das 191 Tage am Baum gestanden hatte, konnten wir außer gekeimten Pilzsporen keine Überpflanzen erkennen.

3. *Cyathea* sp. (Nr. 2).

Auf dem 196 Tage alten Blatt, dem ältesten, das am Stamm steht, sind beinahe ausschließlich Flechten zur Entwicklung gelangt. Sie bedecken etwa $\frac{1}{20}$ der Oberseite (Stufe 2), bilden wie bei den bereits besprochenen Farnen zahlreiche rundliche, einfache, graue Lager und führen *Cystococcus* algen als

Conidien. Die größten Thalli erreichen Durchmesser bis zu 2 mm. Manche von ihnen gelangen bis zur Fruchtbildung. Die flachen oder leicht gewölbten Apothecien entspringen im mittleren Teil des Lagers und entbehren eines Gehäuses. In ihnen stehen zwischen unverzweigten, verklebten Paraphysen zahlreiche Asci, die eine einzige 70*—80 μ lange und 26—32 μ breite, ovale, mauerförmige, vielzellige, hyaline Spore enthalten. Conidien fehlen sowohl im Hymenium als auch im Epithecium. Die Flechte gehört zu den Ectolechiaceen, also in eine Familie, deren Vertreter ausschließlich als Epiphyten auf Blättern von Farnen und Blütenpflanzen im Tropengebiet bekannt sind. Am nächsten kommt sie der von FÉE beschriebenen *Tricharia melanothrix*. Sie stimmt mit dieser im Bau des Tallus, der Apothecien, der Asci und in der Form, Struktur und Farbe der Sporen ziemlich vollkommen überein. Ein Unterschied besteht dagegen in der Größe dieser letzteren. Mit einer Länge von 70—80 μ und einer Breite von 26—32 μ sind die Sporen unserer Flechte wesentlich größer als diejenigen von *Tricharia melanothrix*, für deren Sporen eine Länge von nur 36—40 μ und eine Breite von 17—18 μ angegeben ist (VAINIO, 1921), Form, Beschaffenheit und Größe der Sporen des Flechtenpilzes sind im allgemeinen als weitgehend artspezifisch bekannt, und Größenunterschiede, wie sie zwischen *Tricharia melanothrix* und unserer Flechte bestehen, dürfen bei der Bestimmung einer Art kaum außer Acht gelassen werden.

Leider ist *Tricharia* in keinem schweizerischen Flechtenherbarium vertreten. Sie fehlt selbst in den reichen Genfer Sammlungen, die die Materialien des hervorragenden Kenners tropischer Flechten, Prof. J. MÜLLER AARGOVIENSIS enthalten und in die wir dank der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. B. P. G. HOCHREUTINER Einsicht nehmen konnten. Aus dem Ausland aber ist Vergleichsmaterial z. Z. nicht erhältlich, und so muß die endgültige Bestimmung auf einen spätern Zeitpunkt verschoben werden. Bis dahin werden wir auch eine Übersicht über unsere eigene umfangreiche Sammlung epiphyller Flechten aus dem malaiischen Archipel besitzen, und der Entscheid, ob auf unsern Farnblättern wirklich *Tricharia melanothrix* oder ev. eine neue Flechtenart vorliege, wird alsdann mit mehr Sicherheit zu entscheiden sein, als dies unter den heutigen Umständen möglich wäre. Wir haben uns entschlossen, in der vor-

liegenden Arbeit für unsere Flechte vorläufig die Bezeichnung *Tricharia melanothrix* einzusetzen, selbst auf die Gefahr hin, daß wir uns später genötigt sehen könnten, diese Benennung zu korrigieren.

Bisweilen ist der Flechtenpilz, der an seinen großen Sporen stets leicht zu erkennen ist, ohne die Vergesellschaftung mit Algen anzutreffen. Sein Mycel bildet auf der Blattoberfläche, namentlich in den schmalen Rinnen längs der Nerven, eine Scheibe reichverzweigten Mycels, auf dem der etwas gallertige kleine Fruchtkörper sitzt, und läßt sich ebenso leicht wie im lichenisierten Zustande vom Substrat abheben; er scheint in der Epidermis nicht verankert zu sein, und wir müssen in diesem Falle den Pilz wohl als Saprophyten betrachten. Sicherheit über das Abhängigkeitsverhältnis des Pilzes von der Trägerpflanze vermöchte uns indes nur das sehr eingehende Studium von Mikrotomschnitten zu verschaffen, was einer spätern Arbeit vorbehalten bleiben soll. Es ist nun interessant zu beobachten, daß unter den vielen Pilzsporen, die an der Blattoberfläche kleben und zum großen Teil auskeimen, keine der so charakteristischen und leicht kenntlichen Sporen unserer reichlich entwickelten Flechte zu finden sind.

Ebenso wenig liegen freie, d. h. vom Pilz nicht befallene *Cystococcus* algen vor. Wir müssen demnach wohl annehmen, daß die Besiedelung der Blätter zur Hauptsache durch Soredien oder Thallusbruchstücke der Flechte vor sich geht. Dies ist ja leicht möglich, denn mit den abfallenden Blättern vertrocknen auch die Flechten an ihrer Oberfläche, zerfallen in einen feinen Staub und können in diesem Zustande leicht vom Winde verweht und weithin getragen werden.

Auffallend ist das beinahe völlige Fehlen von *Phycopeltis*. Ohne die Intensität der Belichtung am Wuchsort unseres Farns gemessen zu haben, glauben wir, das Zurücktreten der Algen gegenüber den Flechten auf zu starke Belichtung zurückführen zu müssen.

Das Farnblatt stand zur Zeit der letzten Ablesung bereits teilweise abgedorrt am Stamm. Über das hier beschriebene Stadium hinaus gelangt die Epiphytenvegetation bei unserer Versuchspflanze nicht.

Leider unterließen wir es, Material der ältesten (bis 400 Tage alten) Blätter der Pflanze Nr. 1 zu fixieren. So ist es uns nicht

möglich, zu prüfen, bis zu welcher Stufe die Epiphytenvegetation bei *Cyathaea* sp. im günstigsten Falle fortschreiten kann.

4. *Angiopteris evecta* Hoffm.

Das älteste, am Wurzelstock stehende Blatt war während ungefähr 300 Tagen dem Befall durch Epiphyten ausgesetzt. Diese bedecken zu wohl $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{5}$ (Stufe 3—4) seine Oberseite und setzen sich zusammen aus viel *Phycopeltis expansa*, etwas weniger *Tricharia melanothrix* und zahlreichen algenfreien Pilzlagern, die in ihrer Mitte halbkugelige, dunkelbraune Fruchtkörper mit scheidelständiger, runder Öffnung tragen. Asci und Sporen konnten wir freilich nicht finden. Es scheint uns, die Fruchtkörper seien schon entleert. Nach dem Bau ihres Gehäuses dürfte der Pilz in den Formenkreis der Sphaeriales zu stellen sein.

Ein jüngeres, erst 177 Tage altes Blatt zeigt dieselbe Zusammensetzung seiner Epiphytenvegetation; nur sind Algen- und Flechtenlager kleiner und weniger zahlreich. Der freie, epiphyll Pilz des ältesten Blattes fehlt. Auf dem etwa 114 Tage alten Blatt sind wenigzellige Scheiben von *Phycopeltis expansa*, mit starker Lupe überdies kaum wahrnehmbare Flechtenanfänge festzustellen.

5. *Osmunda javanica* Bl.

Ältestes Blatt, ca. 630 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$ (Stufe 5); *Phycopeltis expansa*, große Lager mit einem Durchmesser von 2,5 mm, von Kugelgametangien dicht übersät, sodann ausgedehnte Krusten von teils fertiler, teils steriler *Tricharia melanothrix*, deren finger- oder stachelförmige, algenlose Auswüchse sich in großer Zahl über den Thallus erheben.

Eine Überraschung war für uns bei der Durchsicht des Materials die reiche Beimischung von Kieselalgen auf allen Fiedern unseres Farnblattes. *Melosira Roeseana* Rabh., in kurzen Fäden und Einzelzellen, ist darin besonders auffallend. Aber immer ist sie begleitet von *Navicula mutica* Kütz. var. *Cohnii* (Hilse) Grun. und var. *tropica* Hust., sowie von *Navicula contenta* f. *parallela* Pets. und f. *biceps* Arn. Es handelt sich dabei, wie uns Herr Kollege Dr. FR. HUSTEDT, Bremen, der unsere gesamten, in Ost-Indien ge-

sammelten Kieselalgen z. Z. in Bearbeitung hat, und dem wir die Bestimmung bzw. Revision der hier aufgeführten Diatomeen verdanken, mitteilt, „um typische Bewohner aerischer Standorte von fast durchwegs kosmopolitischer Verbreitung, nur *Nauclia mutica* var. *tropica* ist bisher nur vom indomalaischen Gebiet bekannt“. FR. HUSTEDT äußert sich in einer brieflichen Mitteilung vom 30. März 1943 weiter zu diesen Funden: „Während aber im allgemeinen nur Moose oder feuchte Felsen als Wohnsitze für diese Formen in Frage kommen, ist dieser Standort auf der Oberseite der Farnwedel doch recht eigentümlich. Es fragt sich, ob an anderen Lokalitäten nicht noch andere Arten diesem Biotop angehören.“

Wir werden Gelegenheit haben, auf diese Frage zurückzukommen bei der Behandlung der epiphyllen Vegetation namentlich einiger Coniferen, die ihre Blätter wesentlich länger am Sproß behalten als selbst diejenigen Arten unter unsern Farnen, die durch eine extrem lange Lebensdauer der Blätter charakterisiert sind.

Im weiteren kleben auf den Algen- und Flechtenkrusten zahlreiche beschaltete Rhizopoden aus den Formenkreisen von *Euglypha* und *Actinophris*.

Jüngeres, ca. 380 Tage altes Blatt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{3}$ (Stufe 4). Zusammensetzung wie auf dem vorigen Blatt, aber Kieselalgen und Rhizopodenschalen fehlen.

210 Tage altes Blatt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$ (Stufe 1). Wenig *Phycopeltis expansa* und kleine Flechtenlager, bei denen weder Fruchtkörper noch die für *Tricharia* so charakteristischen Auswüchse ausgebildet sind. Offenbar sind die Lager noch zu jung. An diesem jüngsten Blatt gemessen, geht die epiphylle Besiedelung unseres Farns verhältnismäßig langsam vor sich. Dank der außerordentlich langen Lebensdauer der Blätter gelangen aber die Epiphyten doch zu einer üppigen und reichhaltigen Entfaltung, mit der nur diejenige von „*Filix*“ verglichen werden kann.

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt ein zweites Individuum von *Osmunda javanica*. Der Deckungsgrad ist beim ältesten Blatt ca. $\frac{1}{2}$ (Stufe 4) und die Zusammensetzung der Epiphyten ist dieselbe wie beim ältesten Blatt von Nr. 1. Auch die entsprechend jüngeren Blätter zeigen im Vergleich zu Nr. 1 kaum merkliche Abweichungen.

6. *Dryopteris ferox* O. Ktze. (Nr. 1).

Ältestes, ca. 360 Tage altes Blatt; Deckungsgrad $\frac{1}{20}$ (Stufe 2); *Phycopeltis expansa* und *Tricharia melanothrix* bedecken ungefähr gleich große Flächen der Blattoberseite. Die Flechte gelangt reichlich zur Fruchtbildung.

197 Tage altes Blatt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{100}$ (Stufe 2). Gleiche Vegetation wie beim ältesten Blatt. Die Flechtenlager überwiegen an Zahl und Ausbreitung gegenüber *Phycopeltis*. Die ersteren gelangen nicht zur Fruchtbildung.

60 Tage altes Blatt: von Epiphyten ist nichts zu erkennen.

7. *Blechnum orientale* L.

Ältestes Blatt, ca. 400 Tage nach der Entfaltung; Deckungsgrad $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ (Stufe 2). *Tricharia melanothrix*, dicht stehende und eng zusammenschließende Lager mit reifen Apothecien; reichlich *Phycopeltis expansa*.

Jüngeres Blatt, 200 Tage nach der Entfaltung; Deckungsgrad $\frac{1}{20}$ (Stufe 2). *Tricharia melanothrix*, fruchtbildend, *Phycopeltis expansa*; Bewuchs etwas lockerer als beim ältesten Blatt.

96 Tage altes Blatt; Deckungsgrad $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$ (Stufe 1). Kleine, mit starker Lupe kaum sichtbare Lager von *Tricharia melanothrix*, steril, spärliche, wenigzellige Lager von *Phycopeltis expansa*.

Jüngstes Blatt, 12 Tage nach seiner Entfaltung; einige wenigzellige Thalli von *Phycopeltis expansa*.

8. *Dryopteris callosa* C. Chr. (Nr. 1).

Ältestes Blatt, 193 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{1}{10}$ (Stufe 2), je cm² 200—300 Lager von *Tricharia melanothrix*, fruchtend. Daneben ist eine Flechte reichlich vertreten, die im Gegensatz zu *Tricharia* nicht finger- oder zäpfchenförmige, sondern flächenhaft entwickelte, öhrchenförmige, gonidienlose Auswüchse trägt. Manchmal sind in ihrem Innern verzweigte Büschel feiner, hyaliner Hyphen zu erkennen, die an ihrem Scheitel Sporen abschnüren, ähnlich wie die Auswüchse von *Tricharia*. Ob es sich dabei um eine Nebenfruchtform unseres Flechtenpilzes handelt, kann noch nicht sicher beurteilt

werden. Apothecien wurden nicht beobachtet. Es läßt sich darum vorläufig nicht entscheiden, ob diese „Öhrchenflechte“ mit *Tricharia*, mit der sie vielfach vergesellschaftet vorkommt, verwandt ist oder nicht.

Jüngerer, 181 Tage altes Blatt; Deckungsgrad $\frac{1}{50}$ (Stufe 1), ca. 10—20 kleine Lager je cm^2 . *Tricharia melanothrix* und *Phycopeltis expansa*, manche Thalli im ersten Stadium der Lichenisation. Auf dem jüngsten, 53 Tage alten Blatt sind außer zahlreichen gekeimten Pilzsporen nur wenige kleine Zellscheiben von *Phycopeltis* zu erkennen.

9. *Diplazium pallidum* Moore.

Das älteste am Wurzelstock stehende Blatt war zur Zeit der Einsammlung des Materials völlig dürr; die Fiedern waren geschrumpft und vertrocknet und von ihrer Überpflanzenvegetation war wenig mehr zu sehen. Das zweitälteste, ca. 334 Tage alte Blatt dagegen zeigt einen Deckungsgrad von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ (Stufe 2) und ist überzogen von *Phycopeltis*, deren zahlreiche Lager Durchmesser bis zu 2 mm erreichen und die gestielte Hakensporangien tragen. Auch *Tricharia melanothrix* fruchtet reichlich.

177 Tage altes Blatt; Deckungsgrad $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{50}$ (Stufe 2). Je cm^2 Blattfläche zählen wir ca. 50 kleine, sterile Lager von *Tricharia melanothrix* und spärlicher *Phycopeltis expansa*.

57 Tage altes Blatt: Bei 50facher Lupenvergrößerung ist keine Vegetation wahrzunehmen.

10. *Dryopteris megaphylla* C. Chr. (Nr. 1).

Ältestes Blatt, ca. 440 Tage alt: Deckungsgrad ca. $\frac{1}{3}$ (Stufe 4). Reichlich *Phycopeltis*, *Tricharia* und *Melosira Roeseana* Rabh. sowie sämtliche, bei *Osmunda javanica* genannten Kieselalgenbegleiter. *Tolypothrix Rechargingeri* (Wille) Geitler ist in wenigen Fäden vertreten.

198 Tage altes Blatt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{20}$ (Stufe 2), je cm^2 ca. 50 Lager von *Phycopeltis expansa* und *Tricharia*, diese steril.

54 Tage altes Blatt: *Phycopeltis expansa* in einigen wenigzelligen Lagern. Individuum Nr. 2: Ältestes Blatt, 228 Tage

alt; Deckungsgrad $\frac{1}{50}$ (Stufe 2), je cm^2 ca. 10 *Phycopeltis*-lager. *Tricharia* sehr spärlich. Entsprechend der im Vergleich zu Individuum Nr. 1 überaus raschen Lauberneuerung ist auch die Epiphytenvegetation spärlich. Beide Erscheinungen dürften auf die etwas stärkere Beschattung, der unsere Versuchspflanze durch benachbarte buschige Farne ausgesetzt ist, zurückzuführen sein. Das zweit-älteste, 195 Tage alte Blatt der Pflanze Nr. 2 zeigt eine etwas weniger dichte Vegetation als das ungefähr gleich alte Blatt von Nr. 1.

11. *Histiopteris incisa* I. Sm.

Ältestes Blatt, ca. 191 Tage alt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{100}$ (Stufe 2). *Phycopeltis expansa*, im mittleren Lagerteil mit auffallend vielen Kugelgametangien, *Tricharia melanothrix*, steril, und algenfreie fruchtende Lager des *Trichariapilzes*.

Auf dem 150 Tage alten Blatt treten dieselben Arten, nur lockerer über die Blattfläche verteilt, in Erscheinung. Auf einem 76 Tage alten Blatt können keine Überpflanzen nachgewiesen werden.

12. *Coniogramme fraxinea* Diels.

Ältestes Blatt, ca. 191 Tage alt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{20}$ (Stufe 2). Reichlich *Phycopeltis expansa*, *Tricharia melanothrix*, steril, und *Melosira Roeseana* Rabh. nebst anderen Kieselalgen. Für eine Pflanze, die ihr Laub in der Zeit von einem halben Jahr völlig erneuert, ist diese Epiphytenvegetation überraschend reichlich entwickelt. Auf dem dritt-jüngsten, 116 Tage alten Blatt liegt *Phycopeltis* in Zellscheiben bis zu 200μ vor, während Flechten noch fehlen. Auf dem zweit-jüngsten, 75 Tage alten Blatt fehlt noch jede Spur von Algen und Flechten.

13. *Nephrolepis cordifolia* PR.

Ältestes Blatt, ca. 213 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ (Stufe 2); je cm^2 ca. 130 kleinste Lager von *Tricharia melanothrix* (steril, aber trotzdem leicht kenntlich an den fingerförmigen Auswüchsen) und von *Phycopeltis expansa*; zahlreiche ausgekeimte Pilzsporen verschiedenster Art.

Jüngeres Blatt, 150 Tage alt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{50}$ (Stufe 2), je cm^2 5—10 Lager von *Phycopeltis*. Flechten sind mit 50facher Vergrößerung noch nicht sichtbar.

14. *Polystichum biaristatum* Moore.

Zweit-ältestes Blatt, ca. 285 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{1}{5}$ (Stufe 3). Reichlich *Phycopeltis expansa* mit sehr zahlreichen, über die ganze Zellscheibe verteilten Hakensporangien, überdies reichlich *Tricharia melanothrix*, steril.

Das nächst-jüngere, ca. 180 Tage alte Blatt zeigt einen Deckungsgrad von ca. $\frac{1}{100}$ (Stufe 1). Ähnliche Zusammensetzung wie beim vorigen Blatt, nur kleinere und lockerer stehende Lager.

15. *Woodwardia radicans* Sm.

Ältestes Blatt, ca. 380 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{1}{10}$ (Stufe 3). Reichlich *Phycopeltis expansa* und *Tricharia melanothrix*, ca. 200 Lager je cm^2 . 190 Tage altes Blatt: Deckungsgrad ca. $\frac{1}{100}$; ähnliche Zusammensetzung wie beim vorigen Blatt, nur kleinere und lockerer stehende Lager. 16 Tage altes Blatt: Keine Vegetation sichtbar.

16. *Pteris excelsa* Gaud.

Ältestes Blatt des Individuums Nr. 1, ca. 229 Tage alt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{100}$ (Stufe 1). Wenig *Phycopeltis expansa*, dagegen etwas reichlicher *Tricharia* in kleinen, sterilen Lagern.

Ältestes Blatt der Pflanze Nr. 2, ca. 310 Tage alt; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{3}$ (Stufe 4), auf andern Fiedern ca. $\frac{1}{10}$ (Stufe 3). Die Verteilung der epiphyllen Lager ist sehr ungleichmäßig. An manchen Stellen stehen die Zellscheiben von *Phycopeltis expansa* wie auch die grauen Krusten der *Tricharia*-flechte so dicht, daß je cm^2 Blattfläche bis zu 200 Einzellager gezählt werden, an anderen Stellen desselben Fiederblättchens dagegen nur etwa 50 oder noch weniger. Dies dürfte auf die Krümmung der Fiedern und infolgedessen auf den verschiedenen Lichtgenuß einzelner Teile derselben zurückzuführen sein. Flechten-

freie Lager des *Trichariapilzes*, an seinem gehäuselosen Apothecium, seinen einsporigen Asci und den großen, farblosen, mauerförmigen Sporen leicht kenntlich, sind in den kleinen Rinnen der Blattspreite längs der Nerven ziemlich reichlich vertreten.

17. *Oleandra neriiformis* Cav.

Ältestes Blatt, ca. 290 Tage nach der Entfaltung; Deckungsgrad $\frac{1}{20}$ (Stufe 2); reichlich *Phycopeltis expansa*, Lager bis zu 2 mm im Durchmesser. Wenig Flechtenanfänge. Gemessen an dem verhältnismäßig hohen Alter des Blattes ist die Epiphytenvegetation überraschend arm.

Jüngeres Blatt, 200 Tage alt; Deckungsgrad $\frac{1}{200}$ (Stufe 1), wenigzellige *Phycopeltis*, Flechtenanfänge kaum sichtbar. Die Pflanze wächst im Schatten buschiger und langblättriger Farne. Die Armut, namentlich an Flechten, ist wohl auf den verminderten Lichtgenuß der Versuchspflanze zurückzuführen.

18. *Filix* sp.

Nach unsern Beobachtungen und durch Extrapolation wurde das Alter des ältesten Blattes auf 1164 Tage, also gute drei Jahre berechnet. Damit behält unsere Versuchspflanze unter allen in Betracht gezogenen Farnen seine Blätter weitaus am längsten am Wurzelstock. Dies wird auch beim ersten Anblick aus der Epiphytenvegetation offenbar. Gut die Hälfte, an manchen Fiedern sogar $\frac{3}{4}$ (Stufe 5) ihrer Oberseite sind von Lebermoosen, Laubmoosen, Flechten und Algen bedeckt. Bei den Moosen handelt es sich um verzweigte, kriechende Sprosse von wenigen cm Länge; Geschlechtsorgane und Sporophyten fehlen. Die zusammenhängenden Lager der Flechte *Tricharia melanothrix*, deren dicht stehende, fingerförmigen Auswüchse sich über den Thallus erheben, gelangen nur spärlich zur Fruchtbildung. Auf den Blattnerven wuchern fächerförmige Zellscheiben von *Phycopeltis amboinensis* (Karsten) Printz, deren Luftfäden stark verpilzt sind. Über das ganze Blatt gleichmäßig verteilt finden wir reichlich Einzelzellen und kurze Fäden der Kieselalgen *Melosira Roeseana*, *Navicula mutica* var. *Cohnii* und var. *tropica*, sowie *Navicula contenta* f. *parallela* und f. *biceps*; da und dort

auch Büschel der Blaualge *Tolypothrix Reehingeri*, zwischen deren Fäden zahlreiche kugelige Lager von *Nostoc sphaericum* wuchern. Ihre Gallerthülle ist, entsprechend der gemäßigten Lichtintensität im Farngarten, farblos und ungeschichtet. *Phycopeltis expansa* ist auf diejenigen Stellen zurückgedrängt, wo die Flechtenbestände am lockersten sind.

Ein nur ca. 500 Tage altes Blatt zeigt einen Deckungsgrad von $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ (Stufe 4) und trägt je cm² Blattfläche im Mittel etwa 200 kleine und kleinste Flechtenlager. Zwischen ihnen ist viel *Phycopeltis expansa* eingestreut und bei der mikroskopischen Durchsicht tritt auch *Melosira Roeseana* in Erscheinung.

Das erst-etikettierte Blatt, das 193 Tage dem Befall ausgesetzt war, erreicht einen Deckungsgrad von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ (Stufe 2). *Tricharia melanothrix* und *Phycopeltis expansa* sind in ungefähr gleicher Dichte vertreten.

Diskussion der Versuchsergebnisse über die Epiphytenvegetation.

Aus den Darlegungen des vorangehenden Kapitels geht hervor: 1. daß auf den Blättern aller untersuchten Farne Epiphyten zur Entwicklung gelangen, 2. daß diese schon das ganz junge Blatt kurz nach seiner Entfaltung besiedeln und 3. daß die Vegetation der Überpflanzen umso umfangreicher und vielgestaltiger wird, je länger ein Blatt am Sproß steht.

Dies alles ist keineswegs selbstverständlich. Als Standort für epiphyll Algen und Flechten werden fast immer „lederige Blätter von Tropenpflanzen“ angegeben, während es doch auch im Tropengebiet und gerade unter unsern Versuchspflanzen Arten gibt, deren Blätter nicht „lederig“ genannt werden können. Auch lassen sich am Ort unserer Untersuchungen, in Tjibodas und im botanischen Garten zu Buitenzorg, Pflanzen auffinden, deren Blätter nie oder doch nur sehr spärlich Epiphyten tragen, trotzdem jene durch ihre lange Lebensdauer und die ökologischen Verhältnisse, denen sie ausgesetzt sind, dazu durchaus imstande wären. Eine diesbezügliche Verschiedenheit, d. h. ein spezifisches Verhalten der Tropenpflanzen ist zum mindesten sehr wahrscheinlich.

Daß sich die Epiphytenvegetation vom Zeitpunkt der Entfaltung der Blätter an einstellt, und daß sie in der Folgezeit immer üppiger und vielgestaltiger wird, konnte zum voraus nicht mit Sicherheit erwartet werden. Ziehen wir zum Vergleich den Befall höherer Pflanzen durch parasitische Pilze heran, so wissen wir, daß ein Blatt in verschiedenen Altersstufen verschieden anfällig sein kann und daß überdies einem bereits befallenen Blatt noch verschiedene Wege offen stehen, sich des Parasiten zu entledigen, d. h. den Krankheitsherd einzudämmen und zu eliminieren (z. B. *Clasterosporium* auf den Blättern verschiedener Prunoideen).

Derartige Erscheinungen treten bei unsern Farnen nicht zutage. Ihre Blätter scheinen gegenüber dem Befall passiv zu sein und zu bleiben, trotzdem sie in ihren Lebensäußerungen, namentlich in ihrer Assimilationstätigkeit, durch die Epiphyten, die in einem fortgeschrittenen Stadium große Flächen der Blattoberseite mit einer geschlossenen Decke überziehen können, sehr stark gehemmt sind, und darum ersticken können.

Diese Trägheit der Trägerpflanzen gegenüber den Epiphyten dürfte in der lockeren gegenseitigen Verbindung begründet liegen. Zum mindesten in der Mehrzahl der Fälle sind ja die Protoplasten der beiden Pflanzen nicht nur durch ihre Zellwände, sondern dazu noch durch die Kutikula der Blattepidermis getrennt, und dadurch dürfte eine Beeinflussung der Epiphyten durch die Trägerpflanze wesentlich erschwert sein. Daß aber eine solche Beeinflussung nicht ausgeschlossen zu sein braucht, mag aus der bereits erwähnten Beobachtung hervorgehen, daß manche Tropenpflanzen trotz einer langen Lebensdauer ihrer Blätter nie oder höchstens spärlich von Epiphyten befallen sind.

Im Falle unserer Farne dient das Blatt den Überpflanzen lediglich als Anheftungsstelle, als Substrat, freilich mit allen Vorteilen, die ihnen die Blattoberfläche zu bieten vermag. Diese bestehen in erster Linie in der erhöhten Feuchtigkeit der blatt-nächsten Luftschicht, gegeben durch die Transpiration des Blattes, ferner in der Ausscheidung mineralischer und organischer Stoffe durch die Epidermis hindurch und schließlich in den Stoffen, die beim Zerfall der verschiedenartigen angewehten Keime frei werden, und die den Epiphyten zugute kommen.

Aus dem vorangehenden Kapitel geht im weiteren deutlich hervor, daß die Zusammensetzung der Epiphytenvegetation

keineswegs eine zufällige ist. Unter der ungeheuren Zahl der aus der nächsten Umgebung des Farngartens von Tjibodas angewehrten Keime niederer Pflanzen, insbesondere der Pilze, Flechten und Algen, sind es nur außerordentlich wenige Arten, die zur Entwicklung gelangen.

Die ersten, nach der Blattentfaltung festgestellten Organismen sind Pilzsporen verschiedener Art, die mit ihren Keimfäden das Blatt überziehen; schon auf dem erst 12 Tage alten Blatt von *Blechnum orientale* konnten sie nachgewiesen werden. Ihnen folgen die Lager der Grünalge *Phycopeltis expansa*, deren erste Anfänge ebenfalls schon 12, bzw. 16 Tage (bei *Woodwardia radicans*) nach dem Aufrollen der Fiedern in Erscheinung traten, und die bei keinem der untersuchten Farne fehlten.

Während die Pilzsporen in der Mehrzahl der Fälle nicht über ein erstes Stadium hinaus gelangen und eingehen, sobald die in den Sporen enthaltenen Reservestoffe erschöpft sind, entfaltet *Phycopeltis* ihre runden Zellscheiben, die bis 2,5 mm im Durchmesser erreichen und dann von bloßem Auge erkennbar sind. Gleichzeitig mit diesen Lagern oder kurz nach ihnen treten diejenigen der Flechte *Tricharia melanothrix* in Erscheinung. Sie vergrößert ihren Thallus langsamer als *Phycopeltis*, weshalb sie erst später als diese wahrgenommen werden kann und auch im gleichalterigen Zustande weniger umfangreiche Flächen der Blattoberseite bedeckt. Dagegen tritt sie meist in sehr großer Zahl auf, sodaß ein Blatt, unter der starken Lupe betrachtet, gesprenkelt aussehen und je cm² Blattfläche über 300 solcher Lager enthalten kann, während zwischen ihnen nur verhältnismäßig wenige *Phycopeltis*-lager eingestreut sind.

Auf allen Blättern unserer Farne, bis zum Alter von etwa einem halben Jahre, sind *Phycopeltis expansa* und *Tricharia melanothrix* die einzigen, mit etwa 50facher Lupenvergrößerung erkennbaren Vertreter der Epiphytenvegetation. Dann gesellt sich zu ihnen eine weitere Flechte, deren systematische Stellung mangels Fruchtkörpern nicht ermittelt werden konnte und die auf Grund charakteristischer, öhrchenförmiger Auswüchse, vorläufig als „Öhrchenflechte“ aufgeführt werden soll. Wir fanden sie auf dem zweit-ältesten (163 Tage

alten) und dem ältesten (190 Tage alten) Blatt von *Alsophila glauca*, sowie auf dem 193 Tage alten Blatt von *Dryopteris callosa*.

Pilzlager, teils parasitisch, teils saprophytisch (epiphytisch) beobachteten wir auf den 191—196 Tage alten Blättern von *Coniogramme fraxinea*, *Histiopteris incisa* und *Cyathea* sp., sodann auf den 300—410 Tage alten Blättern von *Angiopteris evecta*, *Pteris excelsa* und *Dicksonia Blumei*. Bei diesen letzteren liegt derselbe Pilz in algenfreiem Zustande vor, der zusammen mit *Cystococcus*-algen die Flechte *Tricharia melanothrix* aufbaut. Da eine Verankerung seiner Hyphen im Blattgewebe bisher nicht nachgewiesen werden konnte und daher vorläufig nichts für eine parasitische Lebensweise dieses Pilzes spricht, kann nur angenommen werden, daß die vom Blatt ausgeschiedenen und die beim Zerfall von angewehten Keimen frei werdenden Stoffe seiner Ernährung genügen.

Eine auffallende Bereicherung an Epiphyten zeigen die Blätter, die über ein Jahr alt sind. Es gibt indes unter den in den Versuch einbezogenen Farnen ihrer nicht viele. Nur vier Farnarten, nämlich *Dicksonia Blumei*, *Dryopteris megaphylla*, *Osmunda javanica* und eine leider nicht bestimmbare Art, „*Filix*“, tragen ihre Blätter länger als 400 Tage, die letztgenannte Versuchspflanze bis zu maximal 1164 Tagen, welcher Wert durch Extrapolation ermittelt wurde.

Beim 440 Tage alten Blatt von *Dryopteris megaphylla* gesellen sich zu *Phycopeltis* und *Tricharia* Kieselalgen, unter denen *Melosira Roeseana* Rabh. durch die große Zahl ihrer Zellfäden besonders auffällt, sodann eine Blaualge, *Tolypothrix Reehingeri*, die namentlich zu beiden Seiten der Fiederrippen reich verzweigte Büschel ausbildet. Bei „*Filix*“, 500 Tage alt, sowie bei *Osmunda javanica*, 630 Tage alt, liegen *Melosira* und ihre Kieselalgenbegleiter vor, während *Tolypothrix Reehingeri* fehlt. Auffallend reich und im Vergleich zu den jüngeren Blättern vielgestaltig ist die Vegetation des 1164 Tage alten Blattes von „*Filix*“, dem ältesten überhaupt beobachteten Farnblatt, bei dem alle bisher genannten Grünalgen, Kieselalgen, Blaualgen und Flechten vertreten sind, darüber hinaus aber noch eine weitere Alge aus dem Formenkreis der Trentepohliaceen, *Phycopeltis*

amboinensis, sodann sterile Sprosse je eines Laub- und eines Lebermooses.

Wir haben in Tabelle 4 diese Verhältnisse übersichtlich dargestellt, indem wir die Epiphytenvegetation ordneten, nicht nach der Art der Versuchspflanzen, sondern nach dem Alter der Blätter. Es kommt darin die Zunahme der Überpflanzenvegetation sowohl nach ihrer Zusammensetzung als auch nach dem Deckungsgrad auf der Blattoberseite besonders deutlich zum Ausdruck.

Bis zum Alter von 150 Tagen können die Blätter aller Farnpflanzen in die Stufe 1 des Deckungsgrades (d. h.: $\frac{1}{100}$ oder weniger der Blattoberfläche ist von Epiphyten bedeckt) eingereiht werden.

Dann gelangen wir in eine Altersstufe der Blätter, in denen der Bewuchs zwischen Stufe 1 und Stufe 2 wechselt, wo also etwas mehr oder etwas weniger als $\frac{1}{100}$ der Blattoberfläche von Epiphyten überwuchert ist, während die 191—198 Tage alten Blätter ohne Ausnahme in Stufe 2 eingeordnet werden konnten.

Geringere Regelmäßigkeit zeigen die Blätter, die 200 bis 290 Tage am Sproß standen. 5 davon fallen trotz ihres verhältnismäßig hohen Alters in Stufe 1 zurück, während eines unter ihnen, *Polystichum biaristatum* (285 Tage alt) in die Stufe 3 gelangte.

Dagegen verlassen wir mit dem Blattalter von 300 Tagen an die erste Stufe endgültig, von 440 Tagen an auch die zweite und dritte, und die beiden ältesten Blätter zeigen einen Deckungsgrad von $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$ und haben damit die Stufe 5 erreicht.

Vollständig war kein Farnblatt von einer geschlossenen Epiphytenvegetation überzogen. Wenn wir dennoch diese 6. Stufe in unsere Stufenleiter aufnahmen, so taten wir es im Hinblick auf die weiteren Untersuchungen, die andere Versuchspflanzen, Gymnospermen und Angiospermen umfassen und deren Ergebnisse in einer späteren Arbeit dargestellt werden sollen. Dort werden wir Pflanzen antreffen, deren älteste Blätter von Epiphyten vollkommen bedeckt sind. Indem wir die Stufe 6 auch in der vorliegenden Bearbeitung in die Klassierung einbezogen, wird es uns möglich sein, in den späteren Mitteilungen dasselbe Schema beizubehalten.

Würden sich unsere verschiedenen Farnpflanzen hinsichtlich ihrer Epiphytenvegetation spezifisch verhalten, d. h. würden sie

eine verschiedene selektive Wirkung auf die angewehten Keime ausüben, so müßte dies in der Tabelle Nr. 4 zum Ausdruck kommen. Dann wären Zusammensetzung und Dichte der Epiphyten (einheitliche Umweltbedingungen wie in unserm Versuch vorausgesetzt), nicht nur vom Blattalter abhängig. Dann müßte sich dies in der Tabelle darin ausdrücken, daß einzelne, dem Befall besonders günstige Arten einen ihrem Alter voraneilenden, höheren Deckungsgrad zeigen würden als andere Arten, die dem Epiphytenbefall weniger günstig sind.

Eine solche Erscheinung könnte in unserer Tabelle höchstens herausgelesen werden bei der Gruppe der Blätter von 200 bis 290 Tagen, wo die Stufe 1 bei so alten Blättern auffallen muß. Hier könnte sich also eine geringe hemmende Wirkung der Trägerpflanze angedeutet finden. Doch kann diese undeutliche Erscheinung wohl mit mehr Berechtigung darauf zurückgeführt werden, daß die betreffenden Blätter unter etwas weniger günstigen Bedingungen standen als die übrigen (Schattenwirkung, Windwirkung, Feuchtigkeit usw.). Trotzdem diese Verhältnisse durch den ganzen, eng begrenzten und ziemlich gleichmäßig offenen Bestand der Versuchspflanzen im Farngarten weitgehend einheitlich waren, so sind sie doch nicht an allen Stellen genau gleich, und gewisse Unterschiede im Epiphytenbefall können deshalb wohl auf solche kleine Verschiedenheiten zurückgeführt werden.

Die Üppigkeit und die Zusammensetzung der Epiphytenvegetation einer Farnart hängt also in erster Linie davon ab, wie lange ihre Blätter am Sproß stehen bleiben. Bei *Alsophila glauca* werden wir umsonst nach vollentwickelten, fruchtenden Flechten suchen; immer, auch unter den der Epiphytenvegetation günstigen Lebensbedingungen werden ihre Blätter auch von Laub- und Lebermoosen frei sein. Daß dem wirklich so ist, bestätigte sich uns auf zahlreichen Exkursionen im Gebiet des Punktjak-Passes und des Salakgebietes in West-Java, aber auch in Ost-Java, im Bergland um Malang, wo sich auch die ältesten Blätter dieses Baumfarns immer an Epiphyten arm zeigten. Besonders deutlich aber trat diese Erscheinung zutage im Osten des Archipels, auf der Insel Alor, wo infolge einer stark ausgeprägten Trockenzeit die Entwicklungsbedingungen für Epiphyten weniger günstig sind.

Umgekehrt werden wir, günstige klimatische Verhältnisse

für die Überpflanzen vorausgesetzt, auf der Suche nach blattbewohnenden Algen und Flechten nie eine Enttäuschung erleben beim Einsammeln der älteren Blätter von *Dryopteris megaphylla*, *Osmunda javanica* oder gar unserer als „Felix“ bezeichneten Farnart.

Die wichtige Frage nach der Spezifität der Wirtswahl der pflanzlichen Parasiten (Bakterien, Pilze, Algen und Blütenpflanzen) stellt sich auch für die Epiphyten. Wer mit offenen Augen durch den Buitenzorger botanischen Garten geht oder auf Exkursionen im Tropengebiet sein Augenmerk auf diese Frage gerichtet hat, kann nicht übersehen, daß die Blätter mancher Bäume, Sträucher und Stauden immer von Epiphyten frei, während andere davon stets mehr oder weniger bedeckt, im extremen Fall sogar von ihnen vollständig überzogen sind.

Will man die Frage nach der Spezifität der Epiphytenvegetation einer bestimmten Trägerpflanze abklären, so muß in erster Linie ermittelt werden, ob sie ihre Blätter lang genug an den Zweigen oder am Sproß behalte, um Überpflanzen Gelegenheit zu geben, sich auf ihnen anzusiedeln. Wir werden in einer späteren Arbeit sehen, daß diese Voraussetzung für viele Tropenpflanzen nicht zutrifft, indem sie ihr Laubwerk in einem so raschen Rhythmus austreiben und wieder abwerfen, daß infolge dieser kurzen Vegetationsperiode Algen und Flechten nicht über ihre allerersten Entwicklungsstadien hinaus zu gelangen vermögen.

Die Frage nach der Abhängigkeit der Epiphytenvegetation von der Lebensdauer der Blätter wird auch in Berücksichtigung gezogen werden müssen bei der Behandlung der Frage, warum in den gemäßigten Klimaten, wie z. B. in Mitteleuropa, die Vegetation der epiphyllen Algen und Flechten beinahe vollkommen fehlt.

In der großen Mehrzahl der Fälle finden wir die Epiphyten nur auf der Oberseite der Farnblätter. Die Blattunterseite ist davon frei. Diese Tatsache könnte den Anschein erwecken, daß die Besiedelung durch Algen und Flechten von der besonderen Beschaffenheit der Blattoberfläche abhängig sei, ähnlich wie bei manchen parasitischen Pilzen, die ihr Luftmycel vorwiegend auf der Blattoberseite (Erysiphaceen) andere vorwiegend auf der Blattunterseite (Peronosporaceen) zur Entwicklung bringen.

Diese Ansicht wäre aber gewiß unrichtig. Entfaltet sich ein Farnblatt in einer Zwangsstellung, so daß (z. B. infolge spezieller Raumverhältnisse in seiner Umgebung, oder künstlich gedreht) seine Blattunterseite dauernd nach oben gerichtet ist, so bedeckt sich diese mit denselben Überpflanzen, die auf den normal gestellten Blättern auf der eigentlichen Blattoberseite zur Entwicklung gelangen. Ein Einfluß der verschiedenen Beschaffenheit des Substrats, wie sie zwischen Blattober- und Blattunterseite vorhanden ist, tritt hinsichtlich Reichhaltigkeit und Zusammensetzung der Epiphytenvegetation also keineswegs in Erscheinung.

Die Vegetation der Überpflanzen ist in allererster Linie auf den größeren Lichtgenuß, unter dem die nach oben gerichtete Blattfläche steht, zurückzuführen, wie wir an umfangreichen Versuchen, die wir in Tjibodas und in Buitenzorg durchführten und über die später im Einzelnen berichtet werden soll, einwandfrei nachweisen konnten. Auch hierin zeigt sich erneut die nur geringe Abhängigkeit der Epiphyten von ihren Trägerpflanzen.

Von den im Farngarten untersuchten Arten haben wir eine größere Anzahl auch an ihren spontanen Wuchsstellen im Innern und am Rande des Urwaldes, also in der natürlichen Vergesellschaftung mit anderen Pflanzen auf ihren Epiphytenwuchs hin geprüft und an beiden Orten sehr weitgehend dieselben Überpflanzen und, je nach dem Alter der Blätter, auch dieselbe Dichte des Überzuges beobachtet. Ein wesentlicher Unterschied in der Überpflanzenvegetation trat also zwischen dem natürlich gewachsenen (Urwald) und dem künstlich geschaffenen Bestände (Farngarten) trotz der nicht unwesentlichen mikroklimatischen Verschiedenheiten nicht in Erscheinung.

Diese Tatsache verdient deshalb hervorgehoben zu werden, weil M. TREUB (1908), der bedeutende Tropenbotaniker und ehemalige Direktor des Gartens zu Buitenzorg, auf einen unsern Beobachtungen scheinbar widersprechenden Sachverhalt hinwies. Er verglich einen etwa 40jährigen, in der Nähe der Stadt Bandoeng, 1200 m ü. M., künstlich angelegten reinen Bestand des in West-Java einheimischen Baumes *Schima Noronhae* Rw. mit dem in unmittelbarer Nähe gelegenen Urwald. Dabei fiel ihm auf, daß im Gegensatz zu diesem im *Schima Noronhae*-Wald die Epiphyten beinahe vollkommen fehlten, während

diese im Urwald in der bekannten Üppigkeit wucherten. Dieselbe Baumart, die im künstlichen Bestand von Überpflanzen beinahe frei war, trug also an ihrem natürlichen Standort im Urwald einen reichen Epiphytenflor.

TREUB führte diese Verschiedenheit zurück auf die im künstlichen Bestände gestörte Lebensgemeinschaft und schloß daraus auf die Notwendigkeit des natürlichen Ineinandergreifens der verschiedenartigen und vielgestaltigen Organismengruppen, die im Urwald in einer biologischen Einheit zusammenwirken.

Bei unsern Farnpflanzen ist die epiphyllle Vegetation von der Gesamtbiocoenose weit weniger abhängig als diejenige der übrigen Epiphyten, vorausgesetzt, daß die für ihre Entwicklung notwendigen Lebensbedingungen, insbesondere dauernd hohe Luftfeuchtigkeit und genügend Licht am Standort verwirklicht sind.

Aus TREUB's Darstellung geht nicht hervor, ob auch die Blätter der gepflanzten (bis 37 m hohen) Bäume epiphytenfrei waren. Daß ein so zuverlässiger Beobachter wie TREUB dies nicht besonders erwähnt, läßt darauf schließen, daß Algen und Flechten auf den Blättern tatsächlich fehlten. Wenn dem wirklich so war, so müssen wir hierfür die Erklärung in der Richtung suchen, daß die Blätter des Baumes *Schima Noronhae* nicht lange genug an den Zweigen standen, um einer Epiphytenvegetation als Substrat dienen zu können. Aus der uns heute zugänglichen Literatur läßt sich aber hierüber kein Hinweis finden. Sicher ist, daß unter den Epiphyten der regenreichen Tropenwälder die epiphyllle Vegetation weniger vom biologischen Zusammenwirken der gesamten Urwaldvegetation abhängig ist als z. B. diejenige der Orchideen, Gesneriaceen, Piperaceen, der epiphytischen Farne und Moose, die hinsichtlich der Beschaffenheit des Substrats weit anspruchsvoller sind als die epiphyllen Algen und Flechten. Jene bedürfen zum mindesten einer gewissen Rauigkeit der Unterlage, also einer rissigen, porösen und zugleich dauerhaften Borke; die in den Astgabeln sich ansiedelnden Überpflanzen verlangen vielfach auch etwas Humus aus fallenden Blättern, der den angewehten Sporen und Samen als Keimbeet dient. Auch im Urwald sind ja die glatten Stämme der Bäume arm oder frei von Epiphyten, und nur die endokortikalen Flechten vermögen dort Fuß zu

fassen. Daher dürfte auch im künstlichen Schima Noronhae-Bestände TREUB's die verhältnismäßig rasche Rinden-erneuerung der erst 40jährigen Bäume die Armut an Epiphyten erklären helfen.

Zitierte Literatur.

- BOEREMA, J., 1931. Regenval in Nederlandsch-Indie. (Koninklijk Magnetisch en Meteorologisch Observatorium te Batavia, Verh. Nr. 24).
- BRAAK, C., 1923. Het Klimaat in Nederlandsch-Indie. (Koninklijk Magnetisch en Meteorologisch Observatorium te Batavia, Verh. Nr. 8).
- HABERLANDT, G., 1893. Eine botanische Tropenreise, Leipzig, 300 S.
- PRINTZ, H., 1940. Vorarbeiten zu einer Monographie der Trentepohliaceen (Nytt Magasin for Naturvidenskaperne, 80, S. 137—191).
- TREUB, M., 1908. La forêt vierge équatoriale comme association. (Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, 22, 2^{me} série, 7, S. 144—152.)
- VAINIO, E. A., 1921. Lichenes Insularum Philippinearum III (Annales Acad. Scient. Fennic. Ser. A, 15.)
- VOLKENS, G., 1912. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin, Gebr. Bornträger, 142 S.
-

Beschriftung der Abbildungen.

- Tafel XV (Abb. 1): Der Eingang zum Farngarten (E-Seite); im Vordergrund *Dicksonia Blumei* Moore, (die niederen Farnbäume) dahinter *Alsophila glauca* I. Sm. (die hochstämmigen Farnbäume); im Hintergrund der Rand des Urwaldes.
- Tafel XVI (Abb. 2): Ein natürlicher Bestand von *Alsophila glauca* I. Sm. unweit der Station Tjibodas; Stammhöhe ca. 10 m. F. FAGERLIND, phot.
- Tafel XVII Oben (Abb. 3): Die Epiphytenvegetation auf einem 300 Tage alten Blatt von *Angiopteris evecta* Hoffm.; Deckungsgrad ca. $\frac{1}{3}$ (Stufe 4); Vergr. 30.
Unten (Abb. 4): *Phycopeltis expansa* Jennings, vom Blatt abgelöst; ein Lager von 0,7 mm im Durchmesser; Vergr. 100.

(Manuskript am 31. März 1943 eingegangen.)