

# Razvoj i srodstvo paprati *Cheilanthes*.

(Sa četiri slike u tekstu.)

(*Development and affinities of the Fern Cheilanthes.*)

Dr. I. Horvat.

Na osnovu misli iznesenih u jednoj ranijoj publikaciji<sup>1</sup> moglo se pouzdano očekivati, da će poznavanje ontogenije roda *Cheilanthes* pokazati vezu s pravim ascendentima uninduzijatnih miksta, na koje je upozorio Bower,<sup>2</sup> ali i sam naglasio, da se filetički odnošaji bez detaljnih istraživanja ne će moći odrediti. S tom sam namjerom istraživao razvoj vrste *Cheilanthes odora* Web. et Bertl. i ovdje iznosim rezultate, koji po mome mišljenju potvrđuju spomenuto shvaćanje.

## I.

Pretprošle jeseni ubrao sam u Jelsi na otoku Hvaru zrele spore i fiksirao sam mlade sporofile. Iz spora su izrasli u dvadeset dana gametofiti, a doskora razvili su se i prvi listići sporofita.

Protalij raste prvo vrijeme dvoreznom tjemenicom, a kad ona na poznati način izgubi funkciju, razvija se maleno tijelo središnjim meristemom i poprima doskora sroliki oblik.

Vegetativne stanice gametofita već u najmlađim stadijima u uglovima i na poprečnim stijenkama štapičasto odebljale. Odebljanja se vide osobito jasno nakon kvašenja u lužini i ispiranja vodom. Gametofit nema nikakvih dlaka ni žlijezda, jedino se ističe debela kutikula i nešto smeđi rizoidi.

Često se razviju najprije arhegoniji, a tekar kasnije anteridiji, te je gametofit obično protoginski.

---

<sup>1</sup> Horvat, I.: Ein Beitrag zur Kenntniss der marginalen Filicineen. Öst. Bot. Zeit. Jahrg. 1923, p. 335.—339.

<sup>2</sup> Bower, F. O.: Studies in the Phylogeny of the Filicales VII. The Pterioideae. Annals of Botany., Vol. XXXII. 1918. p. 68.

Grada spolnih organa ne pruža ništa osobita; anteridijska je pokrovnica nerazdjeljena.

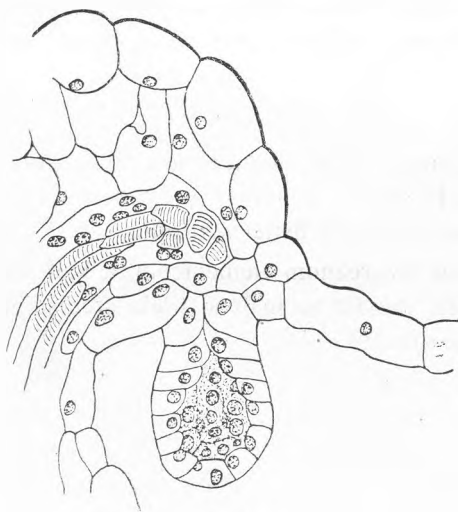
Embrio je pokriven smeđim dlakama, koje izrastu uzdužnim dijeljenjem u ljuske i te pokrivaju odraslo stablo.

Stablo je uspravno, listovi bipinatifidni, anatomska grada diktiostelna, u ksilemima razasute su između traheida pojedine parenhimske stanice. Otvor, što ga ostavlja žila peteljke tako je visok, da presijež inserciju slijedećeg lista i tvori tako tipsku diktiostelu.

U peteljci prolazi jedna žila, u koje su već pri dnu ksilemi razdjeljeni.

Morfologija je biljke točno opisana u Luersena,<sup>1</sup> tako da nemam ništa dodati.

Mnogo je zanimljiviji položaj i struktura sorsa. Prvi se sporangij razvija u neposrednoj blizini ruba lista, što je Prantl<sup>2</sup> ustanovio za vrste *Cheilanthes maderensis* i *Ch. hirta*. Prva je vrsta najbliže srodna s našom, pače po Luersenu<sup>3</sup> i Dielsu<sup>4</sup> nije drugo



Sl. 1.

do odlika od vrste *Ch. odora*. Prantl kaže, da se sporangiji obzirom na rub lista razvijaju »derart, dass die jungen Sporangien sich Anfangs rascher entwickeln als der Blattrand, und fast den Schein erwecken als gingen sie (wie das z. B. für *Mohria* thatsächlich der Fall ist) direkt aus den Randzellen hervor.«

Priložena slika 1. prikazuje nešto poodmakli stadij naše vrste za usporedbu s Bowerovom<sup>5</sup> slikom slična stadija u roda *Mohria*. (Fig. 12.)

<sup>1</sup> Luerssen, Ch.: Die Farnpflanzen in Rabenhorst Krypt. Flora III. 1889. p. 84.—89.

<sup>2</sup> Prantl, K.: Die Farngattungen Cryptogramme und Pellaea. Engler: Bot. Jahrb. 1882. p. 40.

<sup>3</sup> Luerssen, Ch.: l. c. p. 89.

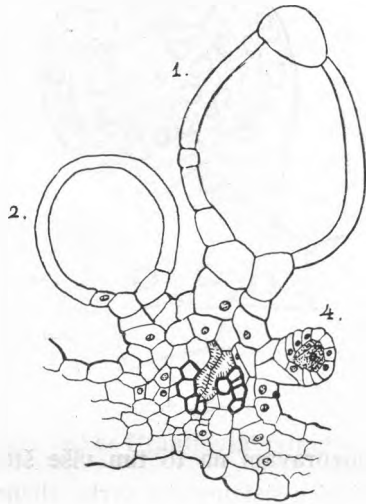
<sup>4</sup> Diels, L.: Pteridophyta in Engl.-Prantl: Die Natürlichen Pflanzenfamilien I. 4. 1902. p. 275.

<sup>5</sup> Bower, F. O.: Studies... VII. p. 10 Fig. 12.

Prantl nije istraživao sam razvoj i strukturu sorusa, a pošto se po uspelim Bowerovim<sup>1</sup> radovima u mnogo drugih slučajeva pokazalo, kako je struktura sorusa od odlučnog značenja za sistematski položaj paprati, to sam više pažnje posvetio ontogeniji sorusa.

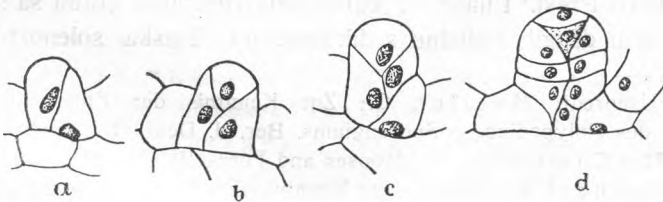
Prvi se sporangij razvija na receptakulu, koji se neznatno uzdigao iz ravnine lista, a kad taj sporangij već izraste do stanovite veličine razvijaju se daljnji sporangiji u stalnom vremenom i prostornom slijedu. Slijed je bazipetalan, struktura je sorusa dakle gradatna.

Na priloženoj se slici 2. vide samo tri sporangija i to prvi, drugi i četvrti, a treći, je bio sprijeđen. Dok su u prvom već ispale spore, u drugom se obično dijele tetrade, u trećem diferencira tapetni sloj, to je četvrti obično u početku razvoja.



Sl. 2.

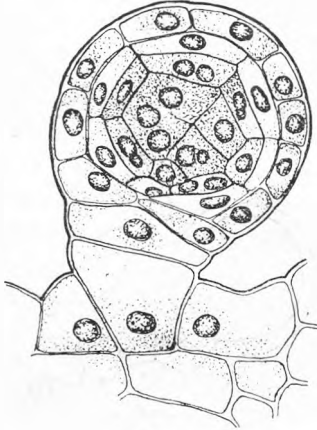
Razvoj sporangija također nije bio poznat. Sporangij se razvija iz jedne jedine stanice, koja se neznatno uzdigla u receptakulu. Prva je dioba antiklinalna; antiklina seže od gornje do bazalne perikline. Prva dakle segmentna stijenka seže do bazalne stijenke prve stanice, što se razabire u sl. 3. kod a, b i c, a donekle i u d, gdje su već slijedile i daljnje diobe sve do diferenciranja arhespora.



Sl. 3.

<sup>1</sup> Bower, F. O.: The Origin of a Land Flora, London 1908. p. 497.  
Acta botanica.

Daljnji je razvoj sporangija tipski leptosporangijatni: iz donjih stanica nastaje kratak držak sastavljen od tri niza; a iz gornjih se razvija na poznati način polipodioidni<sup>1</sup> sporangij.



Sl. 4.

Prerez arhespora pokazuje maleni broj sporocita; spore nemaju periplazmodija. Slika 4. pokazuje poodmakli stadij s diferenciranim tapetnim slojem i prvim diobama arhespora.

Annulus sastoji od malenog broja odebljelih stanica (oko 18) i ne seže ni do insercije drška ni do diferenciranog stomija. Sličnu gradnju sporangija nalazio sam u mnogo vrsta iz srodnih rodova *Nothochlaena* i *Pellaea*, tako da izgleda, da su keilantineje karakterizirane ovim tipom sporangija.

Upozoravam na to tim više što j Schnarf<sup>2</sup> uspjelo da upotrijebi u sistematske svrhe slične osebine u građi sporangija unutar srodnih grupa.

## II.

Premda je dosada istraživana ontogenija jedino u vrste *Cheilanthes odora*, to su ipak stanovite oznake u razvoju tako značajne, da se po mome mišljenju mogu generalizirati. Istina, istraživana vrsta ne pokazuje u svemu najprimitivnije karaktere, ali karakteristična fruktifikacija daje dovoljno razloga za sve izvode o postanku roda.

Marsh<sup>3</sup> je istraživao anatomsku građu nekih vrsta iz sect. *Physapteris* Presl.<sup>4</sup> i našao u jednih dorziventralnu građu sa solenostelom, a u drugih radialnu s diktiostelom. Tipska solenostela do-

<sup>1</sup> Usporedi: Mueller, C.: Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceen-Sporangiums. Ber. d. Deut. Bot. Ges. XI. 1903. p. 54.—72. i Campbell, O.: Mooses and Ferns III. ed. 1918. p. 339.—345.

<sup>2</sup> Schnarf, K.: Beiträge zur Kenntnis des Sporangienwandbaues der Polypodiaceae und Cyatheaceae und seiner systematischen Bedeutung. Sitz. d. Ak. d. Wis. Wien. 1904. Math. naturw. Kl. Bd. CXIII. Abt. I. p. 549—573.

<sup>3</sup> Marsh, B. A.: The Anatomy of some xerophilous Species of *Cheilanthes* and *Pellaea*. Ann. of Bot. Vol. XXVIII. p. 672—684.

<sup>4</sup> Diels, L.: l. c. p. p. 277.

lazi u *Ch. Fendleri*; kod vrste *Ch. gracillima* nastupa tu i tamo diktiostela, koja je još izrazitija u vrste *Ch. lanuginosa*, a posve normalna u vrste *Ch. persica* (Szowitzi). Paralelno s morfologijom stele polazi i njena histološka građa. Tako su ksilemi u vrste *Ch. Fendleri* građeni od masivnih traheida, a u ostalih vrsta dolazi uz traheide i parenhim, kao što je to i u vrste *Cheilanthes odora*. Slično je i s peteljkom i dermalnim tvorevinama. Po svemu se vidi, da ostale vrste imaju neke primitivnije anatomske karaktere od naše vrste. Nažalost nije u njih poznata fruktifikacija, koja bi također mogla biti osobita i za filogeniju važna. Međutim već nadene oznake u građi gametofita, a napose u razvoju fruktifikativnih organa kod vrste *Cheilanthes odora* tako su jasne, da dozvoljavaju sigurni zaključak na ascendente čitavoga roda. Štapičasta odebljanja glavna su značajka shizeacejskih protalija i upućuju, kako sam već prije naglasio, na usku srodnost.<sup>1</sup>

Isto je tako i položaj sorsa izraz genetske veze, i u ovom slučaju tako evidentan, da se na nj moglo već iz Prantlovih<sup>2</sup> istraživanja lako naslućivati.

Usporedimo li strukturu sorsa sa shizeacejskom, to vidimo stanoviti značajni napredak. U shizeaceja dolazi po jedan sporangij, a u roda *Cheilanthes* obično maleni broj sporangija, a ti se razvijaju u stalnom vremenskom i prostornom slijedu.

Gradatna je struktura sorsa u roda *Cheilanthes* prelazni oblik od primitivnih tipova simplicineja do najnaprednijih miksta.

Za genetsku vezu važna je i karakteristična segmentacija sporangija, koja se posve podudara s onom u shizeaceja. Bower<sup>3</sup> kaže za takovu segmentaciju: »such segmentation is a feature characteristic of the more robust types of Fern-sporangium«.

U svim tim oznakama pokazuje dakle rod *Cheilanthes* osobite i stare značajke, koje upućuju na njegovo porijetlo kod uninduzijatnih simplicineja.

S druge se strane anatomsom građom i oblikom zrela sporangija približuje ostalim keilan-

<sup>1</sup> Horvat, I.: Die Bedeutung des Gametophyten für die Phylogenie der Filicineen. Glasnik Hrv. Prirod. Društva, Zagreb. J. XXXIII. 1921. s. 138—157.

<sup>2</sup> Prantl, K.: l. c. p. 40.

<sup>3</sup> Bower, F. O.: The Origin of a Land Flora, p. 547.

tinejama mikstnog sorusa. Kad je Christ<sup>1</sup> naglasio »Mohria — vielleicht der auffalendste aller Farne, indem er die Fruktifikation einer so weit entlegenen Gruppe mit der Organisation einer Pteridee vereinigt« — imao je posve pravo, a to isto mogu sada ustvrditi i za rod *Cheilanthes*. On ujedinijuje u sebi primitivne shizeacejske oznake sa visoko diferenciranim pteridejskim. Tako habituelna sličnost, koju je već Hooker<sup>2</sup> primjetio, dobiva u unutarnjoj gradi svoje obrazloženje. Time je ujedno određen i sistematski položaj roda.

Kad je već bio manuskript u štampi ispitivao sam ontogeniju u vrste *Nothochlaena Maranthae*. Nažalost bilo je već prekasno, da se rezultati ovdje objave. Dosta mi je spomenuti, da već letimični pogled pokazuje kompliciranost u daljnjem filogenetskom razvoju keilantinea i opravdava predobro tvrdnju Dielsa<sup>3</sup> da valja u tom smislu provesti točnija istraživanja.

### Summary.

First the development of both generations of the species *Cheilanthes odora* Web & Berth is described and then, based on these results, the affinities of the genus *Cheilanthes* with the family *Schizaeaceae* are treated.

1. At the beginning the gametophyte grows with its apical cell and then with its central meristem. The membranes of the vegetative cells show a columnar swell (»säulchenförmige Verdickungen«) in its corners and lateral walls. The structure of the sexual organs does not show anything particular. The antheridia opercula cell is undivided. At first the sporophyte is covered with hairs, but in an advanced stage its trunk is covered with scales. Its structure is dictyostelic; in the xylem there are besides the tracheids parenchym-cells. In the stele of the petiole the xylems are separated at the base.

The sorus develops into quite a low receptacle in the immediate neighbourhood of the leaf margin and the small number of the sporangia in a definite succession of time and space. The structure of the sorus is that of the *Gradatae*. The sporangium develops from one cell, which has slightly risen above the level of the receptacle. The first segment-wall extends from the outer to the

<sup>1</sup> Christ, H.: Die Farnkräuter der Erde. 1897., p. 352.

<sup>2</sup> Diels, L.: l. c. p. 275.

<sup>3</sup> Hooker, J.: Synopsis Filicum. 1868. p. 436.

inner (basic) periclinal wall of this cell. The Tapetum is normally differentiated, the section of the archesporous cells shows a small spore output. The annulus does not reach the insertion of the stalk nor the differentiated stomium. The spores have no periplasmodium.

2. Certain characteristics in the ontogenesis of the investigated species warrant, in the author's opinion, conclusions as to the origin and the affinity of the genus *Cheilanthes* and its near unindusiatae Mixtae. The characteristic swelling in the prothallial cells, as well as the position of the sorus, show a genetic connection with the *Schizaeaceae*. The first segmentation of the sporangia indicates primitiveness and is quite the same as that of the *Schizaeaceae*. The structure of the sorus shows an advance. The gradated development of the investigated fern is a transition from the primitive type of the *Schizaeaceae* to the most derived ones of the *Cheilantheae* to which it is linked through the structure of the ripe sporangium and a small spore output.

Hence these investigations have established the suggested relationship of the genus *Cheilanthes* as the link between the most primitive and the most derived unindusiate *Marginales*.