

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Band: 89 (1906)

Artikel: Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Missbildung bei epiphytischen Farnkräutern, besonders Stenochlaena

Autor: Christ, H.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-90143>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 17.11.2024

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Missbildung bei epiphytischen Farnkräutern, besonders *Stenochlæna*.

Von *H. Christ*, Basel.

Höchst bemerkenswert ist die Art und Weise, wie sich eine grosse Liane unter den Farnen behilft, um gegen die alle Epiphyten bedrohenden Einflüsse der Austrocknung aufzukommen.

Wenn man von der Üppigkeit spricht, welche die tropische Waldung durch die an ihr aufsteigenden und in ihren Kronen sich entfaltenden Epiphyten bekundet, so ist damit gar nicht ausgeschlossen, dass diese Gäste, die ja durchaus keine Parasiten sind, nur mittels höchst ingenüöser Hilfsmittel ihr Leben dort oben, 50 m über dem Boden, in der vollen Bestrahlung der Sonne, zu fristen im Stande sind. Dahin gehören die Nischenblätter der Drynarien und des *Polypodium biforme* Hook. von Peru, die saftaufspeichernden Knollen an den Ausläufern der *Nephrolepis* und eines brasilischen *Hymenophyllum* (*H. Ulei* Christ und Giesenh.), dahin auch besonders die sogen. Wasserblätter des *Asplenium obtusifolium*, die in ihrer Leistung analogen Vorblätter mehrerer *Pteris*, so *P. Kunzeana* Agh., vor allem aber die Nieder-

blätter bei *Stenochlæna*, die ich in ihrer wunderbaren Mannigfaltigkeit vorführen möchte.

Die *Stenochlænen* sind Lianen der palæotropischen wie der neotropischen Waldung, aber nur erst in der malayischen Region sind die Niederblätter gehörig beobachtet, von denen ich handeln will. Die Unterscheidung der Spezies in diesem Genus ist schwierig und es scheint eine zahlreiche Formenreihe angenommen werden zu müssen, zu deren Diagnostik die Niederblätter noch nicht herangezogen worden sind.

Die Pflanze wurzelt im Boden, steigt an den Stämmen des Waldes mittels Heftwurzeln empor und wird oben zu einem verzweigten Tau von Fingerdicke, das sich in den Baumkronen ausbreitet und 20, 30 und mehr Meter lang wird. Die ganz junge Pflanze von amerikanischen und westafrikanischen Formen bildet einen Büschel zarter, einfach gefiederter Blätter mit breitgefügelter Spindel. In diesem Flügel kommt bereits das Bedürfnis nach Vermehrung der assimilierenden Teile zum Ausdruck.

Die erwachsene malayische Pflanze trägt grössere, ebenfalls einfach gefiederte Laubblätter in laxer Spirale, deren Fiedern lederartig, lanzettlich und nur schwach gekerbt sind. Erst die voll erwachsene Liane bringt, einzeln und selten, sporangientragende Blätter, die sich durch ganz schmale lineale, unten dicht mit einer Sporangienmasse ohne Indusium bedeckte Fiedern scharf von den Laubblättern unterscheiden.

Aber dicht an der Erde, an der stets einfachen und ganz dünn bleibenden Basis des langen, tauartigen Rhizoms, ist dasselbe umhüllt von einer dichten Bekleidung tiefgrüner, äusserst zarter, fein gefiederter Blattgebilde, welche auch nicht die allerentfernteste

Ähnlichkeit mit den Laubblättern haben; diese Basis schiebt auch Ausläufer aus, die ebenfalls mit diesen Niederblättern dicht bewachsen sind. So verschieden sind diese zarten, vielgeteilten Blättchen von der ganzen übrigen Pflanze, dass sich eine ganze Geschichte erzählen lässt von den verschiedenen Deutungen und Namen, welchen sie zum Opfer fielen, so lange deren Zugehörigkeit zur *Stenochlæna* noch nicht bekannt war.

Bory de S. Vincent, am Ende des 18. Jahrhunderts, hat ein solches Exemplar als *Scolopendrium*, Hooker hat andere als *Davallia* beschrieben, Mettenius noch andere als ein besonderes Genus *Teratophyllum*, und Baker hat zwei Genera geschaffen: *Diplora* und *Triphlebia*, die wenigstens teilweise auf solche Gebilde gegründet sind. Karsten (1894), dem wir eine treffliche Schilderung dieser Niederblätter oder Wasserblätter und eine richtige Deutung ihrer Funktionen verdanken, hielt immer noch an ihrer Zugehörigkeit zu dem Pseudo-Genus *Teratophyllum* fest. Einer der ersten, der sie als Anhängsel der *Stenochlæna* deutlich in Anspruch nimmt, ist Bischof Hose in seiner Arbeit über die Farne von Borneo (1895). In einer dichten Fülle umgeben alle diese Blättchen die Basis des gewaltigen Schlingers; sie sind kurz, 5–10 cm lang, und wechseln in bunter, scheinbar regelloser Mannigfaltigkeit von einfach gefiederten, mit rundlichen oder schmalen stumpfen Fiederlappchen, zu doppelt gefiederten mit keilförmigen Segmenten, welche oft vorderseits öhrchenartig gefördert sind und dann ein doppelt gefiedertes *Asplenium* (etwa *cuneatum* Lam.) täuschend nachahmen, und bis zu vierfacher Fiederung mit linealen, kaum 2 mm langen Endlappchen, die eine zierliche *Davallia* vortäuschen. Seltsam, dass all diese Modifika-

tionen selten beisammen, sondern meist getrennt nach Individuen vorhanden sind: also ein Stock von *Stenochlæna* mit asplenioiden, ein anderer mit davallioiden Niederblättern. Immerhin hat Copeland bei der Pflanze, die er *Asplenium epiphyticum* nennt und die ganz ohne Zweifel eine *Stenochlæna* ist, einfache und am Grunde fiederlappige Niederblätter zugleich mit davallioiden gefunden. In der Regel aber scheinen die verschiedenen Formen der Niederblätter doch wohl verschiedenen Spezies oder Subspezies anzugehören.

Die anatomische Struktur dieser Niederblätter ist geradezu auf einer andern systematischen Stufe als die Hochblätter: diese sind ganz wie die Polypodiaceen gebildet, mit mehrfacher Parenchymzellschicht, mit regelmässig auf der Unterfläche verteilten Stomata; die Niederblätter sind annähernd nach dem Typus der Hymenophyllaceen, besonders nach *Trichomanes* gebaut: oft nur zweifache Parenchymzellschicht, regellos zerstreute Stomata; ja an einzelnen Härchen sind Drüsen, welche Stärkemehlkörner enthalten: eine Reminiszenz an prothalloide Zustände. Dabei sind sie sehr reich an Chlorophyll und sind jedenfalls im Stande, eine ganz gewaltige assimilierende Tätigkeit zu leisten und eine Menge von Feuchtigkeit aufzunehmen und der Pflanze zuzuführen, welche bei ihrer Grösse und ihrem schwebenden Dasein Mühe hat, zum Minimum ihrer erforderlichen Nahrung zu kommen und durch den Apparat von Niederblättern wesentlich in ihren Existenzbedingungen erleichtert wird.

Wir haben also hier einen Dimorphismus, dessen einer Teil einer niedrigeren systematischen Entwicklung angehört als der andere, aber gerade dadurch biologisch für die Pflanze besonders wichtig wird. Die Eigen-

artigkeit der Niederblätter, welche im Bau sich so auffallend den Hymenophyllaceen, also einem niedriger stehenden, dem Moostypus angenäherten Typus der Farne nähern, ist als ein Atavismus, als ein konserviertes Merkmal einer ältern systematischen Gruppe aufzufassen, so gut als das Prothallium aller Farne, welches denselben Rückschlag zeigt, als eine Reminiszenz eines älteren Typus anzusehen ist. — Während bei den Farnen im allgemeinen nur in einem frühen Jugendstadium, im Prothallium, dieser Atavismus zur Erscheinung kommt, zeigt sich bei *Stenochlæna* zweimal: im Prothallium und später in den Niederblättern, diese Reminiszenz, und zwar (was ja bei weitem nicht bei allen Atavismen der Fall ist) mit einer ausgesprochenen biologischen Zweckmässigkeit.

In der Sphäre, wo die Niederblätter sich an die normalen Hochblätter anschliessen, treten nun Gestaltungen auf, welche als Metamorphosen aufzufassen sind: Blattgebilde, die in ihrem untern Teil doppelt gefiedert sind, während der obere in die zungenförmige Endfieder des normalen Blattes mit den seltsamsten Zwischenstufen übergeht und endigt. Auch solche Blätter kommen vor, die nur in jenem Endblatt bestehen, zuweilen an der Basis mit schwachem Ansatz oder schwachem Rudiment einer Fiederung in Gestalt eines gelappten Öhrchens. Die Textur dieser Zwischengebilde ist vorwiegend die der trichomanoiden feingefiederten Niederblätter, aber sie zeigen eine ganz erstaunliche Tendenz: die der *Soromanie*, d. h. sie tragen, höchst regelwidrig und unberechtigt zwar, hie und da Linien von Sporangien, und zwar längs der senkrecht auf die Rippe des Blattes treffenden parallelen Seitenerven. Dies aber ist die Art, wie die Asplenien,

besonders das Genus *Scolopendrium*, ihre Sporangien-
gruppen tragen.

Mehr noch: nicht nur tragen diese metamorpho-
sierten Niederblätter solche Pseudo-Sori, sondern von
dem Seitennerv entspringt oft auch, bald einseitig, bald
zweiseitig, ein indusiumartiges Gebilde, das in linealer
Gestalt der Sporangiengruppe folgt: ein *Pseudo-Indusium*
dem Pseudo-Sorus. Kein Wunder, dass solche Pflanzen
von verschiedenen Autoren direkt zu den Asplenien
gezählt wurden, dass Bory eine Form derselben *Scolo-*
pendrium d'Urvillei und Baker genau dieselbe Form
Triphlebia dimorphophylla nannte.

Es sind mehrere Pflanzen aus dem malayischen
Archipel in meinem Herbar vorhanden, die als gute
Spezies gehen: *Triphlebia Linza* (Cesati) Bak., *Tr.*
longifolia Bak., *Diplora Cadieri* Christ, *Asplenium*
epiphyticum Copeland, von denen ich die wohlbegrün-
dete Überzeugung habe, dass es sich um nichts anderes
als um Niederblätter der *Stenochlæna* mit Pseudo-Sori
handelt. Leitend für die Zugehörigkeit zu *Stenochlæna*
ist immer das kantige, kletternde, schwarze und mit
einzelnen kurzen Stacheln bewehrte Rhizom.

Aber nun zu dem merkwürdigsten Vorkommnis aus
dieser Reihe: *Asplenium multilineatum* Brackenr. von
der Samoagruppe, von der ich Exemplare Herrn Betche
in Sydney und Dr. Reinecke verdanke, benimmt sich
genau wie *Stenochlæna*: seine ersten Blätter sind doppelt
bis dreifach gefiederte Niederblätter ohne jede Sori
und erst viel später entwickelt das lang kletternde
Rhizom der Pflanze die sporangientragenden Hoch-
blätter, die ganz und gar denen von *Stenochlæna* gleichen,
nur dass sie regelmässige, den Nerven folgende, sehr
zahlreiche lineale Sori tragen, die von einem schmalen,

sehr bald zurückgerollten, aber normalen und nie fehlenden Indusium asplenioides bedeckt sind.

Es ist eine den Metamorphosen von Stenochlæna völlig parallele Bildung. Wie hohe Ähnlichkeit im übrigen dies Asplenium mit Stenochlæna hat, zeigt eine Vergleichung sofort, besonders auch die Natur des Rhizoms und die von fast allen andern Asplenien abweichende Anheftung der Sori an *allen* Nerven und nicht nur an dem vordern Ast eines gegabelten Nerven.

Das Auftreten der Pseudo-Sori auf den Niederblättern von Stenochlæna kann als *Missbildung* aufgefasst werden in dem Sinn, dass eine verfrühte Sporangienbildung auf einem Niederblatt auftritt, das eine solche zu tragen nicht organisiert ist: eine phylogenetische Beziehung zu Asplenium ist dadurch sicherlich angedeutet und durch Asplenium multilineatum ist die Anlehnung besonders deutlich.

Am nächsten liegt die Auffassung, den Typus Asplenium als den ältern aufzufassen, aus dem sich der Typus der Stenochlæna als ein abgeleiteter entwickelt hat, aber so, dass ihm immer noch in den Niederblättern die Reminiszenz an Asplenium anhaftet, welche gelegentlich durch das Auftreten der Pseudo-Sori in ihrer Ähnlichkeit, ja Identität mit Asplenium-Sori sich enthüllt. Asplenium multilineatum kann als eine erhaltene Zwischenstufe aufgefasst werden, welche aber noch zu Asplenium gehört.

Bisher war die systematische Stellung der Stenochlæna eine umstrittene: seit Linné steht sie bis zu den neuern Systematikern bei Acrostichum. Acrostichum ist aber ein ganz unhaltbarer Sammelbegriff geworden für alle Farne der verschiedenartigsten Verwandtschaft, deren Sporangien ohne unterscheidbare Anordnung in

Gruppen (Sori) die meist kontrahierten fertilen Blattspreiten oder Fiedern unterseits gänzlich überdecken. Es war die bereits annähernd gelöste Aufgabe der neuesten Zeit, dieses rein künstliche Genus aufzulösen und seine Teile den wirklich nächstverwandten Farnsektionen zuzuweisen. So musste ein Teil als *Gymnopteris* oder *Leptochilus* zu den Aspidieen gezogen werden, wie auch *Polybotrya* und *Stenosemia*, während *Hymenolepis* und *Photinopteris* zu den Polypodieen gehören und *Stenochlæna* offenbar zu den Asplenieen, wie dies durch das Auftreten der Pseudo-Sori erwiesen wird. Der Fall, dass eine abnorme Entwicklung, also eine *Missbildung*, zur Aufhellung der systematischen Stellung einer Art dient, liegt hier vor: er ist jedenfalls ein seltener!

Immerhin bleibt es sehr merkwürdig, dass Glieder *mehrerer* Farnsektionen die Tendenz annehmen, in Bezug auf den Sorus die gesonderte Anordnung in Sporangienhaufen, die durch Indusien geschützt sind, aufzugeben und in paralleler Richtung dem sogen. *Acrostichum*typus zuzustreben. Die einseitige Betonung dieses entschieden sekundären Merkmals hat dann bewirkt, dass so lange die wahren Verwandtschaften all dieser acrostichoid flektierten Gruppen verkannt wurden.

Bedeutsam ist, dass zwei im malayischen Archipel gemeine langkletternde *Lindsayen*: *L. repens* (Bory) und *L. pectinata* (Blume) sich ganz ähnlich verhalten wie *Stenochlæna*. An gewissen Verzweigungen des dünnen, schnurförmigen Rhizoms und wie mir scheint, auch an der Basis der Pflanze, treten ebenfalls dichte Gruppen von Niederblättern auf, von sehr zarter Organisation, die kleiner als die Hochblätter und mehrfach lineal geteilt sind, so dass sie als besondere Arten

von Lindsaya: *L. hymenophylloides* Blume, *L. cyatheicola* Copel., *L. delicatula* Christ, *L. capillacea* Christ beschrieben wurden. Auch sie tragen ausnahmsweise einzelne, übrigens normale, mit Indusium versehene terminale Sori.

In dieser Wiederholung des Phänomens der Niederblätter von *Stenochlæna* bei einer ganz andern Farngruppe spricht sich ein allgemeines Bedürfnis der kletternden epiphytischen Farne dieser Region um Unterstützung im Streben nach genügender Ernährung aus, dem auf dieselbe Art und Weise Genüge geleistet ist, wobei Organe auftreten, welche einer niedrigeren Ordnung der Farne entsprechen, eben weil diese besser geeignet sind, den Dienst zu leisten.

Zum Schlusse möchte ich noch die Ähnlichkeit der Niederblätter von *Stenochlæna* mit den merkwürdigen Gebilden hervorheben, welche an mehreren fossilen Farnkräutern aus der westfälischen Periode, besonders den *Sphenopteris* und *Pecopteris*, auftreten und über die sich besonders Zeiller Elem. Paléobotanique 1900 verbreitet. Man nennt sie *Aphlebien*: es sind appendiculare Blattgebilde, die öhrchen- oder stipulæ-artig an ganz unwahrscheinlichen Stellen der Axe des Farnblattes, meist aber doch an Artikulationen auftreten und im Vergleich zu den normalen Blatteilen gerade so diskrepante Gestalt zeigen, wie die Wasserblätter von *Stenochlæna*. Diese Analogie vermehrt den Eindruck des Atavismus, den uns diese machen. Zeiller erwähnt unsere *Stenochlæna* als Beispiel moderner *Aphlebien*bildung nicht, sondern bloss die Gleichenien, an deren Gabelungen, wohl als Schutz der axialen Knospe, ein ganzer Büschel vielgeteilter stipularer Blättchen aufträte.

Auch an die entschieden trichomanes-artigen Aphlebien am Grunde des Blattstiels einiger Cyathea-ceen (*Hemitelia capensis*, *Cyathea Boivini* etc.) ist hier zu denken. Selbst stachelartig verdickte solche Aphlebien kommen bei *Alsophila ramispina* Hook. von Borneo vor. Vollends „puzzling“ ist ein grosses *Trichomanes* (*T. aphlebioides* Christ) von Neu-Guinea, das selbst wieder am Grunde des Blattstiels noch feiner zerteilte Niederblätter hat als die ohnehin schon feingeteilte Spreite des Blattes.

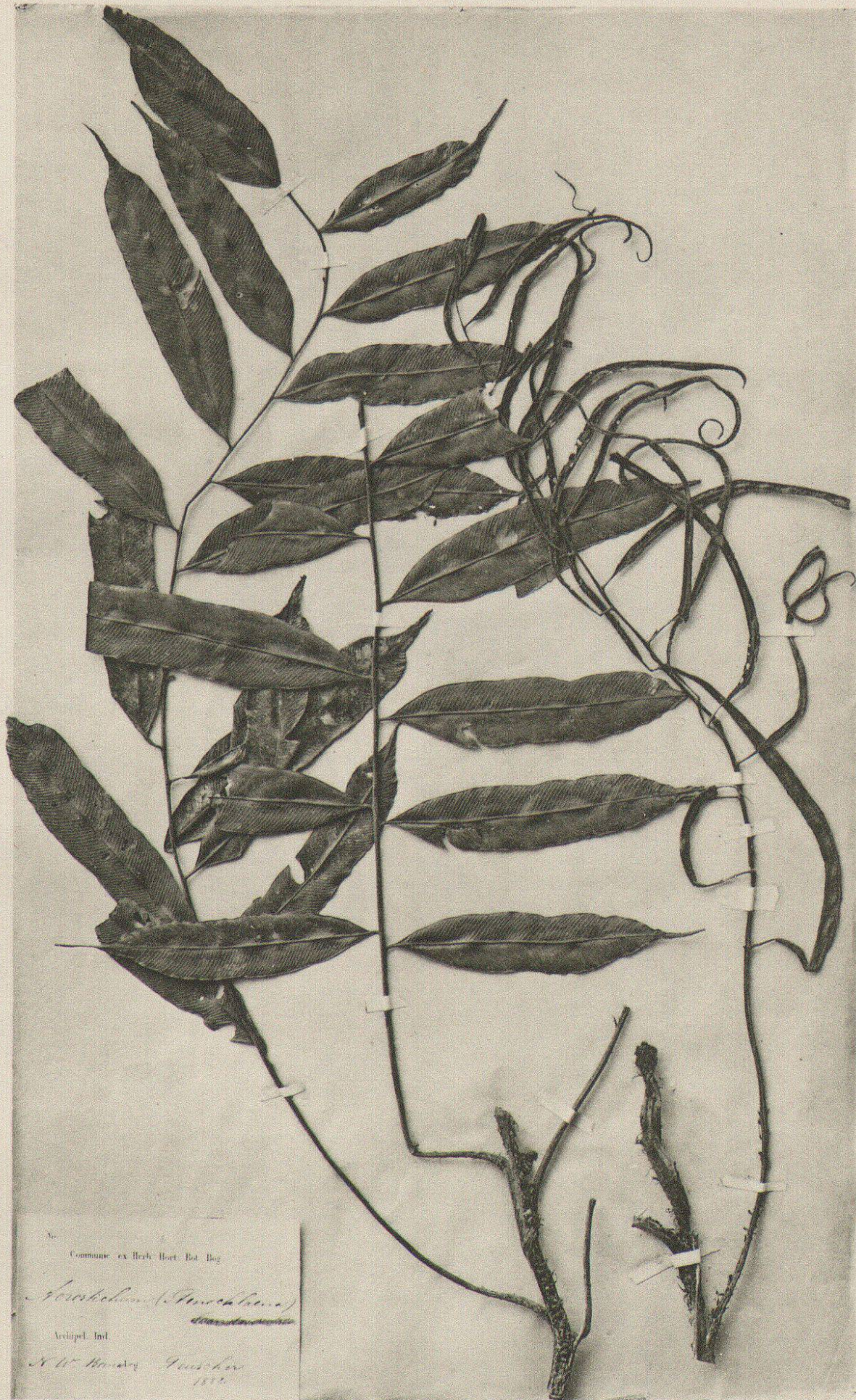
Die biologische Bedeutung dieser Gebilde ist sicherlich die einer Unterstützung der Existenzbedingungen: bei *Gleichenia* die des Schutzes der axialen Knospen, bei den meisten übrigen Fällen die der vermehrten Assimilation, bei der dornigen Umhüllung die des Schutzes gegen irgendwelche grössere Feinde.

Erklärung der Abbildungen.

(NB. Die Originale haben ungefähr doppelte Grösse der Abbildungen.)

- Taf. 1. *Stenochlæna* spec. von Nordwest-Borneo l. Teuscher, 1882, mit entwickelten normalen dimorphen Hochblättern, sowohl sterilen als fertilen.
- Taf. 2. *Stenochlæna* spec. von S. Tomé West-Afrika l. Moller, 1886, junge Pflanzen mit Niederblättern, die eine durch Flügelansätze verbreiterte Spindel zeigen.
- Taf. 3. *Stenochlæna* spec. von Borneo l. Exp. Niewenhuis. Normales Hochblatt. Daneben Rhizomteile und Ausläufer mit einfach gefiederten Niederblättern, sowohl ganzrandigen als gekerbten.
- Taf. 4. *Stenochlæna* spec. Deutsch-Neu-Guinea c. Kaulfuss, 1904. Rhizomteile und Ausläufer mit einfach- bis reichlich doppeltgefiederten Niederblättern.

- Taf. 5. *Stenochlæna spec.* von Davao, Mindanao, Philippinen, „*Asplenium epiphyticum*“ l. Copeland, 1904. Rhizomteil mit ungeteilten Niederblättern, die reichlich mit Pseudo-Sori und Pseudo-Indusien versehen sind und am Blattstiel einzelne gefiederte Aphlebien tragen. Daneben ein asplenioid gestaltetes, mehrfach gefiedertes Niederblatt von derselben Pflanze.
- Taf. 6. *Stenochlæna spec.* von S. Mindanao l. Warburg. Ausläufer mit mehrfach gefiederten asplenioid gestalteten Niederblättern, welche an der Vorderseite der Fiederbasis stark geförderte Fiederchen zeigen: Ähnlichkeit mit *Asplenium cuneatum* Lam.
- Taf. 7. *Stenochlæna spec.* von Montalban, Luzon, Philippinen, l. Loher, 1906. Basis des Rhizoms mit mehrfach gefiederten, sehr schmallappigen (davallioiden) Niederblättern und der Metamorphose dieser Niederblätter zu normalen Hochblättern, an deren Basis deutlich der Übergang der einen zur andern Form zu sehen ist.
- Taf. 8. *Stenochlæna spec.* von Rizal, Luzon l. Ahern, 1905. Basis des Rhizoms mit drei- bis vierfach gefiederten davallioiden Niederblättern: „*Davallia achilleæfolia* Wall.“
- Taf. 9. *Asplenium multilineatum* Brackenr., Savai, Samoa-Archipel l. Reinecke.
Rechts: Ende eines normalen sterilen Hochblattes.
Links: Basis eines normalen fertilen Hochblattes.
- Taf. 10. *Asplenium multilineatum* Brackenr. Sitogofluss, Samoa l. Reinecke, 1894. Ausläufer mit mehrfach gefiederten Niederblättern und Metamorphosen zu normalen Hochblättern: „*Asplenium dubium*“ Brackenr.
- Taf. 11. *Lindsaya repens* (Bory) Bedd. Salak, Java, l. C. Schröter 1898/99. Hochblätter der normalen Pflanze.
- Taf. 12. *Lindsaya repens* (Bory) Bedd. Borneo l. Hallier. Rhizomteil mit mehrfach gefiederten Niederblättern.



No.

Comunic. ex Herb. Hort. Bot. Berol.

Pteris (Pteris)
acrostichoides

Ardipet. Ind.

N. W. Hensley, Gussone
1885



FLORA AFRICANA EXSICCATA.
Insula de S. Thomé
 Herb. Hort. Bot. Coimbraensis.

65. *Acrostichum sorbifolium* Ls.
 Monte Café, Macamburá, Santa Maria (800° —
 1300°), A. Möller, 1885; ins. das Rolas in monte
 Greef (120°), F. Quintas 1886.

sic

N. 55 ex herb. Schimper
Plantæ Africæ austro-occidentalis.
ex reg. Insula de S. Thomé
Acrostichum sorbifolium L.

1876

Legit *Quintas*



Asplenium adnigrum
T.
15.
Dormon. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 73. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 93. 94. 95. 96. 97. 98. 99. 100.



Fruchtform. Guinea
c. Kaulfuss 1904





Filices Asiae Orientalis et Australiae
a Dr. O. Warburg 1888 etc. lectae.
Acrostichum sorbifolium L.
adventivus chl:
f. *aeplenoides*
p. *Mindanao*.
determ. H. Christ.





FORESTRY BUREAU NO. 2695
FLORA OF THE PHILIPPINES.
HERBARIUM OF THE BUREAU OF GOVERNMENT LABORATORIES.
Stenochlaena sorbifolia J. Sm.
Province of Rizal, Luzon
Coll. Scher's collector Mar. 1905

110?

Asplenium multicaudatum

Hook.

Savaii, Samoa

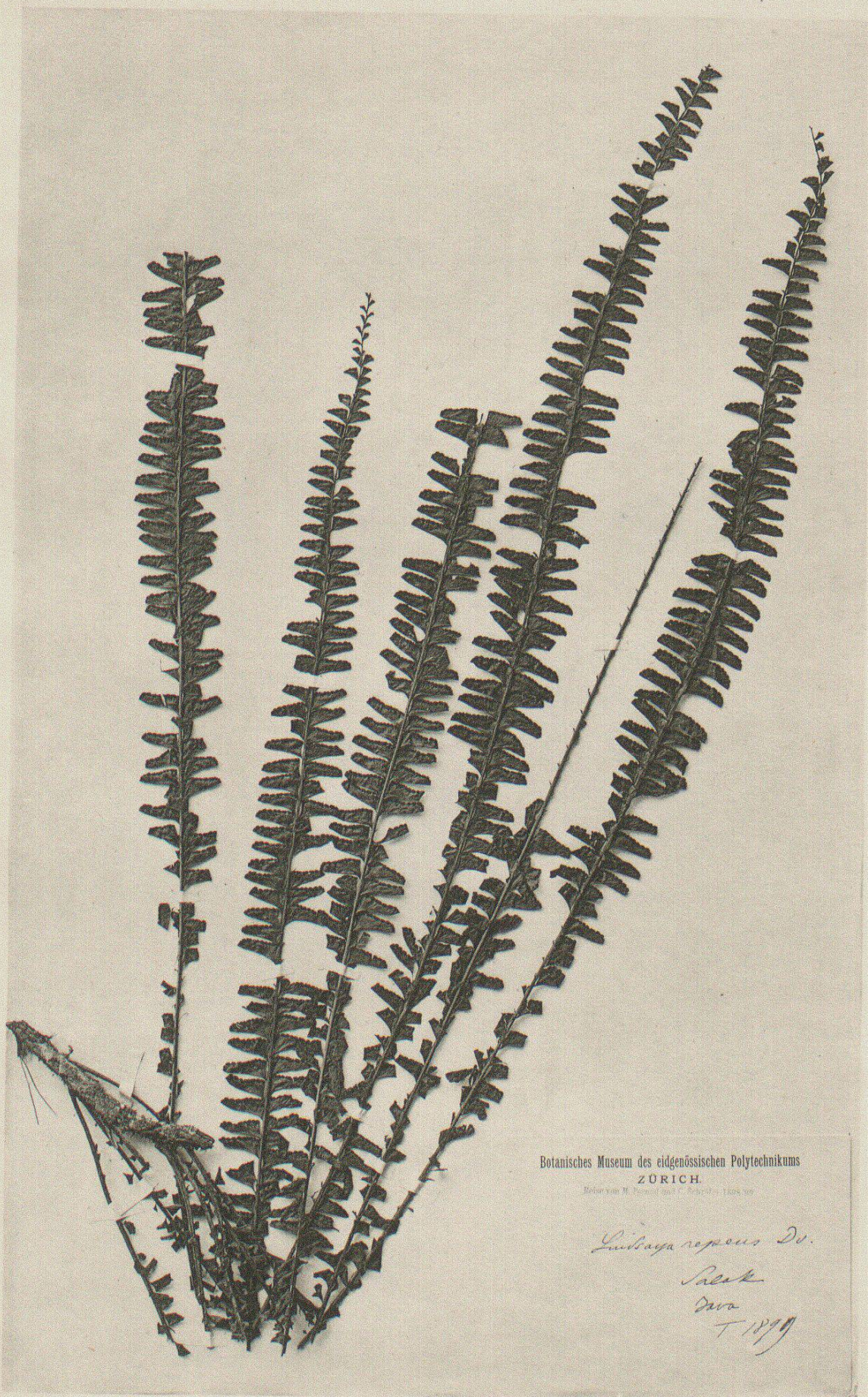
1860.

D. Kuhnke.





441
 F. 87 *Asplenium*
multilineratum Hook
 Synonym:
A. dubium Brackenridge
 L. Lessen Samoa f.
 in Botogo fl. 1800. 179.
 Samoa. 30 W 1874. J. Reicheke.





Mus. Lugd. Batav.
423.
Borneo. Fallis