

Aus dem Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie
der Universität Heidelberg

Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie¹

Von

Wolfgang Hagemann, Heidelberg

(Eingegangen am 15. Mai 1975,
in endgültiger Form am 30. Juni 1975)

Are the Ferns Cormophytes? An Alternative Hypothesis to the Telome Theory

Key Words: Ferns, *Filicophyta*; *Davallia*, *Dennstaedtia*, *Hypolepis*, *Polypodium*, *Pteridium*, *Stenochlaena*.—Morphology of fern rhizomes, aerophore; cormus, thallus; telome theory, prothallus hypothesis of cormophyte origin.

Abstract: Modern ideas concerning cormophyte phylogeny are strongly influenced by the telome theory. Erect growth, radial symmetry, dichotomy, protostely and eusporangial structure are considered to be primitive features. Yet, the cormus needs redefinition. The *Hypolepidaceae* (s. str.) are shown to have rather a two-dimensional thallus than a three-dimensional cormus. Their so-called rhizome develops a continuous areophore margin which is connected with the margin of the fronds. The longitudinally inserted fronds and branches are produced by the terminal rhizome meristem which itself grows in many respects like the apical frond meristem. The rhizomes of *Dennstaedtiaceae* and the *Davallia*-type of rhizomes are intermediate between this *Hypolepis*-type and the true cormus-type. The *Hypolepis*-type is compared with fern prothalli. Under perhumid tropical conditions higher land plants may have evolved from small, creeping, two-dimensional fern prothallium-like progenitors with isomorphous gameto- and sporophytes.

Material und Methode

Das zur Untersuchung verwendete Pflanzenmaterial wurde z. T. in den Gewächshäusern des Heidelberger Botanischen Gartens gezogen, z. T. am natürlichen Standort in Süd-Kolumbien gesammelt. Dort wurden auch Standortbeobachtungen durchgeführt.

Die Schwierigkeiten bei der räumlichen Rekonstruktion von Scheitelmeristemen aus in der üblichen Weise hergestellten Mikrotomserienschnitten waren so groß, daß zur Herstellung von Totalpräparaten übergegangen

¹ Vorgetragen auf der Morphologentagung in Zürich 1975.

werden mußte. Dazu wurden die Sproßscheitelmeristeme mit Hilfe eines Binokulars (WILD M 5) freipräpariert, in ca. 0,2—0,4 mm dicken Handschnitten vom Rhizom abgehoben, in AFP fixiert, ungefärbt über Methylbenzoat und Xylol in Caedax übergeführt und auf einem Objektträger unter einem Deckglas eingeschlossen. Mit Hilfe des NORMANSKI-Interferenzkontrastverfahrens (NACHET, Paris und CARL ZEISS, Oberkochen) konnte die Oberfläche der Scheitelmeristeme beobachtet und mit einem Zeichenapparat (CARL ZEISS) räumlich dargestellt werden. Ebenso ist es möglich, die räumlichen Beziehungen des Prokambiumnetzes zu den Vegetationspunkten zu beobachten. Nach der gleichen Methode konnten auch aus bereits am Standort fixierten Sproßspitzen brauchbare Präparate gewonnen werden. Fixiertes Material, Präparate und Herbarstücke sind im Herbarium des Instituts für Systematische Botanik der Universität Heidelberg deponiert.

Einleitung

Die Vorstellungen über die Entstehung der Kormophyten sind heute weitgehend von der sogenannten Telomtheorie geprägt — heute auch als „klassische Megaphylltheorie“ bezeichnet (BIERHORST 1973). Diese These stößt zwar vielfach auf Ablehnung, doch liegt dazu keine ernsthaft diskutierte Alternative vor. Aufrechter Wuchs, radiäre Sproßsymmetrie, Dichotomie, Protostelie, eusporangiate terminale Sporangien werden demnach fast selbstverständlich als ursprüngliche Merkmale betrachtet (BOWER 1923—1928, 1935, ZIMMERMANN 1959, 1969, BIERHORST 1971, FOSTER & GIFFORD 1974 u. a.). Hinzu kommt, daß die fossil erhaltenen Psilophyten des Devons eine beachtliche Mannigfaltigkeit zu einer Zeit entwickelt hatten, aus der zumindest keine andere vergleichbar hochorganisierte Landpflanzengruppe bekannt geworden ist (CAMPBELL 1940, ANDREWS 1961, BANKS 1970, ANDREWS & KASPER 1970, u. a.). Daß solche nicht existiert hätten, kann daraus freilich nicht mit Sicherheit geschlossen werden, zumal Lokalitäten, an denen Fossilisierung überhaupt möglich ist, sehr spezielle Lebensbedingungen aufweisen.

Seit den klassischen vergleichenden Untersuchungen HOFMEISTERS (1851) über den Generationswechsel bei den „höheren Cryptogamen und Coniferen“ steht es außer Zweifel, daß die Pteridophyten, abgesehen von den Moosen, die noch am ursprünglichsten organisierten rezenten Höheren Landpflanzen sind. Folgerichtig haben diese Pflanzen dann auch vielfach die Aufmerksamkeit auf sich gezogen; davon zeugt eine umfangreiche Literatur (Standardwerke: SADEBECK 1902, BOWER 1923—1928, 1935, GOEBEL 1930, VERDOORN 1939, TROLL 1937—1944, ZIMMERMANN 1959, CAMPBELL 1940, JERMY, CRABBE & THOMAS 1973). Umso erstaunlicher ist es, daß dabei offenbar wesentliche Fragen ungelöst geblieben sind. Das betrifft z. B. die Morphologie der Farnrhizome und ihre Verzweigung, deren Ontogenese so

gut wie unbekannt ist (vgl. TROLL 1937: 497ff.). Verhältnismäßig wenig ist auch über die Lebensbedingungen der Farne und ihre Wachstumsformen bekannt. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt bekanntlich in den feuchten Tropen; dort ist auch die größte Formenhülle entstanden (GAMS 1939, HOLTUM 1939, RASBACH & WILMANN 1970).

Wenn man so zentrale Fragen wie die nach der Rhizomorphologie offen läßt und trotzdem nach der Phylogenie des Kormus fragt, so kann die Antwort m. E. nur ein Kurzschluß sein. Denn die weithin als selbstverständlich hingenommene Behauptung, die rezenten Farne seien Kormophyten, führt dann allenfalls dazu, den Begriff des Kormus, wenn überhaupt, so zu definieren, daß alle rezenten Farne unter diesen Typus fallen. Dann läßt sich die Frage nach der Typogenese nur noch mit Hilfe von fossilem Material klären, mit allen Konsequenzen und Risiken, die sich aus der Lückenhaftigkeit dieses Materials ergeben.

Was ist ein Kormus?

Neue Perspektiven eröffnen sich, wenn wir versuchen, den Typus des Kormus auf Grund wesentlicher, bei den Höheren Pflanzen weitverbreiteter Züge zu definieren und dann zu prüfen, ob die Farne der gegebenen Definition genügen. Unsere Frage lautet daher: Was wollen wir unter einem Kormus verstehen? Man hat sich bisher damit begnügt, zu sagen, der Kormus sei ein Vegetationskörper, der aus drei Grundorganen, nämlich Blättern, Achsenkörpern und Wurzeln zusammengesetzt ist (vgl. z. B. TROLL 1973: 21). Diese Definition soll im folgenden präzisiert und damit begrifflich eingeeengt werden.

Unter einem Typus verstehe ich ein Gefügesystem, das aus Bauelementen zusammengesetzt ist. Die Bauelemente wiederum sind durch ihre Lagebeziehungen zueinander definiert, die ihnen bestimmte Gestaltungsqualitäten verleihen (HAGEMANN 1973, 1975). Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, die Lagebeziehungen der Bauelemente in die Definition des Kormus einzubeziehen.

Folgendes erscheint dabei wesentlich: Sproßachse und Blätter bilden zusammen den Sproß, der sich bewurzelt (Abb. 1a). Sproßachsen besitzen terminale Urmeristeme, die Sproßvegetationspunkte. Solche Vegetationspunkte erzeugen unifaziale Organe, d. h., auch bei dorsiventraler Überformung entsteht keine morphologisch faßbare Abgrenzung zwischen Ober- und Unterseite. Weiter erzeugt der Sproßvegetationspunkt an seinen Flanken die Blattorgane. Ihr Urmeristem ist eine quer zur Achse verlaufende Vegetationslinie, die ein quer zum Achsenkörper angeordnetes flächiges Organ aufbaut. Die Ober- oder Adaxialseite ist dem Sproßvegetationspunkt zugekehrt. Das Blatt ist im Gegensatz zur Sproßachse bifazial, seine durch den Rand ge-

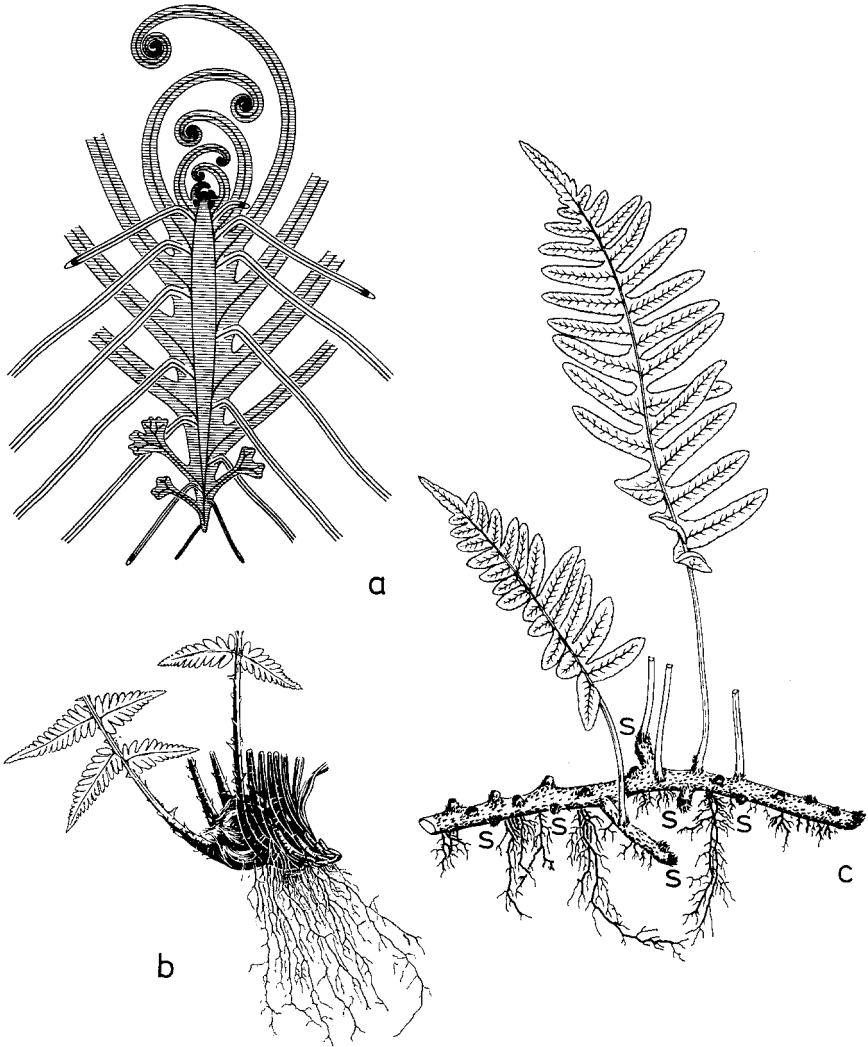


Abb. 1. *a* Schematische Darstellung eines Farnkormus; die mit ihrer Fläche quer zum Achsenkörper orientierten Blätter außer den Primärblättern im medianen Längsschnitt; die Wurzeln den Blättern zugeordnet, an deren Insertion endogen entspringend; die Urmeristeme der drei Grundorgane geschwärzt. (Aus WEBER 1962, verändert.) *b* Rhizom von *Dryopteris filix-mas*; an der Spitze aufgekümmert, die älteren Teile liegend, durch Wurzeln am Boden verankert; $\times 0,3$. *c* Rhizom von *Polypodium vulgare*; an der Oberseite die distisch angeordneten Wedelanlagen, Wedel bzw. Wedelbasen; seitlich, der Unterseite genähert, die Seitentriebe (*s*), so weit in akroskoper Richtung verschoben, daß sie jeweils etwa auf der Höhe eines Wedels der opponierten Wedelzeile aus dem Achsenkörper ausbiegen; $\times 0,5$

trennte Unter- und Oberseite sind primär verschieden gestaltet. Die stammbürtigen Wurzeln schließlich sind endogene, wiederum unifaziale Seitenorgane des Sprosses, deren Urmeristeme — bedingt durch die Calyptra — subterminale Vegetationspunkte sind; endogener Ursprung und Calyptra sind dabei im Zusammenhang zu sehen. Im übrigen sind die Lagebeziehungen der Wurzeln zu den übrigen Sproßorganen nicht weiter fixiert, obwohl im Einzelfall bestimmte Beziehungen — etwa zu den Blättern — beobachtet werden können. Ähnliches gilt übrigens auch von der Anordnung der Seitensprosse, die nur innerhalb der verschiedenen Kormophytengruppen bestimmte Lagebeziehungen eingehen.

Sehen wir uns nun bei den Bauplänen der Farne um, so stellen wir fest, daß die Mehrzahl von ihnen der gegebenen Definition des Kormus entspricht. Am übersichtlichsten bietet sich der Typus bei den Baumfarne dar. Die aufrechte, radiäre Sproßachse vermag unbegrenzt fortzuwachsen. Die mächtigen bifazialen Blätter — bei den Farnen auch Wedel genannt — sind transversal an der Sproßachse angeordnet. Ihre Adaxialseite weist zur Sproßspitze. Die Wurzeln entspringen in großer Anzahl endogen dem Achsenkörper; sie weisen hier eine klare räumliche Zuordnung zu den Blättern auf. Bricht ein solcher Vegetationskörper unter seiner eigenen Last zusammen, so vermag er sich unterhalb der den Boden berührenden Spitze durch Wurzeln neu zu verankern und seine Entwicklung fortzusetzen.

Ähnlich wie die Baumfarne sind auch die mit ihren Wedeln am Boden bleibenden Rosettenfarne aufgebaut. Für diese Wuchsform kann der allbekannte Wurmfarn, *Dryopteris filix-mas* (L.) SCHOTT, als Beispiel dienen (Abb. 1b). Hier liegt das Rhizom schräg aufwärts gerichtet und durch die Wurzeln verankert am Boden. Unter dem Einfluß der Schwerkraft wird der Achsenkörper zwar dorsiventral, doch bleibt er dessen unbeschadet unifazial. Der Typus der geschilderten Farne wird am besten durch das von WEBER (1962: 5) entwickelte Schema wiedergegeben, das in jeder Hinsicht unserer Definition eines Kormus entspricht (Abb. 1a).

***Hypolepis*-Typus**

Nun gibt es aber Farne, die der soeben entwickelten Definition eines Kormus nicht entsprechen. Das gilt z. B. für die *Gleicheniaceae* und für die *Hypolepidaceae*, zu welcher letzteren auch der weltweit verbreitete Adlerfarn, *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN, gerechnet werden kann. Eingehender möchte ich hier den Typus der *Hypolepidaceae* darstellen, einerseits, weil er m. E. bisher mißverstanden wurde, andererseits, weil diese Pflanzen als Modelle für die Entstehung des Kormustypus von Bedeutung sein könnten.

Die *Hypolepidaceae* (etwa im engen Sinne NAYARS 1970: 231) sind durchweg Farne mit mächtigen Wedeln, die in gebüschartigen Pflanzenbeständen klettern oder auch auf völlig nackten Böden Gestrüppe bilden (Abb. 2a, b). Die Rhizome sind langgestreckt und kriechen an der Bodenoberfläche oder wie bei *Pteridium* tief im Boden. Die Verbreitung vieler Hypolepidaceen ist pantropisch, die von

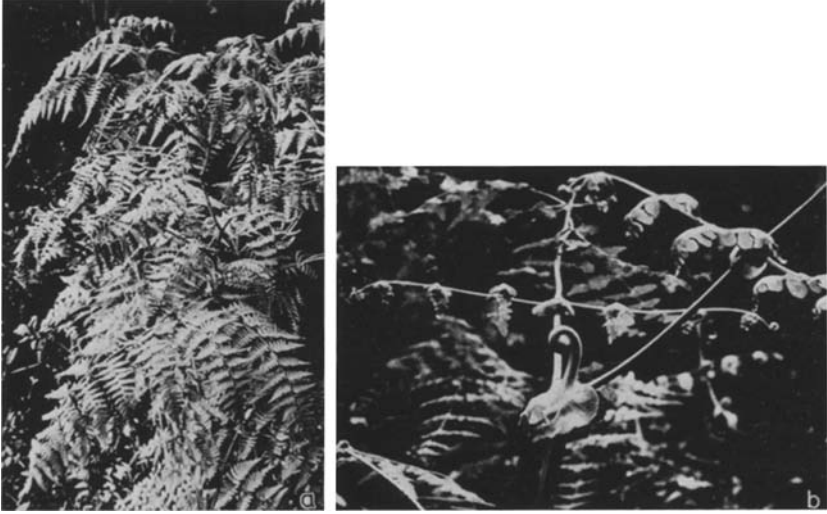


Abb. 2. a *Hypolepis bogotensis*, Wedel am Gebüschrand eines Paramos (3200 m, Kolumbien); $\times 0,08$. b *Histiopteris incisa*, Abspreizen der Fiedern erster Ordnung, Gebüsch eines jungen Sekundärwaldes (2500 m, Kolumbien); man beachte die Aphlebien an der Basis der Fiedern erster Ordnung; $\times 0,2$

Pteridium kosmopolitisch. Sie besiedeln vorzugsweise feuchte Bergwälder, wobei sie sich besonders üppig in steilen felsigen Hängen, auf Rodungen, an Straßenböschungen, Erdbeben und in Sekundärwäldern entwickeln. *Pteridium* ist ein lästiges forstliches Unkraut, und manche *Hypolepis*-Arten treten in tropischen Plantagen des feuchten Tieflandes in ähnlicher Weise als Unkräuter auf. Die Wedel können dabei ohne weiteres 6—8 m Höhe erreichen, wobei sie sich ähnlich den bekannten Wedeln der *Gleicheniaceae* spreizklimmend Halt im Geäst suchen (Abb. 2b). Die Fiedern erster Ordnung werden dabei oft bis 1 m weit waagrecht abgespreizt, während die Entwicklung der Wedelspitze gehemmt bleibt. Erst wenn ein Fiederpaar weitgehend fertiggestellt ist, wird eine neue Fiederetage aufgesetzt. Beim Adlerfarn kann man ein solches Verhalten noch andeutungsweise in Forst-

verjüngungen beobachten, in denen die Wedel immerhin auch noch 3 m Höhe erreichen können. Die Entwicklung der Wedel ist bei den Hypolepidaceen im Gegensatz zu den Gleicheniaceen begrenzt, d. h. die Wedelspitze gibt, wenn auch nach sehr langer Meristemtätigkeit, ihre meristematische Beschaffenheit auf und bildet eine Endfieder.

Sehr eigenartig sind die Rhizome der Hypolepidaceen gebaut (Abb. 3 a, b). Zum Rhizombau von *Pteridium aquilinum* gibt es eine umfangreiche Literatur mit sehr unterschiedlichen Darstellungen. VON GUTTENBERG (1966: 151) schreibt dazu, daß „dieser Farn wohl der bestuntersuchte ist“. Dem wäre jedoch hinzuzufügen, daß er womöglich auch der am wenigsten verstandene ist. Seit den Untersuchungen von HOFMEISTER (1857) wird angenommen, daß das Sproßsystem eines adulten Adlerfarns sich aus unbeblätterten Langtrieben und beblätterten Kurztrieben zusammensetzt (VELENOVSKY 1905: 250 ff., BAYER 1903, TROLL 1937: 502 f., WEBSTER & STEEVES 1958), wobei VELENOVSKY und BAYER die Entstehung der Kurztriebe auf Dicotomie, TROLL dagegen auf akrogen-seitliche Verzweigung zurückführt. DASANAYAKE (1960) hat demgegenüber nachgewiesen, daß die Haupttriebe beblättert sind und die Verzweigung und Kurztriebbildung von den Wedelbasen ausgeht.

Übersichtlicher gestaltet sich das Rhizom von *Hypolepis repens* (L.) PR., weil es die Differenzierung in Kurz- und Langtriebe nicht besitzt (Abb. 3 a). Es soll hier zunächst vorgestellt werden. Merkwürdig ist daran die Stellung der Wedel, welche distich abwechselnd links und rechts so angeordnet sind, daß sie mit ihrer Oberseite schräg rückwärts zum Rhizom zeigen. Sie sind also longitudinal an Rhizom angeordnet. Dabei ist die Wedelbasis auf 2—5 cm Länge plagiotrop orientiert; erst dann richtet sich der Wedel auf, um in den Luftraum hinauszuwachsen. Dieses „Auslegerprinzip“ verleiht dem an der Bodenoberfläche kriechenden Rhizom mit den mächtigen Wedeln Standfestigkeit, was bei einem im Boden kriechenden Rhizom nicht nötig ist (Abb. 3 b). An beiden Seiten der Blattbasis entspringt ein Seitensproß, der sofort zu langgestrecktem Wachstum übergeht. Bei anderen *Hypolepis*-Arten (*H. bogotensis* KARST.) können hier in disticher Anordnung 6—8 solcher Seitentriebe beobachtet werden. Die Verhältnisse von *H. repens* stimmen mit *Pteridium* weitgehend überein, jedoch mit dem Unterschied, daß bei letzterem in der Regel der basiskope Seitentrieb in Gestalt eines Kurztriebes austreibt (Abb. 3 b). Diese ungewöhnliche Stellung zum Rhizom gab im wesentlichen zu der Auffassung Anlaß, die Hauptrhizome von *Pteridium* seien blattlos und die Wedel den seitlichen Kurztrieben zuzuordnen, wobei freilich übersehen wurde, daß auch in bezug auf diese die Wedeloberseite nach rückwärts und nicht zur Kurztriebspitze zeigt. Diese longitudinale

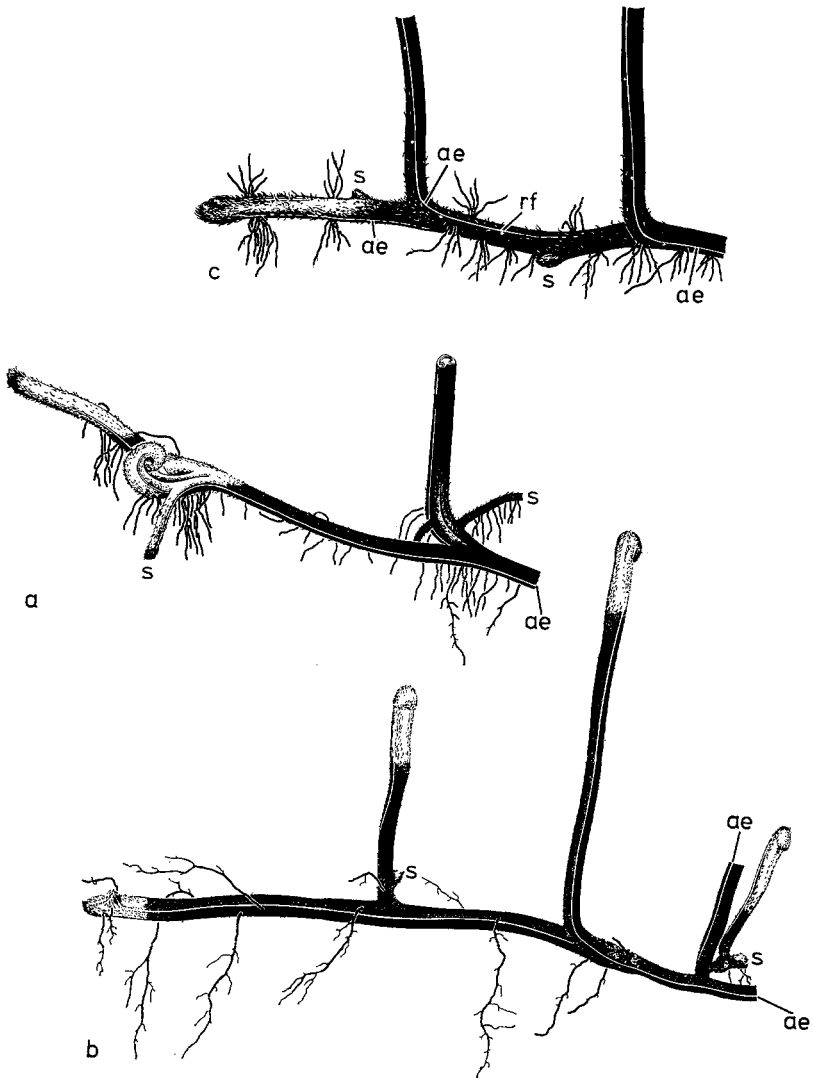


Abb. 3. *a* Rhizom von *Hypolepis repens*; dem vorderen noch nicht entfalteten Wedel entspringen unterseits Wurzeln. *b* Rhizom von *Pteridium aquilinum*; die Seitentriebe sind als Kurztriebe ausgebildet. *c* Rhizom von *Stenochlaena tenuifolia*. — *ae* = Aerophor, *s* = Seitentriebe, *rf* = Rudimentärfiedern, alle $\times 0,3$

Wedelinsertion steht jedenfalls im Widerspruch zu der in unserer Kormus-Definition festgelegten transversalen Anordnung typischer Blattorgane.

Eine Eigentümlichkeit aller *Hypolepidaceae*-Rhizome ist der Besitz eines Aerophors, der als aufgewölbte mit Spaltöffnungen versehene Leiste den Rhizomkörper an beiden Seiten begleitet (Abb. 3a, b). Er umläuft als völlig geschlossene Linie die transversal inserierten Blätter mitsamt den Seitensprossen und ist nur an den Vegetationspunkten unterbrochen. Es läßt sich zeigen, daß dieser Aerophor den mit Spaltöffnungen versehenen Unterseiten der Interkostalfelder einer Spreitenfläche homolog ist. Diese gehen nämlich überall, wo sie sich an den Fiederansätzen verschmälern, in den linienförmigen Aerophor über. Das Rhizom erhält durch den Aerophor eine scharfe Grenze zwischen Ober- und Unterseite, also Bifazialität, ein Befund, der wiederum der Definition des Achsenkörpers als unifazialen Kormusorgans entgegensteht.

Das Bild von einem bifazialen Rhizomkörper wird abgerundet, wenn man das Scheitelmeristem und die Organogenese betrachtet, wozu vor allem eine räumliche Darstellung der Verhältnisse nötig ist (Abb. 4a, b). Seit den Arbeiten KLEINS (1884) ist bekannt, daß das Rhizom von *Pteridium aquilinum* eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt. KLEINS Abbildung ist bis in die neueste Literatur immer wieder übernommen worden, doch ist es seitdem trotz vieler Bemühungen mit der dafür völlig unzulänglichen Mikrotomtechnik nicht gelungen, eine räumliche Darstellung vom Bau dieser Rhizomspitzen zu geben (vgl. z. B. BOWER 1923: 106, VON GUTTENBERG 1966: 151, OGURA 1972: 83, WETTER & WETTER 1954, WEBSTER & STEEVES 1958, DASANAYAKE 1960, McALPIN & WHITE 1974). Die Scheitelzelle des *Pteridium*-Rhizoms ist so angeordnet, daß sie transversal zur Mediane des Rhizoms segmentiert. Sie stimmt damit in der Anordnung mit der zweischneidigen Scheitelzelle eines Wedels überein und erzeugt ebenso wie dieses ein transversal liegendes abgeflachtes Scheitelmeristem. Die Übereinstimmung mit einer wachsenden Wedelspitze wird dadurch noch größer, daß die Wedelanlagen direkt durch eine Fraktionierung aus Abschnitten des Meristemwulstes hervorgehen. Die entstehenden Wedelscheitelzellen stehen deshalb parallel zur sproßscheitelzelle, und die Wedel sind primär longitudinal wie die Fiedern an einer Rhachis am Rhizom inseriert. Die nur vorübergehende Förderung der Wedelentwicklung gegenüber dem Rhizomscheitel bewirkt schließlich die am fertigen Rhizom beobachtete nach rückwärts weisende Stellung der Wedeloberseite. Der gemeinsamen Vegetationslinie der Rhizomspitze und der Wedel ordnen sich auch die an der Wedelbasis auftretenden Seitentriebscheitel ein, die aus basalen Fraktionen des Wedelrandmeristems hervorgehen und deshalb zu Recht als phyllogen bezeichnet werden können (vgl. NAYAR, KAUR & BAJPAI 1967, TROOP & MICKEL 1968, MICKEL 1973, IMAICHI & NISHIDA 1973) (Abb. 4b).

Anders als bei der Fiederbildung, verharren diese Randmeristemfraktionen zunächst in Ruhe, unterliegen also, ähnlich dem Rhizomscheitel, gegenüber der aktiven Wedelspitze einem vorübergehenden hemmenden Einfluß.

Die Ontogenese des *Hypolepis*-Rhizoms stimmt mit *Pteridium* weitgehend überein. Das Beispiel von *Hypolepis viscosa* (KARST.) METT. zeigt jedoch, ebenso wie auch andere von mir untersuchte Hypolepidaceen, eine dreischneidige Scheitelzelle (Abb. 4c—e). Trotzdem ist der Rhizomscheitel transversal abgeflacht und die Anordnung der Wedelscheitelzelle wie bei *Pteridium*, woraus auch die gleiche primär longitudinale Wedelinsertion resultiert.

Den gleichen Bauplan, wie er hier für *Hypolepis*- und *Pteridium*-Rhizome geschildert wurde, besitzen auch die Rhizome der Gattungen *Histiopteris* und *Paesia*.

Der Vollständigkeit halber sollen auch die Bewurzelungsverhältnisse der *Hypolepidaceae* kurz erwähnt werden, die von WETTER (1952) ausführlicher dargestellt worden sind. Wurzeln entspringen hier vorzüglich der Rhizomunterseite, sind jedoch nicht auf die Unterseite beschränkt (Abb. 3a, b). Von Interesse ist die Beobachtung, daß Wurzeln auch von den am Boden oder im Boden liegenden Teilen der Wedelbasen gebildet werden. Eine Zuordnung der Wurzeln zu bestimmten Organen ist daher bei adulten Pflanzen nicht möglich. Bei den Keimpflanzen wird dagegen pro Wedel nur eine Wurzelanlage gebildet (WETTER 1952). Es ist auch bekannt, daß die Keimpflanzen von *Pteridium aquilinum* zunächst aufrecht wachsen und in dieser Phase den Kormus-Typus besitzen. Erst die beiden plagiotropen Rhizomäste, die von den Keimpflanzen ausgehen, haben die hier geschilderte Organisation (BOWER 1923: 75). Soweit wir feststellen konnten, weisen jedoch die Keimpflanzen aller anderen hier dargestellten dorsiventralen *Hypolepidaceen* von Anfang an die für sie charakteristische Organisation auf. Kritische Untersuchungen über die Embryoentwicklung der dorsiventralen Farne stehen jedoch noch aus.

Abb. 4. Scheitelmeristeme an der Rhizomspitze verschiedener Farne in Aufsicht. a—b *Pteridium aquilinum*: a Spitze eines voll erstarkten Rhizoms mit zwei Blattanlagen. b Wedelanlage mit zugehöriger Seitentriebanlage. c—e *Hypolepis viscosa*: c beginnende Wedelausgliederung, d Anordnung der jungen Wedelanlage zur Rhizomspitze, e fortgeschrittene Wedelanlage. f—h *Dennstaedtia sprucei*: f vor Beginn der Wedelausgliederung, g nach Entstehung der Blattscheitelzelle, h fortgeschrittene Wedelanlage. s = Rhizomscheitelzelle, bl = Wedelscheitelzelle, rb = Randmeristem der Wedelanlage, r = randmeristemartiger Abschnitt der Rhizomspitze, o = Rhizomoberseite. Maßstrich = 100 μ m

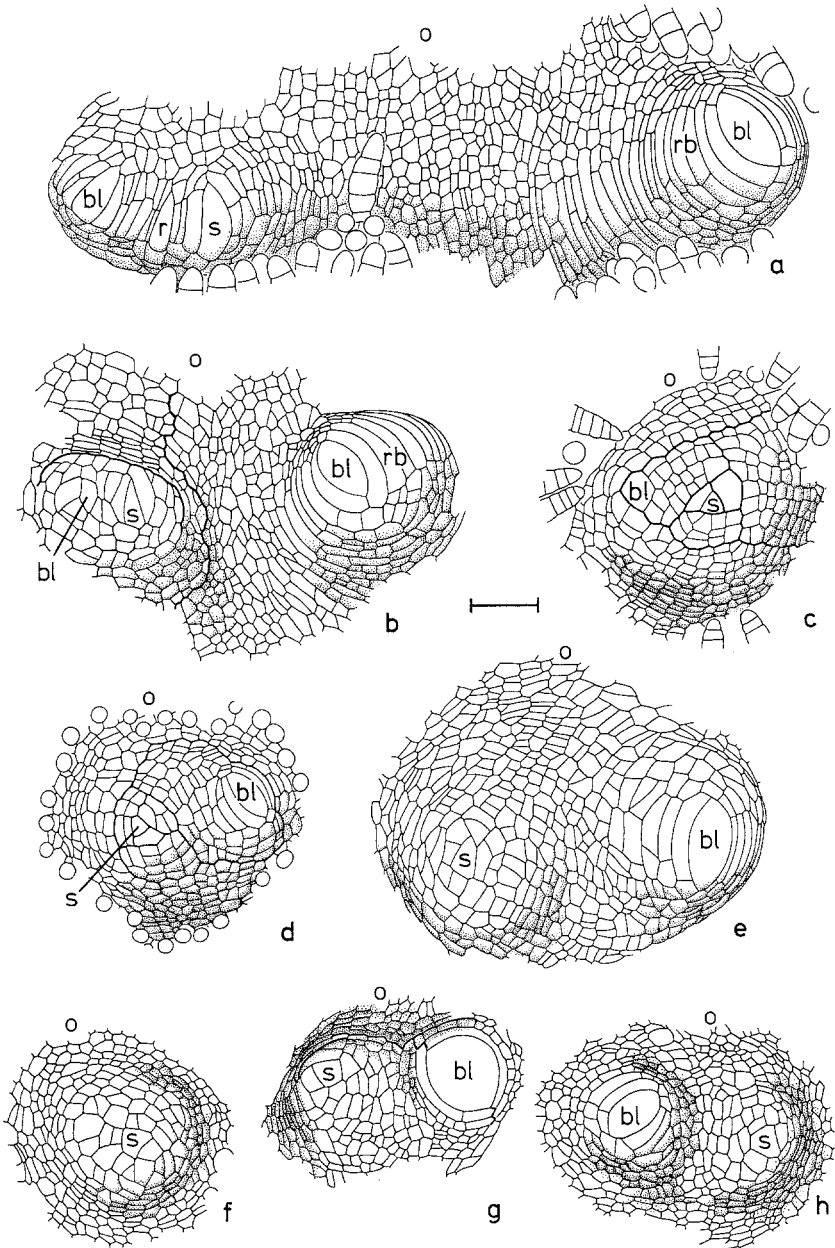


Abb. 4

Zusammenfassend kann man sagen, daß der Vegetationskörper der Hypolepidaceen — abgesehen von der Bewurzelung — nicht räumlich entsprechend dem Kormus-Typus, sondern flächig und damit letztlich thallös organisiert ist. Der Bauplan wird am besten vorstellbar, wenn man von einem flach auf dem Boden liegenden Farnwedel ausgeht und die einzelnen Fiedern senkrecht nach oben aufbiegt (Abb. 5). Ich möchte diesen Organisationstypus vorläufig als „*Hypolepis*-Typus“ bezeichnen.

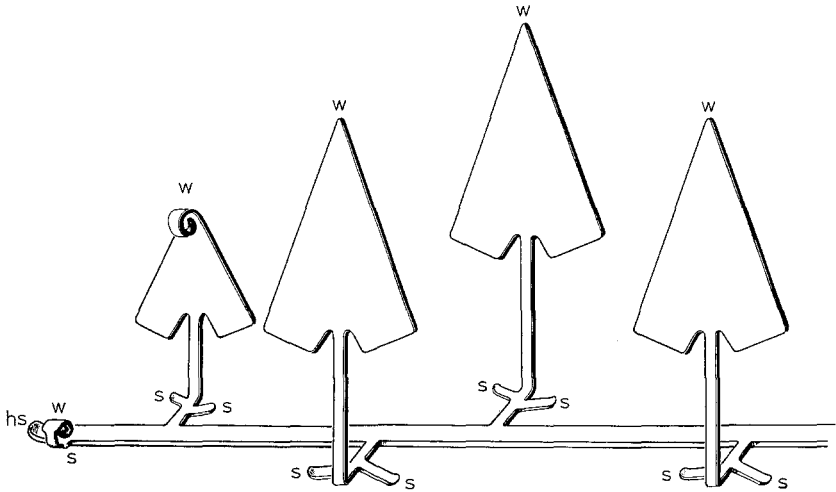


Abb. 5. Schema einer *Hypolepidaceae*; die insgesamt flächig-thallöse Organisation wie aus einer Platte ausgeschnitten und die Wedel in senkrechte Stellung aufgebogen. *hs* = Hauptscheitel, *s* = Seitentriebe, *w* = Wedel

Davallia-Typus

Sehr viel weiter als der *Hypolepis*-Typus ist der *Davallia*- (oder *Polypodium*-)Typus in verschiedenen Farngruppen verbreitet. Farne dieses Typs sind meist Felsfarne oder Epiphyten. Viele wachsen als Haftkletterer an Felsen, Baumstämmen oder dicken Ästen aufwärts. Eigenartigerweise kommt dieser Typus in sehr verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der Farne in nahezu gleicher Form vor. Für einige Familien, wie die *Polypodiaceae* s. str. oder *Davalliaceae* s. str., bildet er die durchgängige Organisationsform. In anderen Gruppen ist er fließend mit radiär gestalteten Farnsprossen verbunden, wie z. B. in der großen FarnGattung *Elaphoglossum*. Als Repräsentant kann das allgemein bekannte *Polypodium vulgare* L. dienen (Abb. 1c). Die dorsiventralen Rhizome sind distich beblättert, und den Blättern sind

in Einzahl Seitentriebe zugeordnet. Wedel und Seitentriebe lassen sich jedoch nicht in einer Ebene unterbringen. Vielmehr sind die beiden Wedelzeilen an der Rhizomoberseite angeordnet, die jeweils akroskop vor den Wedeln stehenden Seitentriebe dagegen mehr den Flanken der Rhizomunterseite inseriert. Ein alle Ausgliederungen des Sprosses verbindender Aerophor fehlt. Die Wedel sind mit ihrer Oberseite der Rhizomspitze zugewendet, und sofern sich überhaupt Aerophore vom Blatt auf den Achsenkörper fortsetzen, laufen sie parallel am Rhizom abwärts. Bei *Stenochlaena tenuifolia* (DESY.) MOORE stehen an den Aerophoren Rudimentärfiedern, die sie als Derivate des Blattes ausweisen (Abb. 3c). Transversale Blattanordnung und Unifazialität der Rhizome entsprechen unseren Vorstellungen vom Kormus.

Während BOWER (1923: 66ff.) die Verzweigung dieser Rhizome auf Dichotomie zurückführen wollte, kann man bei TROLL (1937: 503ff.) erfahren, daß die Seitentriebe akrogenen Ursprungs seien, womit zum Ausdruck gebracht werden soll, daß sie seitlich in Scheitelnähe entstehen. TROLL bemerkt jedoch dazu, daß präzise ontogenetische Untersuchungen dazu fehlen. Er unterscheidet einen *Davallia*- und *Polypodium*-Typus der Verzweigung. Beide sind aber nur quantitativ verschieden, insofern nämlich, als die Entfernung vom Blatt und der zugeordneten Seitenknospe bei *Polypodium* so groß ist, daß die Seitentriebe in der Mitte zwischen zwei Blättern einer Zeile ausbiegen, während dieses bei *Davallia* direkt unterhalb des zugeordneten Blattes geschieht; *Stenochlaena* vermittelt (Abb. 9a—c). Die Bezeichnung *Davallia*-Typus verdient den Vorzug, weil bei *Davallia* die einander zugeordneten Organe beisammenstehen.

Die Übereinstimmungen des *Davallia*-Typus mit dem typischen Kormus und die Gegensätze zum *Hypolepis*-Typus kommen in der Ontogenese deutlich zum Ausdruck. Dies sei am Beispiel von *Polypodium vulgare* vorgeführt. Die Aufsicht auf eine Rhizomspitze, von der die Spreuschuppen abpräpariert wurden, zeigt den Rhizomscheitel mit einer meist dreiseitigen Scheitelzelle (Abb. 6a—c). Entsprechend KLEINS (1884) Angaben weist sie keine festen Lagebeziehungen zur Rhizomsymmetrie auf und weicht darüber hinaus oft von der dreiseitigen Form ab (Abb. 6c). Der Bereich des Urmeristems der Rhizomspitze läßt sich durch die in den Zeichnungen dargestellten Basen der Spreuschuppen abgrenzen. Die Blattanlagen entstehen nicht weit von der Sproßscheitelzelle abwechselnd rechts und links an der Rhizomoberseite, ohne daß man sie regelmäßigen Sproßscheitelsegmentierungen zuordnen könnte. Die Mediane der Blattscheitelzelle schneidet die Sproßscheitelzelle, so daß das von ihr erzeugte Blattrandmeristem quer zum Rhizom verläuft. Entgegen der Darstellung KLEINS (1884) lassen sich die Scheitelzellen der Seitensprosse nicht bis an den Haupt-

sproßscheitel heran verfolgen (Abb. 6*b*). Sie entstehen in einem vielzelligen Meristem, das sich vom Urmeristem des Sproßscheitels abgliedert, ohne in histogenetische Differenzierungen einzutreten. Oberflächlich ist es als ein von Spreuschuppen frei bleibendes Gewebefeld zu erkennen, das durch sich differenzierendes und schnell wachsendes Gewebe rasch und weit vom Rhizomscheitel und dem zugeordneten Blatt abgeschoben wird (Abb. 6*a—c*).

Zum Unterschied von der Ontogenese des *Hypolepis*-Typus läßt sich das Scheitelmeristem mit seinen Abgliederungen beim *Davallia*-Typus nicht als eine Vegetationslinie auffassen, deren Teilstücke in unveränderter Position die Seitenorgane aufbauen. Zwar gehen auch beim *Davallia*-Typus die Seitenorgane aus einer bandförmigen, die Rhizomspitze umlaufenden Meristemzone hervor, dabei stammen aber die Blattfraktionen allein aus deren oberen Hälfte, die Seitensproßfraktionen dagegen aus der unteren Hälfte (vgl. Abb. 9*d, f*). In jeder Blattfraktion wird ein neues, quer zum Meristemband des Rhizoms verlaufendes Randmeristem konstituiert, zuerst erkennbar an der Anordnung der Blattscheitelzelle. Dadurch wird das transversale Meristemband aufgelöst, der Achsenkörper erhält die Eigenschaft der Unifazialität.

Beziehungen zwischen *Hypolepis*- und *Davallia*-Typus

Nummehr stellt sich die Frage, ob zwischen den Gestaltungsverhältnissen des *Hypolepis*-Typus und des *Davallia*-Typus Beziehungen bestehen. Ein solcher Verdacht verstärkt sich durch einen Vergleich mit den Rhizomen der Gattung *Dennstaedtia* (*Dennstaedtiaceae* s. str.), von denen wir einige interessante Vertreter in Kolumbien beobachten konnten.

Zunächst sei das Rhizom von *Dennstaedtia sprucei* MOORE vorgestellt, einem Farn, der in feuchtwarmen Gebirgswäldern als Haftkletterer an Baumstämmen emporwächst und dabei die gleichen statt-

Abb. 6. *a—c*: Scheitelmeristeme von *Polypodium vulgare* in Aufsicht. *a* Scheitelmeristem mit einer Blattanlage und zugeordneter Seitentriebanlage; *b* die nächste Blattanlage an der Bildung ihrer Scheitelzelle erkennbar; das Feld, in welchem die zugeordnete Seitentriebanlage entsteht, noch nicht durch eine Zone histogenetischer Differenzierungen (Spreuschuppen) vom Urmeristem der Rhizomspitze abgetrennt; *c* Gesamtansicht einer Rhizomspitze mit 2 Blattanlagen und den bereits weit von den Blättern und der Rhizomspitze abgeschobenen Seitentriebanlagen; die entstehenden, im Präparat durchscheinenden Prokambiumstränge gerastert. *rhs* = Rhizomscheitelzelle, *b*₁—*b*₂ Blattanlagen, *s*₁—*s*₂ Seitentriebanlagen, *o* = Rhizomoberseite. Der Pfeil gibt die Wachstumsrichtung des Rhizoms an. Meßstrich = 100 µm

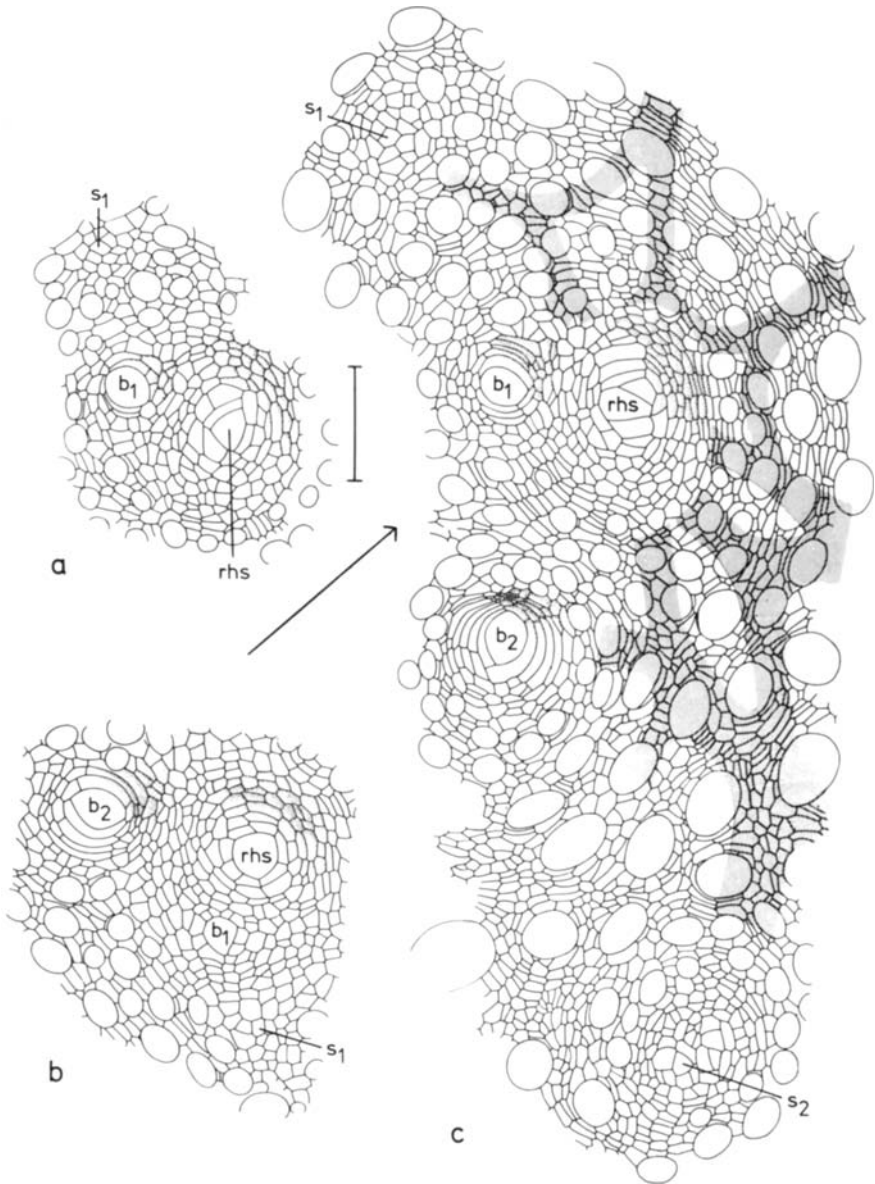


Abb. 6

lichen Ausmaße erreicht wie andere *Dennstaedtia*-Arten auch (Abb. 7a, 8a—c). Das Rhizom ist hier aber einem *Hypolepis*-Rhizom so ähnlich, daß wir den Farn, bevor wir seine Fruktifikation fanden, als *Hypolepis* angesprochen hatten. Es ist langgestreckt, kriechend, und die in den Flanken inserierten Wedel sind mit ihrer Oberseite zur Rhizomspitze hingewendet, was bei dem aufrecht kletternden Wuchs verständlich ist. Daß es sich um eine Verdrehung handelt, ist aus dem Verlauf des Blattrandes und Aerophors deutlich zu entnehmen. Die Ähnlichkeit

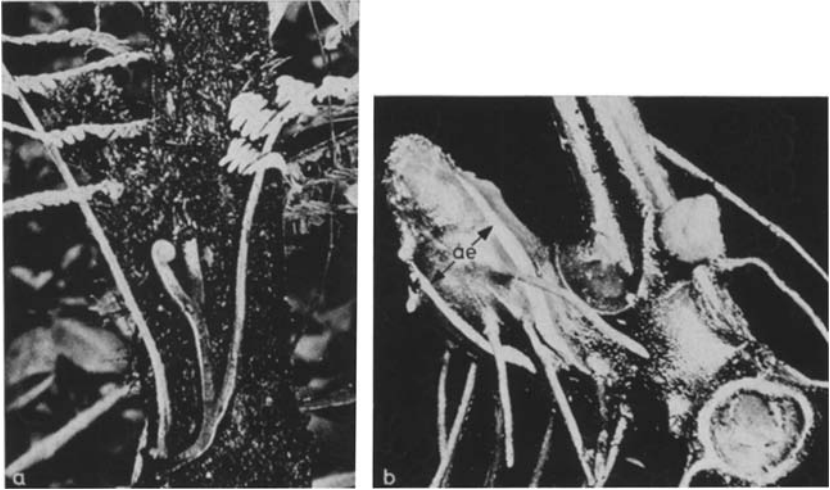


Abb. 7. a Rhizom von *Dennstaedtia sprucei* am natürlichen Standort an einem Baumstamm im perhumiden Gebirgswald in Kolumbien (1000 m) $\times 0,3$ (Aufn. LEIST); b Rhizomspitze von *Dennstaedtia dissecta*; Wedel und Seitentriebe sind wie bei *D. sprucei* angeordnet, die Aerophore enden jedoch parallel verlaufend auf dem Rhizom. ae = Aerophor; $\times 0,8$

mit *Hypolepis* wird durch den langgestreckten Wuchs und den durchgehenden Aerophor erzeugt, der den meisten anderen *Dennstaedtia*-Arten fehlt. Dieser Aerophor verläuft, wie ein Blick auf die Rhizomunterseite zeigt, von der basiskopen Seite eines Blattes kommend, schräg über das Rhizom zur Unterseite in basiskoper Richtung, wo er unterhalb der Insertion des nächstälteren Blattes der gleichen Zeile mit dessen akroskopem Aerophor unter spitzem Winkel zusammenläuft (Abb. 8a—c). Ähnlich wie bei *Hypolepis*, findet sich an der basiskopen Wedelbasis auch eine Seitenknospe, die aber, anders als bei *Hypolepis*, vom Aerophor nicht mehr mit eingeschlossen wird. Die Knospe liegt vielmehr oberhalb des Aerophors, der darunter als geschlossene Linie vorbeizieht (Abb. 8a). Wenn man allerdings bedenkt, daß der

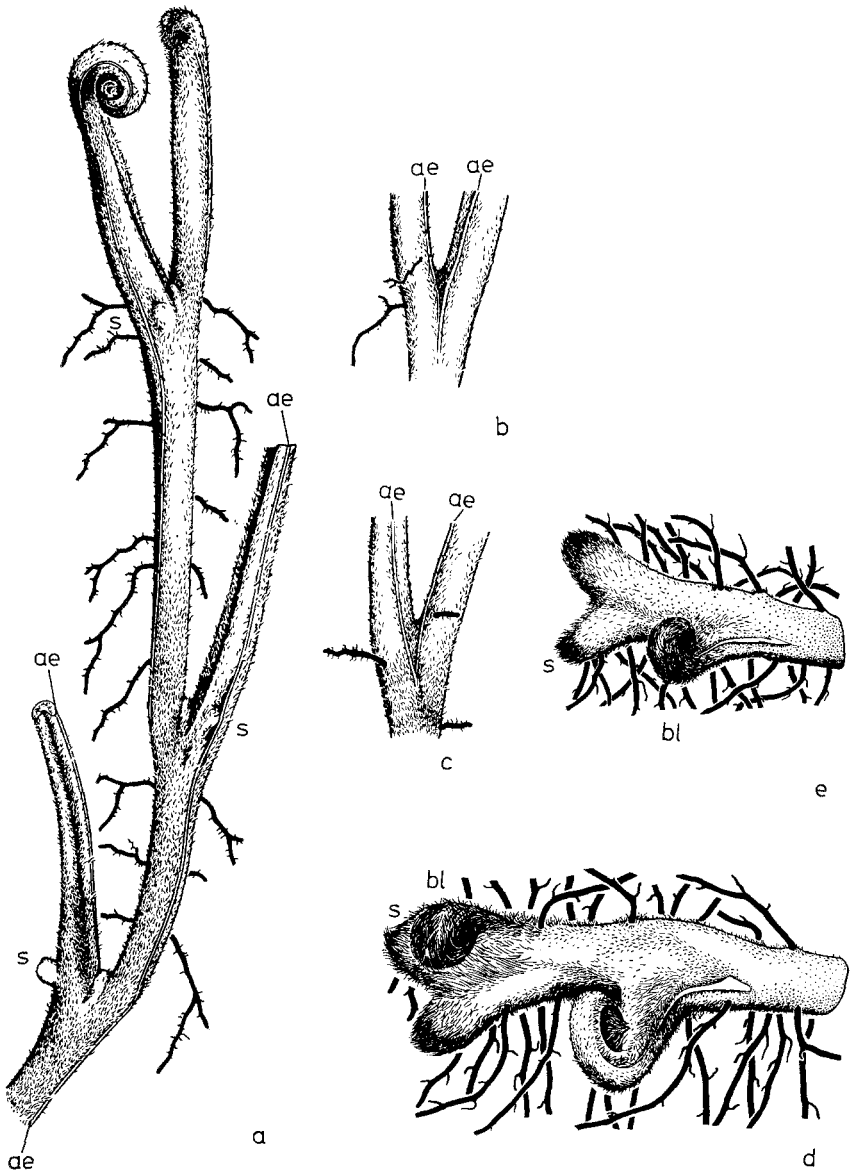


Abb. 8. Rhizome von *Dennstaedtia*. *a—c* *D. sprucei* aus Abb. 7 *a*: *a* Oberseite, *b* und *c* Unterseite der auf gleicher Höhe liegenden Abschnitte von *a*. *d—e* *D. lambertiana*, Aufsicht: Stellung des Seitensprosses (*s*) unter der jüngsten Blattanlage (*d*) und aus dem Mutterrhizom auszweigend (*e*). *bl* = das zum Seitensproß gehörige Blatt, *s* = Seitentriebe, *ae* = Aerophor; $\times 0,6$

Aerophor einem Teil der Blattunterseite und nicht dessen Rand selbst entspricht, wiegt dieser Unterschied nicht schwer.

Dennstaedtia dissecta MOORE, *D. cicutaria* MOORE u. a. sind Bodenfarnе mit stärker gestauchten Rhizomen. Die Stellungsverhältnisse der Wedel und Seitentriebe stimmen mit *D. sprucei* überein. Der Aerophor ist jedoch unterbrochen und endet schon kurz unterhalb der Blattinsertion auf dem Rhizomkörper (Abb. 7b). Bei *D. lambertiana* (REMY) CHRIST dagegen täuscht das Rhizom dichotome Verzweigung vor (Abb. 8d—e). Nicht an jedem Wedel entwickelt sich eine Seitenknospe. Dort aber, wo dies der Fall ist, findet sie sich an der akroskopen Seite der Wedelbasis und wächst gleichzeitig mit dem Wedel heran. Je nachdem, ob der Zwischenraum zwischen Knospe und Blatt gedehnt wird oder nicht, rückt der Seitensproß vom Blatt ab oder das Blatt steht scheinbar am Seitensproß. In beiden Fällen ist der Seitensproß zunächst schwächer als der Hauptsproß, doch erstarkt er schnell, so daß schließlich das Bild einer Isotomie entsteht.

Die Stellung der Seitenknospen von *D. lambertiana* könnte auf zweierlei Weise erklärt werden. Geht man vom Verzweigungssystem eines *Hypolepis* aus, der an beiden Seiten der Wedelbasis Knospen entwickelt, so wäre denkbar, daß im Gegensatz zu anderen *Dennstaedtia*-Arten eine akroskope Knospe entwickelt wird. Geht man dagegen von *D. sprucei* aus, so könnte man sich auch vorstellen, daß die basiskope Knospe längs des Aerophors soweit nach rückwärts verschoben wird, daß sie akroskop vor dem älteren Blatt erscheint, und zwar entsprechend dem Verlauf des Aerophors schräg unterhalb der Insertion. Wie immer die Stellung des Seitentriebes zu erklären ist, sie hat größte Ähnlichkeit mit der Knospenstellung beim *Davallia*-Typus, bei welchem wir Längsverschiebungen größeren Ausmaßes beobachtet hatten (Abb. 9a—c).

Ein Blick auf die Ontogenese an der Rhizomspitze von *Dennstaedtia sprucei* zeigt einen Vegetationspunkt mit dreischneidiger Scheitelzelle (Abb. 4f—h). Die Blattprimordien stimmen in ihrer Stellung mit *Hypolepis* überein, d. h. sie sind longitudinal inseriert. Die große Achse ihrer Scheitelzelle liegt quer zum Rhizom. Daraus folgt, daß die Blattinsertion erst postgenital in Richtung auf die Rhizomspitze verdreht wird.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sich die *Dennstaedtiaceen* tatsächlich vermittelnd zwischen den *Hypolepis*-Typus und den *Davallia*-Typus stellen lassen. Insgesamt stehen sie dem *Hypolepis*-Typus näher. Die durchweg flächige Gestaltung mit umlaufendem Rand wird bei *Dennstaedtia* insofern räumlicher, als die Wedel sich mit ihrer Oberseite zur Rhizomspitze drehen, wodurch die Seitensproßanlagen — sofern sie akroskop vor den Wedelbasen erscheinen — zur

Rhizomunterseite verschoben werden. Der Rand des Vegetationskörpers wird in zick-zackförmige Falten gelegt (Abb. 9e). Im *Davallia*-Typus ist die räumliche Struktur primär geworden, d. h., die Blattanlagen werden von vornherein quer zur Rhizomachse angelegt (Abb. 9f).

Diskussion

Wenn ich im vorigen die Meinung vertreten habe, daß eine Reihe von Farnen nicht die Organisation eines Kormus besitzt, so besagt

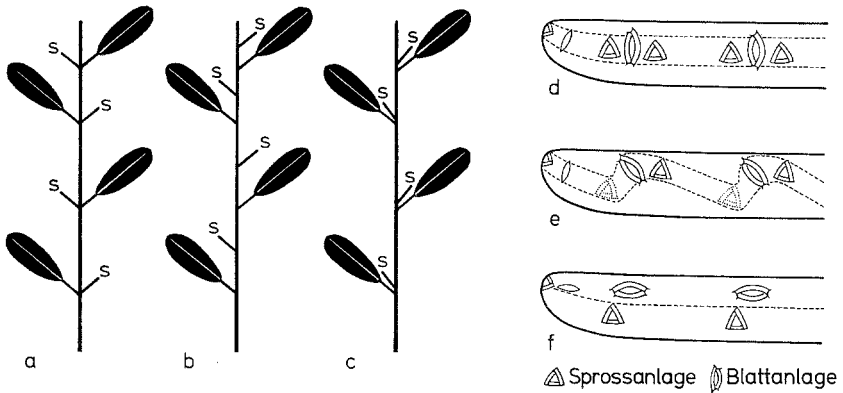


Abb. 9. a—c: Schema der Verzweigung nach dem *Davallia*-Typus, unterschiedliches Ausmaß der akroskopischen Knospenverschiebung gegenüber dem zugeordneten Wedel. a *Polypodium*, b *Stenochlaena*, c *Davallia*. d—f Schema der Beziehungen zwischen den Seiten-Organen beim *Hypolepis*-Typus (d), beim *Davallia*-Typus (e) und bei der vermittelnden *Dennstaedtia* (f); an der Rhizomspitze die Lage der Blattscheitelzelle eingezeichnet. s = Seitentriebe

das an sich nicht viel, ist doch diese Auffassung letztlich die Folge einer einschränkenden Definition des Kormusbegriffes. Ihre Bedeutung erhält diese Auffassung erst dadurch, daß sie die Wertung von Beobachtungen und die Blickrichtung verändert, wenn man nach der Entstehung der Landpflanzen weiterfragt. Fast automatisch stellt sich nämlich dann die Frage ein, ob der wesentlich einfachere und nun als qualitativ vom Kormus verschieden gewertete flächige Typus eines *Hypolepis* nicht als Modell für ursprüngliche Landpflanzen in Betracht kommt. Die bisher gewohnte Blickrichtung kehrt sich damit um. Ist die Telomtheorie der Versuch, flächige Kormusorgane wie die Blätter von räumlichen Verzweigungssystemen abzuleiten, so versuchen wir mit der Frage nach der Ursprünglichkeit des *Hypolepis*-

Typus umgekehrt, die räumliche Struktur des Kormus von einer flächigen abzuleiten.

Die Unzulänglichkeit der Telomtheorie ist von verschiedenen Seiten her erkennbar. Von der Phykologie her haben sich dazu etwa VISCHER (1953) und in einem Übersichtsreferat MOLLENHAUER (1975) kritisch geäußert. Die von ZIMMERMANN (1959: 476f., 1969: 49ff.) angenommenen Beziehungen der Psilophyten zu den aquatischen tangartigen Thalassiphyten erscheinen nicht nur mir sehr fragwürdig. Wenn tatsächlich Grünalgen solchen Ausmaßes den Übergang aus der Gezeitenzone zum terrestrischen Lebensraum vollzogen hätten, könnten sie wohl kaum vollständig erloschen sein, zumal aus diesem Biotop kein Konkurrent bekannt ist, der sie hätte verdrängen können. Landpflanzen vom Typ der Psilophyten können daher wohl nur von bereits auf dem Lande lebenden Grünalgen abstammen. Als solche kommen vor allem Landalgen vom Typ der *Chaetophorales* in Betracht (vgl. hierzu z. B. VISCHER 1953, FRITSCH 1965: 249 und 290, CHADEFAUD 1952, LOEBLICH 1974, WALTER 1973: 21, MOLLENHAUER 1975). Solche Landalgen haben vermutlich bereits im Kambrium existiert. Ihre Fossilien sind aus dem Ordoviciun bekannt (LOEBLICH 1974). Daß sie nicht reichlich erhalten sind, ist nicht verwunderlich, leben diese Organismen doch auch heute an Standorten, die eine Fossilisierung kaum zulassen. Folgende wichtige Evolutionsschritte könnten von solchen Algen zu den Archegoniaten geführt haben: Übergang von pseudo-parenchymatischen zu parenchymatischen Thalli mit Rand- oder Spitzenwachstum; Thalli womöglich z. T. poikilohydrisch; Generationswechsel wahrscheinlich isomorph (wie heute noch bei vielen *Chaetophorales*). Die Bildung der Keimzellen in Gametangien bzw. Sporangien wäre — wenn man diese als umhüllte Organe im Sinne von GROLLE (1971) auffaßt — als Anpassung an das Landleben verständlich. Von solchen thallosen Urlandpflanzen müßte die Evolution der Moose, Psilophyten, Lycophyten, Sphenophyten, Farne und womöglich weiterer erloschener Pflanzengruppen ihren Ausgang genommen haben. Modelle für den Übergang von bandförmig wachsenden plagiotropen Thalli zu sproßartigen orthotropen Organisationsformen liefert die Reihe der thallosen zu den foliosen Lebermoosen, wie sie bei GOEBEL (1930: 709ff.) eingehend dargelegt ist. Dadurch, daß die Moosgametophyten ihre Gametangien an der Thallusoberseite entwickeln, war der nach Oogamie ernährungsphysiologisch unselbständige Sporophyt zur Reduktion verurteilt. Bei den Pteridophyten hingegen stehen die Archegonien an der Thallusunterseite, so daß der Sporophyt mit dem Boden in Berührung kommt und damit die Chance zur Selbständigkeit und Höherentwicklung erhält. Die Psilophyten wären demnach als sekundäre Sumpf- und Wasserpflanzen, als frühe „Binsengewächse“ unter den Pteridophyten zu verstehen. Bei dieser Ent-

wicklung könnten sie die flächig-thallöse Gestalt verloren haben. Als Vorfahren der Kormophyten kommen sie nicht in Betracht, wie auch PICHI-SERMOLLI (1959) feststellt. Dagegen blieben die Farne dem Prinzip der Ausbildung flächiger Assimilationsorgane treu: Ihre Evolution führte zur Entstehung des Kormus.

Wichtige Argumente gegen die Telomtheorie zur Entstehung des Kormus lieferten bereits ontogenetische Untersuchungen an Farnblättern (HAGEMANN 1965, 1967). Sie zeigen, daß insbesondere die sogen. Elementarprozesse der Planation und Telomverwachsung (vgl. ZIMMERMANN 1959: 103ff., 1969: 29) mit der tatsächlich ablaufenden Entwicklung unvereinbar sind. Einerseits besitzen mit nur einem Nerv versehene Farnblattfiedern (z. B. bei *Hymenophyllum*), die mit einem Telom identifiziert werden, bereits flächige Gestalt, die doch erst das Ergebnis von Planation und Telomverwachsung sein sollte, andererseits ist bei Fiedern mit gabeliger Nervatur keine Telomverwachsung zu beobachten. Tatsächlich beruht die Fiederbildung auf der Fraktionierung des Randmeristems. Ein solches Randmeristem und auch der Vorgang seiner Fraktionierung können ursprünglich sein. Die Unterdrückung der Fraktionierung hat jedenfalls die Bildung größerer zusammenhängender Flächen zur Folge. Das aber als Verwachsung zu bezeichnen, ist falsch.

Nach den vorangegangenen Überlegungen kommt als Ausgangsform für die Evolution der Farne ein dem Boden aufliegender flächiger Thallus in Frage. Als Modell dafür kommen die Prothallien rezenter Farne in Betracht. Es sind dies Pflänzchen, die, mit einem Randmeristem ausgestattet, zu unbegrenztem Wachstum und zur Verzweigung befähigt sind, wie die Beispiele von *Pityrogramme* und *Elaphoglossum* zeigen (STOCKEY & ATKINSON, NAYAR & KAUR) (Abb. 10a, b). Wenn man sich in den perhumiden warmen Tropen umsieht, findet man allenthalben, daß sich auf den völlig bloßgelegten Flächen von Erdbeben, Erosionen, Wegböschungen oder steilen, schnell verwitternden Felshängen in kurzer Zeit meterhohe Farnestrüppe entwickeln. Dabei dominieren Gleicheniaceen und Hypolepidaceen, welche die anfangs konkurrierenden kleineren Rosettenfarne, wie *Thelypteris*- und *Pityrogramma*-Arten, schnell durch ihre hohen, sich gegenseitig stützenden Wedel verdrängen. Auch in jungen Sekundärwäldern dominieren zunächst diese Farne, bis sie von Baumfarnen und schließlich von dem sich allmählich durchsetzenden Baumwuchs wieder verdrängt werden. Die Voraussetzung dafür ist, daß sich auch völlig nackte Böden, noch bevor Moosdecken erscheinen, in kürzester Zeit mit Farnprothallienrasen überziehen. Das zeigt zumindest, daß prothalliumartig organisierte Pflanzen geeignet sind, jungfräuliches Land unter tropischen Bedingungen zu besiedeln.

Aber nicht nur die vegetativen Funktionen, sondern auch die Gestaltung der Fortpflanzungsorgane muß entscheidend für die Evolution des Kormophyten gewesen sein. Geht man von der Vorstellung eines isomorphen Generationswechsels bei den hypothetischen Urlandpflanzen aus, so stellt sich die Frage nach dem Bau der ursprünglichen Sporangien. Auch hier ergibt sich ein Gegensatz zur landläufigen Vorstellung, daß die derben Sporangien der *eusporangiaten* Farne

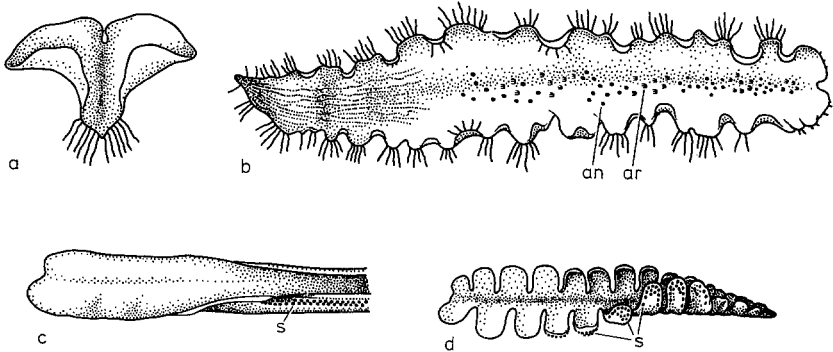


Abb. 10. *a* Prothallium von *Pityrogramme chrysophylla*. *b* Prothallium von *Peltapteris peltata* (SWARTZ) MORTON (Unterseite). *c* Rekonstruktion eines hypothetischen ursprünglichen Farnsporophyten mit ungeteilten Thallusflügeln; *d* dasselbe mit fraktionierten Thallusflügeln. *ar* = Archegonium, *an* = Antheridien, *s* = Sporangien (*a* aus NAYAR & KAUR 1971 und *b* nach STOCKEY & ATKINSON 1957, beide verändert)

ursprünglich seien. Ein Vergleich zwischen der Entwicklung von Antheridien bzw. Archegonien und Sporangien bei leptosporangiaten Farnen läßt nämlich die letzteren als ursprünglicher erscheinen: Die Antheridien- und Sporangienentwicklung beginnt hier gleichartig, mit einer papillösen Aufwölbung von Oberflächenzellen, der die periklinale Abteilung einer trichomartigen Zelle folgt. Die vermutlich zarten Thalli der ersten Landpflanzen sind kaum mit derben Sporangien vorstellbar. Dazu ist Isomorphie der Fortpflanzungsorgane bei Gameto- und Sporophyten der Algen eine durchaus geläufige Erscheinung. Von Interesse ist dabei, daß Gametophyten leptosporangiaten Farne grundsätzlich in der Lage sind, Sporangien auszubilden, wie BIERHORST (1971) am Beispiel von *Actinostachys oligostachys* BIERHORST gezeigt hat. Die Sporangien könnten sich also auf den Sporophyten ähnlich wie die Antheridien der Gametophyten unter dem Thallusrand entwickelt haben. Damit die Zystosporen durch den Wind verbreitet werden konnten, mußten sich die Thallusränder aufkrümmen

(Abb. 10c). Die Auflösung der Thallusflügel in einzelne Lappen mag dies begünstigt haben (Abb. 10d). Die Auflösung der Prothalliumflügel kommt auch heute vor, wie ATKINSON (1960) am Beispiel von *Mohria caffrorum* u. a. gezeigt hat. Damit ist aber im Prinzip der *Hypolepis*-Typ erreicht. Vergrößerungen des Vegetationskörpers, Entwicklung der Wedelstiele zu den ersten tragenden, in den Luftraum aufragenden Bauelementen bestimmten nach dieser konstruktiven Adaptation den weiteren Verlauf der Evolution, während die Hauptachse, das Rhizom bildend, am Boden blieb. Die Sporangien entwickelten sich weiterhin unter dem umgebogenen Wedelrand, womit die bis heute und bei allen Höheren Pflanzen beobachtete Bindung der Sporangien an die Blattorgane fixiert wurde.

Damit steht eine neue Hypothese über die Entstehung des Kormus, freilich mit spekulativen Zügen, gestützt aber auf typologische und ontogenetische Untersuchungen an rezenten Farnen. Gegenüber der auf fossilem Material fußenden Telomtheorie mag dies auf den ersten Blick ein Nachteil sein, doch waren es gerade die Bedenken gegen die Telomtheorie, die zu einer Alternative herausforderten. Vielleicht kann unsere neue Hypothese zu weiteren kritischen Untersuchungen, besonders in den perhumiden Tropen anregen. Eine Überprüfung an fossilem Material dürfte allerdings schwierig sein, da in den postulierten humid-tropischen Lebensräumen die Chancen für eine Erhaltung zarter Gewächse bekanntlich sehr gering sind. Dennoch gibt es Hinweise dafür, daß der *Hypolepis*-Typus schon früh existiert hat. Neuere Untersuchungen über die *Coenopteridales* von DELEVORYAS & MORGAN (1954) und GALTIER (1967, 1969, 1971), z. B. über die Morphologie der Gattung *Botryopteris*, sind nämlich sehr wohl geeignet, den Verdacht zu stärken, daß diese Pflanzen dem *Hypolepis*-Typus entsprechen haben. So lassen die Schliffe GALTIERs von *B. antiqua* KIDSTON und *B. forensis* RENAULT nicht nur bifaziale langkriechende Rhizome, sondern auch Leptosporangien erkennen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. DIETER MOLLENHAUER für die enge Zusammenarbeit, ferner seinen Kollegen Dr. W. F. GUTMANN und Dr. D. S. PETERS, die mit ihm zusammen seit Jahren für anregende Arbeitsgespräche in der Außenstelle Lochmühle des Forschungsinstituts Senckenberg gesorgt haben, aus denen ich wesentliche Impulse für die vorliegende Arbeit erhalten habe. — An den Beobachtungen in Kolumbien waren die Herren Dr. N. LEIST und Dr. D. MÖHLE beteiligt. Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1972/73 durchgeführt und großzügig von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (Projekt: Ökologie der Pteridophyten, Ha 397/6). Außerdem wurden Ergebnisse aus der Staatsexamensarbeit von Herrn Dr. LEIST und der Dissertation von Herrn Dr. J. RICHTER verwendet. Bei allen Genannten möchte ich mich bedanken. Für zuverlässige technische Assistenz danke ich Frä. I. FLEISCHER, und für die Herstellung der Zeichnungen gebührt meiner Frau herzlicher Dank.

Zusammenfassung

Die Vorstellungen über die Phylogenie der Kormophyten sind heute weitgehend von der Telomtheorie geprägt. Aufrechter Wuchs, Radiärsymmetrie, Dichotomie, Protostelie und derbe Sporangien gelten als ursprünglich. Der Versuch, den Kormus-Typus nach den Lagebeziehungen der Grundorgane zueinander zu definieren, führt zu dem Ergebnis, daß einige Farne diesen Typus nicht besitzen. Das gilt für die *Hypolepidaceae* s. str., deren Vegetationskörper insgesamt flächig-thallös gebaut ist. Der Fläche ordnen sich das Rhizom, die Wedel und die Seitentriebe ein. Der *Hypolepis*-Typus ist durch Übergangsformen wie *Dennstaedtiaceae*, *Polypodiaceae* u. a. mit dem Kormus-Typus verbunden. Der *Hypolepis*-Typus wird mit der Organisation von Farnprothallien verglichen. Die Standortbedingungen in den perhumiden Tropen lassen es möglich erscheinen, daß primitive Farne einen isomorphen Generationswechsel besessen haben. Als Modelle für derartige hypothetische Stammformen kommen Prothallien von rezenten Farnen in Frage.

Literaturverzeichnis

- ANDREWS, H. N., and KASPER, A. E., 1970: Plant fossils of the Trout Valley formation. *Moire Geol. Survey. Bull.* **23**, 3—36.
 — 1961: *Studies in Palaeobotany*. New York: Wiley.
 ATKINSON, L. R., 1960: The Schizaeaceae: the gametophyte of Mohria. *Phytomorphology* **10**, 351—367.
 BANKS, H. P., 1970: *Evolution and Plants of the Past*. Belmont, California: Wadsworth.
 BAYER, A., 1903: Zur Morphologie der Rhizome von *Pteris aquilina*. *Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.*, Nr. 10.
 BIERHORST, D. W., 1971: *Morphology of Vascular Plants*. New York: Macmillan.
 — 1973: Non-appendicular fronds in the *Filicales*. In: JERMY, A. C., CRABBE, J. A., and THOMAS, B. A. (Ed.). *The phylogeny and classification of the ferns*. *Bot. J. Linn. Soc.* **67**, Suppl. **1**, 45—57.
 BOWER, F. O., 1923—1928: *The Ferns*. London: Cambridge University Press.
 — 1935: *Primitive Land Plants, also known as the Archegoniatae*. London: Macmillan.
 CAMPBELL, D. H., 1940: *The Evolution of Land Plants*. Stanford, Calif.: Stanford University Press.
 CHADEFAUD, M., 1952: La leçon des Algues. (Comment elles ont évolué ; comment leur évolution peut éclairer celle des plantes supérieures.) *Colloque Internat. Centr. Nation. Rech. Sci. Evol. Phylog. Végét.*, *Ann. Biol.* **28**, C9—C23.
 DASANAYAKE, M. D., 1960: Aspects of morphogenesis in a dorsiventral fern, *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN. *Ann. Bot. N. S.* **24**, 317—329.
 DELEVORYAS, T., and MORGAN, J., 1955: Observations on petiolar branching and foliage of an American *Botryopteris*. *Am. Midl. Nat.* **52**, 374—387.

- FOSTER, A. S., and GIFFORD, E. M., Jr., 1974: Comparative Morphology of Vascular Plants. 2. Ed. San Francisco: Freeman.
- FRITSCH, F. E., 1965: The Structure and Reproduction of the Algae. Cambridge: Cambridge University Press.
- GALTIER, J., 1967: Les sporanges de *Botryopteris antiqua* KIDSTON. C. R. Acad. Sci. Paris **264**, 897—900.
- 1969: Observations sur les structures foliaires et caulinaires de *Botryopteris antiqua* KIDSTON. C. R. Acad. Sci. Paris **268**, 3025—3028.
- 1971: La fructification de *Botryopteris forensis* RENAULT (*Coenopteridales* du « stéphanien français »): Précisions sur les sporanges et les spores. *Naturalia monspeliensia*, Sér. Bot. **22**, 145—155.
- GAMS, H., 1938: Ökologie der extratropischen Pteridophyten. In: Manual of Pteridology, editor: VERDOORN, S. 382—419. Den Haag: Nijhoff.
- GOEBEL, K. VON, 1930: Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. 2. Teil. 3. Aufl. Jena: G. Fischer.
- GROLLE, R., 1971: Die pflanzlichen Hüllorgane, in denen Sporen und Gameten entstehen. Zur Homologie und Terminologie. *Flora* **160**, 105—136.
- GUTTENBERG, H. VON, 1966: Histogenese der Pteridophyten. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Hrsg.: ZIMMERMANN, W., OZENDA, P., und WULF, H. D., Bd. 2, Teil 2, Abt. spezieller Teil. Berlin: Borntraeger.
- HAGEMANN, W., 1965: Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte des Farnsprosses II. Die Blattentwicklung in der Gattung *Adiantum* L. *Beitr. Biol. Pflanzen* **41**, 405—468.
- 1967: Bemerkungen zur Entwicklung und Differenzierung des Farnblattes und das Fiederwachstum von *Regnellidium diphyllum* LINDM. *Z. Pflanzenphysiol.* **57**, 26—45.
- 1975: Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion. *Bot. Jb.* **96**, 107—124.
- 1973: Typologie und Phylogenie. In: Phylogenetische Rekonstruktionen — Theorie und Praxis. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft Frankfurt a. M. **24**, 47—61.
- HOFMEISTER, W., 1857: Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. *Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. V. Math.-Physik. Classe III*, 601—682.
- 1851: Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung Höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Equiseten, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig.
- HOLTUM, R. E., 1938: The ecology of tropical pteridophytes. In: Manual of Pteridology, editor: VERDOORN, S. 420—450. Den Haag: Nijhoff.
- IMAICHI, R., and NISHIDA, M., 1973: Studies on the extra axillary buds of *Hypolepis punctata*. I. External morphology and anatomy. *Jap. J. Bot.* **48**, 268—280.
- JERMY, A. C., CRABBE, J. A., and THOMAS, B. A. (editors), 1973: The phylogeny and classification of the ferns. Supplement No. 1 to the *Bot. J. Linn. Soc.* **67**. London: Acad. Press.
- KLEIN, L., 1884: Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum an Vegetationspunkten dorsiventraler Farne. *Bot. Ztg.* **42**, 577—649.

- LOEBLICH, H. R., Jr., 1974: Protistan phylogeny as indicated by the fossil record. *Taxon* **23**, 277—290.
- MCALPIN, B. W., and WHITE, R. A., 1974: Shoot organization in the Filicales: The promeristem. *Amer. J. Bot.* **61**, 562—579.
- MICKEL, J. T., 1973: The classification and phylogenetic position of the Dennstaedtiaceae. In: The phylogeny and classification of the ferns. JERMY, A. C., CRABBE, J. A., and THOMAS, B. A., editors. Supplement No. 1 to the *Bot. J. Linn. Soc.* **67**, 135—144.
- MOLLENHAUER, D., 1975: Grünalgen und Landpflanzen — kritische Übersicht mit Konsequenzen für die Telomtheorie. *Courier Forschungsinst. Senckenberg, Frankfurt a. M.*, Nr. **15**.
- NAYAR, B. K., 1970: A phylogenetic classification of homosporous ferns. *Taxon* **19**, 229—236.
- KAUR, S., and BAYPAI, N., 1967: Morphological studies on *Histiopteris* and *Hypolepis*. *Bot. Not.* **120**, 177—195.
- — 1971: Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* **37**, 295—396.
- OGURA, Y., 1972: Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. In: ZIMMERMANN, W., CARLQUIST, S., OZENDA, P., und WULFF, H. D. (Hrsg.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 2. Aufl., Bd. **7**, Teil **3**, Spezieller Teil, Berlin: Borntraeger.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G., 1959: *Pteridophyta*. In: TURRILL, W. B. (Ed.): *Vistas in Botany*, 421—493. London: Pergamon Press.
- RASBACH, K., und WILMANN, O., 1968: Die Farnpflanzen Zentraleuropas, Gestalt, Geschichte, Lebensraum. Heidelberg: Quelle u. Meyer.
- SADEBECK, R., 1902: Pteridophyta: Allgemeiner Entwicklungsgang. Übersicht und Einteilung. In: ENGLER, A., und PRANTL, K.: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1. Teil, Abt. 4. Leipzig: Engelmann.
- STOCKEY, A. G., and ATKINSON, L. R., 1957: The gametophyte of some American species of *Elaphoglossum* and *Rhipidopteris*. *Phytomorphology* **7**, 275—292.
- TROOP, J. E., and MICKEL, J. T., 1968: Petiolar shoots in the dennstaedtioid and related ferns. *Amer. Fern. J.* **59**, 68—79.
- TROLL, W., 1937: *Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen*, I. Bd., Teil I. Berlin: Borntraeger.
- 1973: *Allgemeine Botanik, ein Lehrbuch auf vergleichend biologischer Grundlage*. 4. Aufl. Stuttgart: Enke.
- VELENOVSKY, J., 1905: *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Prag.
- VERDOORN, F. (Ed.), 1938: *Manual of Pteridology*. Den Haag: Nijhoff.
- VISCHER, W., 1953: Über primitivste Landpflanzen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **63**, 169—193.
- WALTER, H., 1973: *Die Vegetation der Erde*. 3. Aufl. Stuttgart: G. Fischer.
- WEBER, H., 1962: *Botanik, eine Einführung für Pharmazeuten und Mediziner*. Stuttgart: Wiss. Verlagsges.
- WEBSTER, B. D., and STEEVES, T. A., 1958: Morphogenesis in *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN. *General morphology and growth habit*. *Phytomorph.* **8**, 30—41.
- WETTER, C., 1952: Untersuchungen über Anordnung und Anlegung der Wurzeln bei leptosporangiaten Farnen. In: TROLL, W., und WETTER, C., *Beiträge zur Kenntnis der Radikationsverhältnisse von Farnen*, B.-Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, Math.-Naturwiss. Kl., Nr. **1**, 26—84.

WETTER, R., und WETTER, C., 1954: Studien über das Erstarkungswachstum und das primäre Dickenwachstum bei leptosporangiaten Farnen. *Flora N. F.* **41**, 598—631.

ZIMMERMANN, W., 1959: *Die Phylogenie der Pflanzen*. 2. Aufl. Stuttgart: G. Fischer.

— 1969: *Geschichte der Pflanzen, eine Übersicht*. Stuttgart: DTV-Thieme.

Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. WOLFGANG HAGEMANN, Institut für Systematische Botanik und Planzengeographie der Universität, Im Neuenheimer Feld 280, D-6900 Heidelberg, Bundesrepublik Deutschland.