



Die Phylogenie der Pflanzen : ein Überblick über Tatsachen und Probleme

<https://hdl.handle.net/1874/354895>

W. ZIMMERMANN

DIE PHYLOGENIE
DER PFLANZEN



JENA, GUSTAV FISCHER

EV-11-11-11
R
BIBLIOTHEEK SYST. PLANTKUNDE
2e Transitorium De Bijhof
Heidelberglaan 2
3584 CS UTRECHT - (Nederlands)

E (Evolubie) = 1A

EV-1A

DIE PHYLOGENIE DER PFLANZEN

EIN ÜBERBLICK
ÜBER TATSACHEN UND PROBLEME

VON

DR. WALTER ZIMMERMANN

A. O. PROFESSOR DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN

MIT 250 ABBILDUNGEN IM TEXT

~~Botanisch Museum en
Herbarium - Utrecht
Lange Nieuwstraat 106~~



RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT



1518 5568

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1930

BIBLIOTHEEK SYST. PLANTKUNDE
2e Transitorium De Uithof
Heidelberglaan 2
3584 CS UTRECHT - (Netherlands)

Alle Rechte vorbehalten.
Printed in Germany.

~~Botanisch Museum en
Herbarium — Utrecht,
Lange Nieuwstraat 100.~~

HERMANN GRAF ZU SOLMS-LAUBACH

1842—1915

ZUM GEDÄCHTNIS

Vorwort.

Das Interesse an der Phylogenie der Pflanzenwelt lebt auf. Vornehmlich aus drei — oft zusammenhanglosen — Quellen strömt neue Nahrung den phylogenetischen Wissenschaften zu:

Die Paläobotanik hat uns — namentlich unter den strukturbietenden Fossilien — lang vermutete oder lang umstrittene Urformen aufzeigen können und neue bedeutsame Probleme über den historischen Zusammenhang der Lebewesen aufgerollt.

Das Experiment, im Dienste der Entwicklungsphysiologie bzw. der Erbliehkeitsforschung, gewährte neue Einblicke in die Gestaltung und Umbildung der Organismen; ich nenne nur den hochbedeutsamen Nachweis echter Veränderungen der Erbanlagen, echter „Gen-Mutationen“.

Aber auch die dritte, die älteste Quelle des phylogenetischen Gedankens, jene Ordnungswissenschaft, die als „Systematik“, als „vergleichende“ Morphologie und Anatomie, als „vergleichende“ Physiologie und Entwicklungsgeschichte den ganzen Reichtum der organischen Formen vergleicht und ordnet, sprudelt neu. Die vergleichenden Wissenschaften suchten und bauten nicht nur neue Wege aus. Sie suchten nicht nur gerade in letzter Zeit durch die Serologie oder die pflanzengeographische Detailanalyse die verwandtschaftlichen Beziehungen der heutigen Pflanzen zu klären — Versuche, deren Lösungen zwar oft noch keine allgemeine Anerkennung fanden, die aber doch wenigstens unser Verlangen nach Sicherung und Vertiefung der phylogenetischen Kenntnisse verstärken — sondern die Phylogenie als Ordnungswissenschaft gewinnt gerade heute eine erneute Bedeutung durch das Wiederaufleben der Grundfrage dieser vergleichenden Wissenschaften, durch das Wiederaufleben des Gestaltungsproblems.

Der Gestaltwandel, der Wandel der mit unseren Sinnen wahrnehmbaren Pflanzengestalt, ist ja die wichtigste Materie der Phylogenetik. Wir können in die Geheimnisse der Pflanzengestalt nur dann befriedigend eindringen, wenn wir ihr Werden kennen. —

Wie so oft im geistigen Leben erhält die naturwissenschaftliche Phylogenetik auch beim Gestaltungsproblem neue Anregungen aus dem Gegenpol ihrer geistigen Einstellung. Es sind gerade die zur Zeit aufstrebenden irrationalen Geistesströmungen, die (meist in Gegnerschaft zum phylogenetischen Gedanken) das Gestaltungsproblem erneut aufgegriffen und neu belebt haben.

Gerade die Phylogenetik stand (als eine Wissenschaft der Morphologie im weitesten Sinne) immer in den mannigfaltigsten Beziehungen zu den irrationalen Anschauungen, wie wir in unserem historischen Ueberblick S. 6 und S. 426 noch ausführen werden. Ja, in ihrer üblichen Formulierung schleppen die meisten phylogenetischen Darstellungen immer noch manches irrationale Rudiment mit sich herum. Unsere Morphologie entwickelt sich eben sehr langsam und unter Rückschlägen aus einer irrationalen, mehr künstlerisch erfaßten, Gestalten-Schau zu einer streng-wissenschaftlichen, zu einer empirisch-rationalen Tatsachenforschung.

Eben deshalb sei gleich von vornherein betont, daß wir in diesem Buche versuchen wollen, den rein naturwissenschaftlichen Kern des phylogenetischen Gestaltwandels zu erfassen. Wir fassen die Phylogenetik auf als eine empirisch-rationale Wissenschaft, die ganzentsprechend arbeitet wie andere Naturwissenschaften. Die Pflanzen mit ihren Wandlungen in der Vergangenheit sind unser Objekt, das wir ebenso frei von subjektiven (auch unvermerkt subjektiven) Strömungen zu erkennen trachten, wie wir das etwa von der Physik und von der rein-experimentell arbeitenden Biologie her gewohnt sind.

Das heißt also, wir streben auch bei der Phylogenetik einen „konsequenten Dualismus“ an; wir sondern auch bei den phylogenetischen Gruppierungsfragen die am Objekt, an der Pflanze, sich abspielenden Tatsachen von den in uns, im erkennenden Subjekt, hinzukommenden Begriffs- und Nomenklaturproblemen sowie von andern subjektiven Zutaten.

Die eben genannten irrationalen Geistesströmungen, welche als „Typologie“, als „Idealistische“ Morphologie, als phänomenologisch orientierte „Gestaltlehre“ usw. in zahllosen Abschattierungen ähnliche Stoffgebiete bearbeiten wie die Phylogenetik, lehnen dagegen diese scharfe Sonderung unserer Eindrücke in Objekt und Subjekt ab. Ich nenne als Beispiel nur die Auswahl des „Typus“, der nach der Redeweise der „Typologen“ „geschaut“ wird. D. h. diese Irrationalisten wählen nach subjektivem Ermessen „intuitiv“, aus der Fülle der Erscheinungen eine Form als „Typus“ aus, von der sie dann die anderen „ableiten“.

Wir wollen uns davor hüten, eine dieser beiden grundverschiedenen Anschauungen, die rationale oder die mystische, mit einem Werturteil kurzerhand abzutun. Nur Klarheit über die eigene Einstellung muß herrschen. Denn ich glaube, daß schon hier, in der grundsätzlich verschiedenen Einstellung zum Objekt-Subjekt-Problem, die Quelle liegt zu fast allen tiefer greifenden Meinungsverschiedenheiten in morphologischen und vor allem in phylogenetischen Fragen¹).

Vergessen wir nicht, die Phylogenie war von je der Kampfplatz empirisch-rationaler und irrationaler Welterfassung! Heute handelt es sich zwar weniger um Zusammenstöße auf dem Gebiete der religiösen Weltanschauung, da wenigstens im Prinzip jene Vorstöße und Grenzüberschreitungen beider Seiten, die man schlagwortartig als „Kampf um Ernst Haeckel“ bezeichnen kann, als unberechtigt anerkannt werden. Heute befindet sich der Brennpunkt des Kampfes eben im genannten erkenntniskritischen Gebiete.

Aus unserer Zielsetzung einer möglichst objektiven Erkenntnis heraus ergibt sich ohne weiteres eine Verschiebung des Aufgabenkreises gegenüber der bisher meist betriebenen Form von Phylogenetik. Wir stellen nämlich in unserem Buche ganz bewußt die Merkmals-Phylogenetik voran. Die Art und Weise, wie sich die pflanzlichen Merkmale, etwa die Ausgestaltung der Blätter, der Fortpflanzungsorgane usw. gewandelt haben, ist uns heute in sehr vielen Fällen schon mit praktisch 100 % Sicherheit bekannt. Die Zusammenhänge der Pflanzensippen selbst, die eigentlichen Stammbäume, liegen dagegen

1) Die aufs Objekt gerichtete Einstellung des Buches verbietet hier mehr zu sagen, als zum Verständnis der folgenden Darstellung notwendig ist. Darum sei nur betont, daß trotz der großen ja bisher unüberwindlichen Schwierigkeit, die Sonderung von Objekt und Subjekt erkenntnistheoretisch zu begründen, in der Praxis jedermann ohne weiteres weiß, was bei der Naturbetrachtung erkanntes Objekt und was erkennendes Subjekt ist. Vgl. zum Gegensatz zwischen phylogenetischer und „idealischer“ Auffassung auch S. 426 ff. Ausführlicher werde ich zu dieser Frage anderwärts Stellung nehmen.

viel weniger klar. Experimentell können wir ja auch zunächst nur die Merkmalswandlungen erfassen.

Im Tierreich ist's auch nicht anders. Daß sich der vier- (bzw. fünf-)zehige Pferdefuß im Laufe der Phylogenie in einen einzehigen gewandelt hat, ist eine Tatsache, die so sicher feststeht, wie irgendein biotisches Faktum. Der eigentliche Pferdestammbaum dagegen ist trotz der vielen glänzenden Untersuchungen immer noch umstritten. —

Ähnlich wie etwa die Erblichkeitswissenschaft erst in dem Augenblick eine strenge Wissenschaft wurde, als sie anfang Schritt für Schritt vorwärts zu gehen und die Übertragungsweise der einzelnen Merkmale bzw. Erbanlagen zu untersuchen, ebenso muß auch die Phylogenetik „von unten herauf“ vorschreiten, und erst die Wandlungen der einzelnen Merkmale zu erkennen trachten, ehe sie ihrem Endziel, der Darstellung der gesamten Sippenbeziehungen näherkommt.

Das Buch ist aus Vorlesungen entstanden, die ich in Tübingen hielt und dem Wunsch meiner Hörer nach schriftlicher Festlegung des Vorlesungsinhaltes. Ich habe dem Buche weitgehend den Charakter einer Vorlesung belassen. Es soll eine Einführung sein, keine vollständige Monographie. Die phylogenetischen Einzel-Daten sind deshalb nur in Auswahl gegeben; die ganze Fülle der heutigen Phylogenetik ließe sich nur in einem vielbändigen Handbuch bewältigen. Entsprechend dem Gesamtziel habe ich vor allem die gesicherten Daten behandelt. Daneben fanden aber auch die aktuelleren Probleme Platz. Im Rahmen der historischen Phylogenie liegt darum das Schwergewicht bei jenen Pflanzen, welche wie die Pteridophyten durch treffliche Fossilfunde überliefert sind. Die meisten Thallophyten mit ihren vergänglichen Resten mußten dagegen mehr zurücktreten. Überhaupt beschränkte ich meine Darstellung der Einzelpflanzen und Pflanzengruppen auf jene Formen und Daten, die für die Phylogenie bedeutsam sind, um so die wesentlichen Punkte nicht in einem Dickicht von Einzelheiten zu ersticken. Aus dem gleichen Grunde habe ich von Pflanzengruppen, welche in unseren phylogenetischen Gedanken doch nur als Einheit Verwendung finden, jeweils nur einen einzigen Vertreter ausführlicher behandelt. Im allgemeinen wurde dazu der bestbekannte Vertreter gewählt und für abweichende Formen allenfalls die wichtigsten Unterschiede angeführt. So hoffe ich, eine „tendentiöse“ Auswahl vermieden zu haben.

Auch in der Auswahl der widerstreitenden Meinungen mußte ich mir eine Beschränkung auferlegen. Nur bei den wichtigsten und am meisten umstrittenen Fragen, wie etwa bei der Phylogenie des Generationswechsels, der Blüte usw. habe ich jeweils Ansichten und Gegenansichten ausführlicher dargestellt. Im übrigen habe ich mich im allgemeinen nicht gescheut, diejenige Auffassung, die mir am wahrscheinlichsten ist, in den Vordergrund zu stellen und auf abweichende Meinungen durch einen kürzeren Hinweis oder durch eine ausreichende Berücksichtigung in der Literatur hinzudeuten.

Man sehe in diesem Voranstellen der eigenen Auffassung kein leichtfertiges Aufgeben der Objektivität. Aber eine ausführliche Darstellung aller phylogenetischen Meinungsdivergenzen hätte den Umfang des Buches unbedingt gesprengt. Und überdies wäre meine Absicht, einen Ueberblick über die Phylogenie zu geben, zerstört worden. Ein klares Bekenntnis zur eigenen Anschauung und zu ihren Beweggründen schien mir richtiger als eine pseudo-objektive Häufung der verschiedensten Ansichten, die nur allzuoft auf ein Verschleiern des eigenen Standpunktes und seiner Argumentierung hinausläuft.

Der Verzicht auf eine ausführliche Meinungsdiskussion ist ja wohl bei näherer Betrachtung auch nicht allzu bedenklich. Denn, wer sich in den Einzelfragen eines so umfangreichen Gebietes, wie es hier dargestellt ist, ein selbst-

ständiges Urteil verschaffen will, der muß sich doch in die Originaluntersuchungen mit all ihren Belegen vertiefen. Und, nicht zuletzt, will das Buch hier ein Führer sein zu den Quellen.

Daß auch über diese freiwillige Stoffbeschränkung hinaus, meine Darstellung des phylogenetischen Riesengebietes manchmal unfreiwilligerweise lückenhaft geblieben sein wird, brauche ich wohl kaum besonders zu betonen. Ich kann nur hoffen, daß derartige Lücken und Fehler im allgemeinen keine wesentlichen Teile betreffen.

Auf fast allen behandelten Gebieten habe ich mich bemüht, mir eine eigene Anschauung der Dinge zu verschaffen. Und man wird es hoffentlich nicht als Nachteil des Buches empfinden, daß zur Abrundung des Ganzen mancherorts eigene unpublizierte Beobachtungen, Versuche usw. eingeflochten sind. — Hinsichtlich der Botanischen Fachausdrücke habe ich mich, soweit es irgend ging, dem allbekanntesten „Bonner Lehrbuch“, in seiner von Fitting u. a. besorgten neuesten Auflage, angeschlossen.

Groß ist die Zahl derer, die meine Arbeit unterstützten und denen ich Dank schulde. Insbesondere habe ich folgenden Institutsvorständen für jederzeit bereitwillig zur Verfügung gestelltes Material (vor allem paläobotanischer Natur) zu danken: Herrn Professor Dr. E. Lehmann (Bot. Inst. Tübingen), Herrn Professor Dr. E. Hennig (Geolog. Inst. Tübingen), Herrn Professor Dr. L. Jost (Bot. Inst. Heidelberg), Herrn Professor Dr. L. Diels (Pflanzen-syst. Inst. Berlin), Herrn Professor Dr. W. Gothan (Berlin).

Die Zeichnungen entstammen zu einem recht erheblichen Teil der Hand von Frau Professor E. v. Blume geb. Freim von Seebach, die sich eifrigst in die phylogenetischen Rekonstruktionsaufgaben einfühlte und mir unermüdlich zur Seite stand, sowie dem bewährten Können von Herrn Universitätszeichner P. Schuler. Die mikrophotographischen Arbeiten hat Herr cand. rer. nat. W. Jacob in weitem Umfange selbständig übernommen. Bei der undankbaren Arbeit des Registers haben mir Fräulein L. Bauer und Herr cand. rer. nat. W. Maier ausdauernd geholfen, während die Herren cand. päd. E. Schmidhuber und cand. rer. nat. H. Kiek ihre Ferienzeit dem Korrekturlesen geopfert haben.

Auch der „Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft“ danke ich geziemend, daß ich eine dem Botanischen Institut Tübingen zur Verfügung gestellte mikrophotographische Einrichtung verwenden konnte.

Vor allem aber danke ich dem Verlag, der mir in seiner altbewährten entgegenkommenden Weise jederzeit freie Hand ließ und der dem Buche seine in jeder Hinsicht schöne Ausstattung gab.

Ihnen allen auch an dieser Stelle zu danken, ist mir eine angenehme Pflicht.

Tübingen, Juli 1929.

Übersicht.

| | Seite |
|---|-------|
| Vorwort | V |
| Einleitung: | 1 |
| I. Geschichte der phylogenetischen Forschung an Pflanzen | 1 |
| II. Beispiel eines phylogenetischen Problems (Ginkgo-, „Blüte“) | 21 |

I. Teil:

Historische Phylogenie.

| | |
|--|-----|
| I. Der Ablauf der Phylogenie | 28 |
| A. Allgemeiner Überblick | 28 |
| B. Urzeugung | 29 |
| C. Die Pflanzengruppen | 31 |
| 1. Stamm: kernlose Thallophyta (Schizophyta) | 31 |
| 1. Abt.: Cyanophyceae (= Schizophyceae) | 34 |
| 2. Abt.: Bacteria (= Schizomycetes) | 34 |
| 2. Stamm: kernhaltige Thallophyta (Euthallophyta s. l.) | |
| 1. U.-Stamm: Myxophyta (nicht behandelt) | |
| 2. U.-Stamm: Algae s. str. | 38 |
| 3. Abt.: Flagellatae (incl. Peridinales und Silicoflagellatae) | 38 |
| 4. Abt.: Bacillariophyta (Diatomeae) | 39 |
| 5. Abt.: Chlorophyta (Heterocontae, Chlorophyceae s. str., Conjugatae, Charophyta) | 41 |
| 6. Abt.: Phaeophyta | 47 |
| 7. Abt.: Rhodophyta | 54 |
| 3. U.-Stamm: Fungi | 55 |
| 4. U.-Stamm: Lichenes | 56 |
| 3. Stamm: Kormophyta | 58 |
| Allgemeines | 58 |
| a) Allgemeiner Aufbau und Organverkettung | 59 |
| b) Äußere Organdifferenzierung | 64 |
| c) Differenzierung des Holzkörpers und der Stele | 70 |
| d) Fortpflanzung | 82 |
| 1. Abt.: Bryophyta | 98 |
| 2. Abt.: Psilophyta | 103 |
| 1. Anhang: Asterophyta | 114 |
| 2. „ Psilotales | 118 |
| 3. Abt.: Lycopsida | 126 |
| 1. Ordn.: Lepidophyta | 129 |
| 2. Ordn.: (Organisationsstufe) Lepidospermae | 152 |
| 3. Ordn. u. Fam.: Isoëtaceae | 155 |
| 4. Ordn. u. Fam.: Selaginellaceae | 156 |
| 5. Ordn. u. Fam.: Lycopodiaceae | 157 |
| 6. Ordn. u. Fam.: Pleuromeiaceae | 158 |

| | Seite |
|--|-------|
| 4. Abt.: Articulata (Sphenopsida) | 159 |
| 1. Ordn.: Hyeniales | 160 |
| 2. Ordn.: Pseudoborniales | 162 |
| 3. Ordn.: Sphenophyllales | 162 |
| 4. Ordn.: Cheirostrobales | 165 |
| 5. Ordn.: Equisetales | 165 |
| 1. Fam.: Asterocalamitaceae | 166 |
| 2. Fam.: Calamitaceae | 166 |
| 3. Fam.: Equisetaceae | 179 |
| 5. Abt.: Pteropsida | 182 |
| Allgemeines | 182 |
| 1. U.-Abt.: Filicinae | 185 |
| 1. Kl.: Primofilices | 185 |
| 1. Ordn.: Cladoxylales | 185 |
| 2. Ordn.: Coenopteridales | 187 |
| Anhang: Pteridophyten | 196 |
| 3. Ordn.: Archaeopteridales | 200 |
| 2. Kl.: Filicinae eusporangiatae | 201 |
| 4. Ordn.: Ophioglossales | 201 |
| 5. Ordn.: Marattiales | 205 |
| 3. Kl. = 6. Ordn.: Osmundales | 210 |
| 4. Kl. = 7. Ordn.: Filicinae leptosporangiatae | 214 |
| 5. Kl.: (Organisationsstufe) Hydropterides = heterospore Farne | 221 |
| Phanerogamae, Allgemeiner Teil | 224 |
| 2. U.:Abt.: Gymnospermae | 240 |
| 1. Kl.: Pteridospermeae | 241 |
| 2. Kl.: Cycadophyta | 257 |
| 3. Kl.: Ginkgophyta | 276 |
| 4. Kl.: Cordaitales | 283 |
| 5. Kl.: Coniferae | 288 |
| 6. Kl.: Gnetales | 310 |
| 3. U.-Abt.: Angiospermae | 317 |
| a) Blüte | 317 |
| b) Die Blütenhülle | 331 |
| c) Vegetative Merkmale | 338 |
| d) Sippenphylogenie | 345 |
| II. Florengeschichte | 351 |
| A. Fadenalgen- und B. Tangzeit | 351 |
| C a. Frühe Pteridophytenzeit (Psilophytenzeit) | 351 |
| C b. Spätere (eigentliche) Pteridophytenzeit | 352 |
| D. Gymnospermenzeit | 361 |
| E. Angiospermenzeit | 362 |
| III. Allgemeine historische „Gesetze“ | 370 |
| A. Merkmalsdifferenzierung und andere phylogenetische Elementarreaktionen | 370 |
| B. Aufstieg und Abstieg | 373 |
| C. „Irreversibilitätsgesetz“ | 377 |
| D. Polyphyletische, parallele und konvergente Entwicklung | 379 |
| E. Korrelative Entwicklung | 382 |
| F. Biogenetisches Grundgesetz | 383 |
| G. Alterserscheinungen, Mißbildungen und ihre Bedeutung für die Phylogenie | 387 |

II. Teil:

Kausalanalyse der Phylogenie.

| | |
|--|-----|
| I. Vorbemerkungen | 392 |
| A. Die Phylogenie ist ein physiologischer Prozeß | 392 |
| B. Kontinuierliche oder sprunghafte Abänderung? | 393 |
| C. Das Problem der „zweckmäßigen“ Eigenschaften | 397 |
| II. Lamarckismus oder Darwinismus? | 400 |
| A. Allgemeine Gegenüberstellung von Lamarckismus und Darwinismus | 400 |
| B. Die verschiedenen lamareckistischen Ansichten | 401 |
| Genotypus—Phänotypus | 404 |
| C. Vererbung erworbener Eigenschaften | 406 |
| D. Die verschiedenen Einzelprobleme des Darwinismus | 408 |
| 1. Die auslesende Wirkung des „Kampfes ums Dasein“. | 409 |
| 2. Die Summierung der Mutationen | 410 |
| 3. Die Entstehung der Mutationen | 415 |
| E. Die Grenzen des Darwinismus | 417 |
| F. Das Problem der organischen Mannigfaltigkeit | 420 |
| III. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der phylogenetischen Kausalanalyse | 421 |
| Schlußwort | 424 |
| Sachregister | 429 |
| A. Erläuterungen | 429 |
| B. Laufendes Sachregister | 432 |
| Autorenregister | 448 |
| Anmerkungen | 453 |
| Berichtigungen | 454 |

Einleitung.

I. Geschichte der phylogenetischen Forschung an Pflanzen.

Wollte ich meine historischen Ausführungen auf die botanische Phylogenetik als selbständige Wissenschaft beschränken — es wäre wenig zu berichten. Ich könnte mich begnügen mit einem Hinweis auf einzelne größere Werke: etwa auf C. v. Nägelis einflußreiche „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“ (1884) oder auf Lotsys ausführliche, aber leider unvollendete „Botanische Stammesgeschichte“ (1909—13), sowie auf einige Einzelschriften und Aufsätze. An diesen beteiligte sich überdies nur ein verhältnismäßig enger Kreis von Botanikern, insbesondere aus der Wiener Schule um R. Wettstein, sowie von angelsächsischen Botanikern.

Aber diese ausgesprochen phylogenetischen Werke bedeuten nicht die gesamte botanische Phylogenetik, denn diese erwachte viel früher und entwickelte sich vorzugsweise im Verborgenen. Es war ihr Schicksal, fast nie als selbständige Wissenschaft behandelt zu werden, sondern als Anhängsel, als untergeordnetes Glied anderer Wissenschaften: z. B. der „Systematik“ und Pflanzengeographie, der Paläobotanik und Erblichkeitsforschung, der vergleichenden Morphologie und Physiologie oder der zoologischen Phylogenetik. Will man also eine wirkliche Geschichte der botanischen Phylogenetik schreiben, muß man auch diese mehr verborgenen Zweige phylogenetischer Arbeit zu erfassen suchen, muß man den phylogenetischen Kern auch aus anderen wissenschaftlichen Disziplinen herauschälen.

A. Botanische Phylogenetik im Altertum und Mittelalter.

Phylogenetische Anschauungen aus den allerältesten Kulturzeiten sind spärlich überliefert. Sie besitzen wohl auch fürs naturwissenschaftliche Weltbild keine allzu große Bedeutung, namentlich nicht, soweit sie Pflanzen betreffen. Zwar spielte sicherlich die Frage nach dem Werden der Organismen schon in Schöpfungssagen oder in naturphilosophischen Betrachtungen aller Kulturvölker eine bedeutsame Rolle. Ja, dies Problem des Werdens beherrschte bekanntlich sogar als zentrales Problem die Weltanschauung griechischer Naturphilosophen.

Ich nenne als Anfänge solcher phylogenetischer Gedanken nur den kleinasiatischen Philosophen Anaximander (611?—546?, aus Milet) und den westgriechischen Philosophen Empedokles (etwa 490—430, aus Agrigent). Beide ließen Organismen durch Gestaltung von Erde, Schlamm usw., also von unbelebten Stoffen, entstehen. Ja, auch modern klingende Hypothesen über die Art und Weise einer phylogenetischen Wandlung werden diesen

Philosophen zugeschrieben (Bornhöffer, S. 44). So nahm Empedokles in etwas abenteuerlicher Weise an, daß sich zunächst keineswegs vollständige Organismen gebildet hätten, sondern nur einzelne Organe. Diese Organe seien dann von der Grundform aller Weltbewegung, vom „Wirbel“ (*δίνη*), erfaßt und in ganz beliebiger Weise vereinigt worden. Viel groteske Gestalten seien unter diesen Kombinationen gewesen. Nur die „richtig“ verbundenen Organe, nur die lebensfähigen Kombinationen, hätten sich erhalten. Die monströsen Kombinationen seien zugrunde gegangen. Also schon hier ein Vertreter der Ansicht, die Organismen seien zweckmäßig gestaltet durch das Überleben des Passendsten.

Offensichtlich waren jedoch solche Anschauungen Nachklänge alter Mythen und rein spekulativ gewonnen. Sie waren in erster Linie Ausdrucksformen bzw. Illustrationen allgemeiner naturphilosophischer Systeme. Der spekulative Grundzug ergibt sich ja schon aus der biologischen Unmöglichkeit selbständig existierender Organe. Trotzdem darf man diese alten Naturphilosophen für nicht allzu naturabgewandt halten. So zeugt es von gutem allgemeinen Naturverständnis, wenn z. B. Empedokles (wie ja übrigens auch der biblische Schöpfungsbericht) die Pflanzen vor den Tieren entstehen ließ. Es spricht auch für den offenen Sinn der Griechen, wenn ein anderer Naturphilosoph, Xenophanes (ca. 560—470 v. Chr.), von „Lorbeerblättern“ berichtet, die sich im Gestein von Poros fanden, und wenn er damit — im Gegensatz zu späteren Jahrhunderten — die Fossilien als Überreste ehemaliger Lebewesen erkannte.

Eine wirkliche phylogenetische Wissenschaft entwickelt sich allerdings nicht unmittelbar aus solchen Überlegungen und Beobachtungen. Es mag uns Heutigen auffallen, wie lange es gedauert hat, bis das Problem des phylogenetischen Werdens ernsthaft und unmittelbar in Angriff genommen wurde. Die Begründung für das späte Beginnen einer phylogenetischen Forschung mag etwas absurd klingen: das Altertum und auch spätere Zeiten untersuchten die Phylogenie vor allem deshalb nicht, weil ihnen die Grundtatsachen der Phylogenie viel zu selbstverständlich schienen. Wir dürfen nicht vergessen, daß für jeden Griechen sowohl die „Urzeugung“ wie die phylogenetische Umbildung kein Problem, sondern ein selbstverständliches Faktum war. Selbst als man in Griechenland nicht mehr an die alten Götter glaubte, welche beliebig sich selbst oder Menschen oder andere Organismen in Tiere, Pflanzen oder Sterne wandeln konnten, selbst in späteren „aufgeklärteren“ Zeiten war man keineswegs von einer „Konstanz der Arten“ überzeugt. Aristoteles und Theophrast zweifelten z. B. nicht, daß Frösche jederzeit aus dem Schlamm entstünden, oder daß die verschiedenen Graspflanzen wie *Triticum* (Weizen), *Secale* (Roggen) und *Lolium* (Lolch) sich jederzeit ineinander wandeln könnten. Ein solcher Aberglaube überdauerte das Mittelalter erheblich. Noch zu Linnés Zeiten berichteten Botaniker über derlei Gramineenwandlungen. Ja, die allerletzten Nachwehen dieser Anschauungen sind erst vor ganz kurzer Zeit überwunden worden. Wenn z. B. Kützing (1841), Borzi (1883 und 1895) und andere Algologen von einem Pleomorphismus oder Polymorphismus sprechen, d. h. von einer noch heute stattfindenden Umwandlung ganz differenter Algen ineinander, so sind das Überbleibsel jener altertümlichen Annahmen. Zu den Aristotelischen Fabeln sind das Gegenstücke aus dem Bereiche der „niederen“ Pflanzen, Fabeln, die erst durch exakte Reinkulturen widerlegt werden konnten.

Genau so war's mit der Behauptung von einer Urzeugung rezenter Organismen. Auch diese mußte Schritt für Schritt in die Enge getrieben werden. Und erst Pasteurs (1822—95) Widerlegung der Bakterien-Urzeugung bildete das Schlußglied in dieser Beweiskette.

Kurz, die lang nachwirkende griechische Grundvorstellung von einer allbeseelten Natur kannte keine scharfe Sonderung der Organismen voneinander und gegenüber den unbelebten Dingen. Und damit fehlte der wichtigste Gegenspieler, der die Phylogenetik durch seinen Widerspruch lebendig machen konnte. Dieser Gegenspieler sollte erst viel später in Linné mit seinem Dogma von der einmaligen Schöpfung und von der Konstanz der Arten kommen.

Aber einige wissenschaftliche Grundlagen für die Phylogenetik wurden doch schon im griechischen Altertum — wenn auch abseits von der eigentlichen Phylogenetik — gewonnen: durch den Vergleich der lebenden Organismen im Dienste der Systematik. Dies Vergleichen und Gruppieren der Organismen geht zweifellos ebenfalls weit zurück in die Zeit des vorwissenschaftlichen Denkens. Als sein Niederschlag gibt uns die Begriffsbildung in der menschlichen Sprache Kunde. Die fundamentalen systematischen Begriffe sind nämlich uralt. Sicherlich gruppierte man schon sehr frühe die Pflanzen nach ihrer Verwendung oder nach ihrer äußeren Erscheinung. Bezeichnungen wie „Baum“, „Kraut“, „Gras“ usw., die sich in allen Kultursprachen finden und die den Grundstein der späteren Systematik bildeten, sind ein Beleg für ein solches „naives“ Systematisieren.

Die systematisierende und vergleichende Biologie finden wir dann erstmals als Wissenschaft ausgebaut bei Aristoteles (384—322). Und wenn sich dieser große griechische Systematiker in den überlieferten Schriften auch vorzugsweise der Tierwelt zuwandte, so ist er doch für jeden Phylogeneten als Begründer einer allgemeinen wissenschaftlichen Systematik und der idealistisch-vergleichenden Morphologie wichtig genug. Durch Plato und Aristoteles wurde ja die für die „Systematik“ so bedeutsame Gruppierung der Begriffe in Art- und Gattungsbegriffe eingeführt!

Wie bei vielen anderen Vertretern der vergleichenden Wissenschaften ist es allerdings auch bei Aristoteles nicht leicht zu erkennen, ob er bei den „Wandlungen“ und Übergängen (*μεταβολή, αἴξεις, ἀλλοιώσεις*), von denen er spricht, immer an reale Wandlungen denkt und nicht nur an eine Stufenfolge im Sinne der „Idealistischen“ Morphologie. Aber sicher hat Aristoteles in vielen Fällen auch an reale Wandlungen der Organismen ineinander durch kleine Schritte gedacht.

In Übereinstimmung mit seiner Gesamtauffassung vom Entwicklungsprozeß glaubte Aristoteles auch bei solchen „phylogenetischen“ Wandlungen als Wandlungsursache an eine aufwärtsweisende Idee, an eine „Entelechie“. Er vertrat also eine Auffassung, die später z. B. in Nägelis Vervollkommungsprinzip und im Grunde bei jeder lamarkistisch-vitalistischen Auffassung wieder auflebte. Theophrast (370—287) dagegen, Schüler, Freund und Nachfolger von Aristoteles am „Lyceum“, der als „Vater der Botanik“ gilt, stellte als Wandlungsursachen äußere Einflüsse, insbesondere die verschiedene Feuchtigkeit in den Vordergrund.

Interessant ist der Weg, der beide Forscher zu so verschiedenen Auffassungen führte. Aristoteles kam zu seiner Auffassung mehr durch die vergleichende Beobachtung. Dagegen zog Theophrast in großem Umfang gärtnerische und landwirtschaftliche Erfahrungen von Umbildungsvorgängen heran. Er berichtete von geänderter Gestalt bei der Kultur von Pflanzen unter veränderten Lebensbedingungen in Gärten usw., er berücksichtigte also experimentelle Eingriffe auf den Gestaltungsvorgang. So waren für die kausale Phylogenetik bereits durch Aristoteles und Theophrast sozusagen programmatisch sowohl Ziel (die Erkenntnis innerer und äußerer Faktoren) wie Forschungsweg (Vergleich und Experiment) angedeutet.

Aber in einem andern Punkte bedeutete Aristoteles und seine Schule einen Rückschritt für die Phylogenie: im Gegensatz zu älteren griechischen Naturforschern erklärte er die Versteinerungen für Naturspiele. Mit einer solchen Betrachtung verzichtete unter dem überragenden Einfluß von Aristoteles die Phylogenetik für lange hinaus auf eines ihrer wertvollsten Hilfsmittel zur Erkenntnis der historischen Seite ihrer Probleme.

Bekanntlich baute jedoch das Altertum und Mittelalter die durch Aristoteles und seine Schule gegebenen biologischen Grundlagen überhaupt nicht nennenswert weiter aus. Als man wieder an solche Probleme herantrat, da strebte die Wissenschaft bereits so sehr in Einzeldisziplinen auseinander, daß wir zweckmäßigerweise diese Einzelzweige gesondert betrachten.

B. Vergleich an rezenten Pflanzen.

Phylogenetik in der Systematik, vergleichenden Morphologie, Physiologie und Pflanzengeographie.

Der Vergleich der lebenden Pflanze drängte auf sehr verschiedenen Wegen zur Phylogenetik. Aber einen gemeinsamen Antrieb für die Annahme eines phylogenetischen Wandels finden wir in all diesen vergleichenden Wissenschaften immer wieder: es ist das die Überzeugung, daß die abgestufte Mannigfaltigkeit im Organismenreich am leichtesten verständlich wird, wenn wir sie als einen auf verschiedenen Stufen angelangten Form-Umbildungsprozeß ansehen. Dergestalt, daß enge Übereinstimmung nahe Verwandtschaft, geringe Übereinstimmung ferne oder fehlende Verwandtschaft bedeutet. Wir wollen dies Entstehen des phylogenetischen Gedankens in drei Zweigen der vergleichenden Wissenschaft verfolgen, nämlich in der Systematik, in der Morphologie und in der Pflanzengeographie. In abgeschwächtem Maße steckt ein phylogenetischer Kern jedoch auch in den anderen vergleichenden Wissenschaften, z. B. in der vergleichenden Physiologie. Nur spielte die Phylogenie hier bisher praktisch keine Rolle.

1. Systematik.

Als ersten wirklichen Fortschritt über Aristoteles hinaus können wir die deutschen und niederländischen Kräuterbücher des 16. Jahrhunderts von Brunfels, Fuchs, Bock u. a. betrachten. Arzneipflanzen standen hier im Vordergrund des Interesses und wurden durch Holzschnitte oft in treffender Weise wiedergegeben. Der Ausgangspunkt für eine solche vergleichende Betrachtung einer größeren Zahl von Pflanzen war also ein praktischer Zweck. Es war der Zwang, die Fülle der Pflanzen und ihrer Teile ordnen zu müssen, um sie einigermaßen zu übersehen; es war der Zwang scharf auf ihre unterscheidenden Merkmale zu achten, auf daß man nicht an Stelle eines heilsamen Kräutleins ein unnützes oder gar ein schädliches nahm. Und es ist kein Zufall, daß — mindestens in Deutschland und Skandinavien — die „Botanik“ an den Hochschulen noch lange ein Glied der Medizin blieb.

Warum blühte aber gerade damals im 16. Jahrhundert diese neue vergleichende Betrachtung der Pflanzen, die „Systematik“, auf? Ursachen waren: einmal das allgemeine Erwachen eines naturzugewandten, wissenschaftlich und selbständig forschenden Geistes seit der Renaissance, dann die Entdeckung fremder Erdteile mit ihrem Zuwachs zu ordnender Nutzpflanzen und Heilkräuter, sowie schließlich technische Erfindungen (Buchdruckerkunst, Holzschnitte usw.).

Wenn auch mit dem 30jährigen Kriege, mit dem Niedergang der Holzschnittkunst, sowie wegen des mangelnden Verlagsrechtes (jedes bedeutende Kräuterbuch wurde sofort vielfach nachgedruckt) schon nach knapp hundert Jahren keine neuen Kräuterbücher mehr erschienen, so war doch durch sie die pflanzen-systematische Forschungsarbeit als wichtige Grundlage der Phylogenetik in Gang gekommen. Nicht in allen Einzelheiten wollen wir ihre Weiterentwicklung verfolgen. Sie ist ja auch schon wiederholt Gegenstand ausführlicher historischer Darstellungen gewesen. Ich verweise auf die Werke von J. Sachs (1875), Radl (1913) und Nordenskiöld (1926). Nur einige für die Phylogenetik besonders wichtige Punkte seien hervorgehoben.

In zwei sich bekämpfenden, aber vielfach miteinander verschlungenen „Richtungen“ entwickelte sich die botanische Systematik weiter: einerseits zu den „künstlichen“, andererseits zu den „natürlichen“ Systemen.

Die „künstlichen“ Systeme behielten als Ziel, ganz wie die Kräuterbücher, einen rein praktischen Zweck bei. Für sie galt es, die Pflanzen in leicht erkennbare und bestimmbare Gruppen zusammenzufassen. Bekanntlich hat diese „künstliche“ Systematik ihren anerkannten Höhepunkt in Linnés „Sexualsystem“ (1735) gefunden. Namentlich in Deutschland und Skandinavien, wo die Botanik von Medizinern unter praktischen Gesichtspunkten betrieben wurde, da herrschte diese Zweckgruppierung, die „künstliche“ Systematik. Zu seiner Zeit war ja das Linnésche System technisch, d. h. unter dem Gesichtspunkt des leichten Einordnens und Bestimmens der Pflanzen allen anderen Systemen weit überlegen.

Die „natürliche“ Systematik schließt unmittelbar an Aristoteles an durch den ausgesprochenen Aristoteliker Andrea Cesalpino (1519—1603). A. L. de Jussieu (1789), A. P. de Candolle (1813), A. Braun (1864), Bentham and Hooker (1862—88), A. Engler¹⁾ und R. Wettstein (1901) kennzeichnen die großen Etappen dieser Entwicklung zu modernen natürlichen Systemen. Sie kennzeichnen aber auch gleichzeitig den Sieg der natürlichen Systematik über die künstliche, sowie den Sieg des phylogenetischen Gedankens über ältere mystische Vorstellungen. Denn während die älteren „natürlichen“ Systematiker, dem damaligen Stand der Erkenntnisse entsprechend, mit ihren Bezeichnungen einer „natürlichen“ Verwandtschaft nur mystische Vorstellungen verbanden, entwickelte sich im Laufe der Zeit immer klarer die Ansicht, daß die natürliche Gruppierung als ideales Endziel die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen darstellen will (vgl. z. B. R. Wettstein 1924, S. 3 ff.).

Auch die Art und Weise, wie man diesem Ziele der natürlichen Systematik näher kam, ist für das Verständnis phylogenetischer Fragen sehr bedeutsam. Losgelöst von den Bedürfnissen einer praktischen Gruppierung war es das Ziel für diese natürliche Gruppierung, einzudringen in das „Wesen“ der Erscheinungen, indem man die zugrunde liegenden Gemeinsamkeiten „ähnlicher“ Pflanzengestalten zu erfassen suchte. Auf zweierlei Wegen kam und kommt man heute noch zu einer solchen Feststellung „natürlicher Verwandtschaften“. Entweder auf dem analytischen Weg, indem man einen früher intuitiv für einheitlich gehaltenen Formenkreis in 2 „nah verwandte“ Formen zerlegt, indem man beispielsweise unter den „Tannen“ die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) und die Rotanne oder Fichte (*Picea excelsa* Lam. u. D. C. = *Abies excelsa* Lam. u. D. C.) unterscheiden lernte. Oder auf dem synthetischen Wege, indem man gesonderte Gruppen in eine „Art“ „Gattung“, „Familie“ usw. zusammenfaßt, weil sie in „wesentlichen“ Merkmalen ähnlich sind.

1) Zuletzt dargestellt in Engler-Gilg 1924.

In „wesentlichen“ Merkmalen! Hier lag und liegt auch heute noch die Hauptschwierigkeit für eine „richtige“ systematische Gruppierung. Die Pflanzen unterscheiden sich ja in sehr vielerlei Merkmalen. Welche sind nun für die natürliche Verwandtschaft „wesentlich“, welche „unwesentlich“?

Eine klare Antwort hat die „natürliche“ Systematik — abgesehen von phylogenetischen Antworten — hierauf kaum gegeben, soviel darüber diskutiert wurde. Die Gesichtspunkte wechselten stark im Lauf der Geschichte. Wie ein roter Faden durchzieht aber den Streit um die „wesentlichen“ systematischen Merkmale der Glaube, daß man diesem Ziele, dem „Wesen“ der Verwandtschaft um so näher komme, je mehr man eindringe in Einzelheiten der Pflanzengestalt, ins Innere der Pflanzen. Folgendes waren die wichtigsten Marksteine, die hier in hartem Kampf und oft unter Rückschlägen durchlaufen wurden:

Vergleich der äußeren Allgemeinemorphologie, d. h. des Gesamthabitus der Pflanze.

Vergleich der äußerlich erkennbaren Organe, namentlich der im Dienste der Fortpflanzung stehenden Organe (Keimblätter, Blütenorgane usw.).

Vergleich der innerlich geborgenen Organe, namentlich der im Dienste der Fortpflanzung stehenden Organe (Samenanlagen usw.).

Vergleich der verschiedenen anatomisch erkennbaren Gewebe- und Zellarten (Tracheiden, Milchröhren usw.).

Vergleich der zytologischen Daten (Wandbildung im Embryosack, Chromosomen usw.).

Vergleich der Eiweißqualitäten (Serologie).

Nur einige erläuternde Einzelheiten: Die ältesten Systematiker stellten noch durchweg wie in der vorwissenschaftlichen Zeit den intuitiv erfaßten Gesamthabitus der Pflanze als „wesentlichstes“ Merkmal in den Vordergrund. Damals galt als wichtigstes Einteilungsprinzip die Gruppierung in Bäume, Sträucher und Kräuter.

Seitdem jedoch Cesalpino entsprechend seiner aristotelischen Entlechievorstellung, dem Organ der „Vollendung“, der „Frucht“, mit ihren Merkmalen den Vorrang gab, und namentlich seitdem man in die Geheimnisse pflanzlicher Fortpflanzung eindrang, gewannen die Fortpflanzungseinrichtungen mehr und mehr Bedeutung. Auch Linné folgte dem Zug seiner Zeit, als er sein System „Sexualsystem“ nannte. Auf Grund eines übereinstimmenden Blütenbaus hatte übrigens bereits Lobelius (1576) u. a. die Labiaten als eine einheitliche natürliche Gruppe erkannt.

Die fortschreitende mikroskopische Technik fügte im 19. Jahrhundert die Merkmale des inneren Aufbaus (die eigentlichen anatomischen Daten relativ spät) hinzu. Die Verwendung der Eiweißqualitäten ist eine Errungenschaft unseres Jahrhunderts.

Psychologisch ist es durchaus verständlich, daß jeder neue Autor „sein“ System, d. h. die von ihm neu eingeführten Merkmale für die „wesentlichen“ hielt; psychologisch verständlich auch, daß die älteren Autoren der „revolutionierenden Jugend“ entgegentraten.

Mehr und mehr kristallisierte aus dem Widerspruch der Meinungen die Überzeugung heraus, daß es überhaupt unmöglich ist, eines dieser Merkmale als „wesentlich“ ganz allein zu verwenden: „Es hat sich jedoch herausgestellt, daß selbst sehr wesentliche Merkmale bei den durch sie charakterisierten Gruppen nicht immer konstant auftreten; es hat sich ferner herausgestellt, daß viele Merkmale in der einen Pflanzengruppe wesentlich, in der anderen unwesentlich sind“ (A. Engler z. B. 1926, S. 151). So drängte die natürliche Systematik mehr und mehr zu einem Kompromiß. Übereinstimmend gilt es heute für richtig, die Pflanzen unter Berücksichtigung verschiedener Merkmale, also induktiv, auf

dem Weg der Synthese, „von unten herauf“, zu gruppieren. D. h., ausgehend von den Einzelpflanzen bzw. den einzelnen „Arten“, faßt man diese zu Gruppen höherer Ordnung zusammen, während man früher mehr deduktiv, „von oben herab“, durch ein analysierendes Verfahren den Reichtum organischer Formen einteilte.

Ein konkretes Beispiel kennzeichnet vielleicht am besten den Stand der heutigen Systematik und ihrer offenen Fragen. Wir wählen hierfür die *Ranales*-Frage. Hier handelt es sich um die Verwandtschaftsbeziehungen der zwittrblütigen *Ranales* (z. B. aus dem Verwandtschaftskreis der Magnolien), insbesondere darum, ob man besser sie oder die eingeschlechtigen Kätzchenträger (z. B. die Eichen, Buchen usw.) als systematischen Ausgangspunkt der Angiospermen wählt. Wenigstens in einem Punkt stimmen wohl alle Systematiker, die sich sonst hier bekämpfen, überein, nämlich darin, daß die in Frage kommenden Familien, Ordnungen usw. einigermaßen natürliche Gruppen darstellen, d. h. wenigstens eine Aufgabe der Systematik, das Zusammenfassen der Einzelpflanzen zu natürlichen Sippen, ist heute in weitem Umfange gelöst. Und dieser sehr große Erfolg verdient allen Skeptikern gegenüber unbedingt anerkannt zu werden.

Stark umstritten dagegen sind die Fragen der Rangordnung und der Reihenfolge dieser Familien usw. Ziemlich unvermittelt stehen hier die beiden Auffassungen, ob man besser die Magnoliaceen oder die Kätzchenträger an den Anfang des Angiospermensystems stellt, einander gegenüber. Wie wir später (S. 317 ff.) sehen werden, ist an diesem ungeklärten Zustand die Verschleierung der phylogenetischen Frage und ihre ungenügende Sonderung von einer praktisch orientierten Systematik zum großen Teile schuld.

Wenn wir uns im Zusammenhang mit unseren phylogenetischen Problemen fragen, wodurch der Sieg der natürlichen Systematik erzielt wurde, so können wir hier 2 Gründe nennen. Einmal gelang es allmählich, die natürliche Systematik auch technisch den „künstlichen“ Systemen gleichwertig auszubauen, während das „künstliche“ System über Linné hinaus keine prinzipiellen Fortschritte mehr erzielte. Dann aber wurde die „natürliche“ Systematik durch den Sieg des phylogenetischen Gedankens sozusagen legitimiert. Namentlich seit dem Erscheinen der „Origin of Species“ (1859) wurde allmählich die Mehrzahl der Systematiker im Grund ihres Herzens oder auch öffentlich davon überzeugt, daß die „natürliche Verwandtschaft“ ein Ausdruck stammesgeschichtlicher Zusammenhänge sei: dergestalt, daß 2 Pflanzen um so näher verwandt im phylogenetischen Sinne seien, je ähnlicher sie sich in ihrer Erscheinung zeigen. Doch damit, mit dieser Auswirkung der bewußten Phylogenetik auf die Systematik, greifen wir unserer Darstellung voraus. Wir brauchen den Einfluß der Phylogenetik auf die Entwicklung der botanischen Systematik hier auch noch gar nicht so besonders scharf zu betonen. Denn so sehr der Sieg der Phylogenetik das Ansehen der natürlichen Systematik gegenüber der künstlichen steigerte, und so sehr andererseits die Daten der Systematik eine Grundlage für stammesgeschichtliche Betrachtungen abgaben, so wenig änderte sich die Methode der Systematiker mit dem Sieg des Deszendenzgedankens. Man gruppierte die Pflanzen nach dem Grade ihrer Ähnlichkeit. Ja nur wenige Systematiker, wie R. Wettstein, stellten den phylogenetischen Gedanken bewußt voran.

2. Morphologie.

Aus der „Systematik“ und parallel zu ihr hat sich nun die Morphologie entwickelt, d. h. jene Wissenschaft, die sich im Gegensatz zur Systematik nicht mit der ganzen Pflanze, sondern mit ihren Teilen: ihren Organen, Ge-

weben usw. beschäftigt. Die Entwicklung dieser Morphologie im weitesten Sinne durchlief zeitlich drei Hauptstufen: die beschreibende, die „Idealistische“ und die analytische Morphologie.

Beschreibende Morphologie.

Auf der ersten Stufe, bis zum ausgehenden 18. Jahrhundert, war die Morphologie nur Dienerin der Systematik. Als rein beschreibende Morphologie sollte das Erkennen und der Vergleich der Organgestalten lediglich helfen, die Pflanzen richtig zu beschreiben und zu unterscheiden. Selbstverständlich ist diese rein beschreibende Morphologie auch heute noch eine unumgängliche Vorstufe. Ja heutzutage pflegt man sogar die Bezeichnung „Morphologie“ auf diese rein beschreibende Tätigkeit zu beschränken, wie schon die übliche Antithese: „Morphologie und Physiologie“ zeigt. Sogar die innere Ausgestaltung der Pflanze, die Anatomie, Zytologie usw. fällt oft nicht in den Arbeitsbereich dieser „Morphologie“ im engsten Sinne.

„Idealistische“ Morphologie.

Als zweite Stufe begann im ausgehenden 18. Jahrhundert mit Goethe (1749—1832) und P. de Candolle (1778—1841) die Zeit der „Idealistischen Morphologie“. Wohl keine andere Wissenschaft war wie sie in gleichem Maße Helferin und Gegnerin der Phylogenetik. Wegen dieser innigen Verflechtung mit der Phylogenetik verdient sie besondere Beachtung. Als eine irrationale Wissenschaft war die „Idealistische“ Morphologie immer schwer in Worte zu fassen und wurde darum vielfach verkannt. Schon Goethe berichtet, wie man irrtümlicherweise immer wieder meinte, er wolle mit seinen morphologischen Betrachtungen ein neues „System“ bringen, d. h. hinter seiner vergleichenden Organbetrachtung lauere die Absicht, die neuen Erkenntnisse zu einer neuen Gruppierung der Pflanzen nutzbar zu machen.

Aber das Ziel der „Idealistischen“ Morphologie war ein anderes. Man suchte bei diesem Vergleich nach einem von jedem praktischen Zweck losgelösten Gemeinsamen, nach einer „Idee“. „Typus“, (nicht phylogenetisch aufgefaßte) „Urform“, „idealer Symmetriepfan“, „theoretisches Diagramm“, das alles sind nur verschiedene Namen für dies die Mannigfaltigkeit der Formen verbindende. Und in diesem Zusammenfassen, in der Erkennung der „Homologien“, da liegt der auch heute von der Phylogenetik oft direkt verwertbare Teil der Ergebnisse der „Idealistischen“ Morphologie.

Schon im Vorwort erwähnten wir jedoch das Hauptbedenken¹⁾ vom phylogenetischen Standpunkt aus. Die „Idealistische“ Morphologie versucht nämlich über dies Zusammenfassen hinaus, intuitiv nach rein subjektivem Ermessen, eine Rangordnung; d. h. sie stempelt eine der lebenden Formen (evtl. Organgestaltungen usw.) zum „Typus“ usw., die anderen als „abgeleitet“. Durch diesen ausgesprochen subjektiven Einschlag stellt sich die „Idealistische“ Morphologie außerhalb der heutigen naturwissenschaftlichen Auffassung. Der Naturwissenschaftler wird — wenn er konsequent ist — im „Typus“ usw. eine subjektive Gedankenabstraktion sehen, die höchstens praktischen Nutzen gewährt, zur vereinfachten Darstellung des Gemeinsamen. Der „idealistische“ Morphologe dagegen sonderte im Banne der damals zur Herrschaft kommenden Romantik und der idealistischen Richtung in der Philosophie (Hegel, Schelling usw.) keineswegs Objekt und Subjekt, Sache und Begriff, Wirklichkeit und Idee — er „schaute“ einfach als untrennbare Einheit den Typus, das Urphänomen.

1) Diese Auffassung gründet selbstverständlich auf meiner Gesamteinstellung zur „idealistischen“, intuitiven Betrachtungsweise (vgl. auch Schlußwort und Zimmermann 1930).

Selbstverständlich darf man nun nicht glauben, daß diese „Idealistische Morphologie“ selbst in ihrer Blütezeit immer ganz rein vertreten wurde. Gerade Goethe gehörte, wie z. B. schon Sachs (1875 S. 176 ff.) ganz klar ausgeführt hat, zweifellos nicht vollständig dieser idealistischen Richtung an. Und tatsächlich begannen — namentlich bei den stärker zur Naturbeobachtung neigenden „idealistischen“ Morphologen — bereits die Andeutungen der aus ihr hervorgehenden dritten, analytischen Stufe zu keimen (vgl. z. B. A. Braun, 1849/50, S. 11).

Ihren Höhepunkt erreichte die „Idealistische“ Morphologie während der Blütezeit der Romantik in Alexander Braun (1805—73) und Karl Friedr. Schimper (1803—67), deren Blattstellungstheorie wohl immer als besonders treffender Ausdruck genialer idealistisch-morphologischer Erkenntnis bleiben wird. Denn hier gelang es, Zahlen und Symmetrieverhältnisse mit einer erstaunlichen Anschaulichkeit und einer allgemeinen Verbreitung aufzuzeigen. Von den extremsten und verhängnisvollen Verirrungen ins Gebiet der Phraseologie, zu denen die „Idealistische“ Morphologie verführte, brauchen wir hier nicht zu berichten, da diese Schattenseiten schon wiederholt, u. a. durch Sachs l. c. klar genug dargestellt sind.

Die Bedeutung Goethes und damit der „Idealistischen“ Morphologie für die morphologischen Wissenschaften findet eine außerordentlich verschiedene Bewertung. In der reichen Wertskala finden wir alle Grade von scharfer Ablehnung (höchstens gemildert durch nachsichtige Ehrfurcht vor dem Dichter Goethe), z. B. bei J. Sachs (1875) bis zur Heldenverehrung, z. B. bei Hansen (1907 u. 1919), Rud. Steiner (1921) und W. Troll (1926).

Man muß meines Erachtens scharf unterscheiden zwischen Goethes sachlicher und historischer Bedeutung. Sachlich genommen haben wir ja oben schon die Vor- und Nachteile der „idealistischen“ Forschungsweise kritisch zu beleuchten versucht. Es scheinen mir gerade die Eigentümlichkeiten in Goethes Gedankengängen, sein Suchen nach einer heute lebenden „Urpflanze“, die Schiller ganz richtig eine „Idee“ und keine „Erfahrung“ nannte, Abwege von den naturwissenschaftlichen Aufgaben zu sein. Es sind auch Übertreibungen, wenn man mit E. Haeckel oder Hansen sachlich bedeutsame phylogenetische oder ontogenetische Anschauungen aus Goethes Äußerungen über die Metamorphose herauslesen will. Selbst wenn wir von der Altersarbeit Goethes „über die Spiraltendenz der Vegetation“ (1831) absehen und vor allem seine Metamorphose der Pflanzen ins Auge fassen, müssen wir zugeben, daß sich Goethe in Gedankenkreisen bewegte, die dem Naturwissenschaftler, der wirklich die Natur objektiv zu ergründen sucht, fremd bleiben. Alles was Goethe über Tendenzen, Kräfte und Wandlungen sagt, ist so unlösbar durchsetzt von subjektiven gefühlsmäßigen Eindrücken, daß Goethes Äußerungen zwar eine reiche Quelle darstellen für das Verständnis von seinem poetischen Anschauungsvermögen, aber keinen unmittelbaren Zugang zur morphologischen Naturerkenntnis. Sogar die von den Physikern abgelehnte Farbenlehre ist sachlich genommen fruchtbarer, weil ihren Daten doch wenigstens eine grundlegende Bedeutung für die psychologische Farbenlehre geblieben ist. So könnte sich vielleicht auch einmal — an Goethe anknüpfend — eine psychologische Disziplin zur Erforschung der Entstehung typologischer Anschauungen entwickeln. Sachlich-methodologisch weicht Goethe in seiner allgemeinen Arbeitsweise vom Naturwissenschaftler stärker ab als seine Vorgänger und Gegner, z. B. die Systematiker.

Ganz anders steht es mit der historischen Bedeutung Goethes. Um diese auch nur einigermaßen zu würdigen, muß man sich in die Atmosphäre der Linnéisten, die damals in Deutschland und Skandinavien herrschten, hineinversetzen. Gegen dies Verlieren in Kleinigkeiten bedeutet das Ringen Goethes

um Erkenntnisse allgemeiner Gesetzmäßigkeiten in der Tat einen ungeheuren Fortschritt. Es war ein Aufrütteln aus der Selbstgenügsamkeit des sich mit Alltäglichkeiten begnügenden Spießbürgers. Daß auch die neue, von Goethe begründete Richtung dann später, als sie Routine wurde, selbst ins Spießbürgertum versank, ist gemeinsames Schicksal fast jeder Wissenschaft.

Analytische Morphologie.

Ungefähr zwischen 1840 und 1850 wurde diese „Idealistische“ Morphologie abgelöst durch eine aus ihr hervorgehende

Dritte Stufe der morphologischen Forschung durch die analytisch, d. h. kausal-analytisch und phylogenetisch orientierte Morphologie. Es war die Zeit, in der auch in Deutschland sowohl die Romantik wie die „Idealistische“ Philosophie ihre Vorherrschaft im geistigen Leben zu verlieren begann. Das Ziel der Morphologie war nicht mehr ein subjektiv erfaßter Typus, sondern es waren objektive, an die Pflanze selbst gebundene Beziehungen, wie die die Pflanze gestaltenden Kräfte und Faktoren oder die phylogenetischen Wandlungen der Pflanzen ineinander. So konnte die „Idealistische Morphologie“ mindestens offiziell durch Vorkämpfer der neuen Richtung (z. B. M. Schleiden 1804—1881, K. Nägeli 1817—1892 und J. Sachs 1832—1897) entthront werden.

Aus der vergleichenden Gestaltbetrachtung haben sich die kausal forschende Entwicklungsphysiologie (neben K. v. Goebel vor allem durch Voechting und Klebs begründet) sowie die Erbliehkeitsforschung (C. Mendel 1832—84; Johannsen 1857—1927; H. de Vries, Correns, Baur u. a.) herausentwickelt. Immer klarer hob sich durch diese experimentellen Arbeiten heraus, daß der Pflanze (und überhaupt jedem Organismus) ein bestimmtes Erbgut, eine Summe von Erbanlagen, der Genotypus, eigen ist — ein Erbgut, das im allgemeinen unabgeändert auf die Nachkommenschaft übertragen wird. Ähnlich wie das Dogma von der Konstanz der Arten hat die schärfste Formulierung von der Unabänderlichkeit der Gene (vor allem durch Johannsen) für das Problem der phylogenetischen Wandlung als hochbedeutsamer Gegenpol gewirkt. Es hat zur sorgfältigsten Untersuchung und zur einwandfreien Feststellung echter erblicher „Variationen“, echter „Gen-Mutationen“ durch die Erbliehkeitsforscher geführt. Auf sie kommen wir bei der bewußten Phylogenetik (S. 6 ff.) noch zurück (vgl. über Mutationen auch die Vererbungs-literatur z. B. bei Oehlkers 1928).

Bei näherem Zusehen wird man aber leicht beobachten, daß auch in dieser 3. Periode morphologischer Forschung die idealistische Richtung in einer eigentümlichen Mischung mit entwicklungsphysiologischen und phylogenetischen Anschauungen bis heute fortlebte. Gerade die glänzendsten Vertreter der eigentlichen Morphologie im deutschen Sprachgebiet wie W. Hofmeister (1827—74), H. W. Eichler (1839—87), Čelakovský (1834—1902), K. v. Goebel sowie ihre Schüler, z. B. Velenovský (1834—1902), W. Troll, kennzeichnen diese gemäßigt-idealistische Morphologie in ihren verschiedenen Abstufungen. Diese Richtung war zeitweise mindestens in Deutschland die alleinige Trägerin des morphologischen Interesses; wir verdanken ihr auch eine außerordentliche Bereicherung unserer morphologischen und ontogenetischen Kenntnisse, namentlich bei den für die Phylogenetik so wichtigen Archegoniaten (Hofmeister, Goebel).

Ein geradezu klassisches Beispiel für die große Bedeutung, aber auch für die Schwierigkeiten, dieser halb-idealistischen Betrachtungsweise steht schon am Eingang zur analytischen Stufe der morphologischen Forschung: Es sind die „Vergleichenden Untersuchungen . . . höherer Kryptogamen . . . und . . . der

Koniferen“ von W. Hofmeister 1851. Der nie vergängliche Wert dieses bahnbrechenden Werkes liegt einmal in der Fülle neuer Einzelbeobachtungen, die Hofmeister hier in schlichter Exaktheit wiedergab: mit seinem starken Betonen des sachlichen und gewissenhaften Untersuchens ontogenetischer Tatsachen steht Hofmeister in schärfstem Widerspruch zu allen idealistischen Verschwommenheiten.

Weiter war es zweifellos eine außerordentliche Großtat, daß Hofmeister hier anscheinend so heterogene Erscheinungen wie den Entwicklungsgang der Moose, Farne, Koniferen usw. im Zauberwort „Generationswechsel“ einigte. Die Schwierigkeiten begannen bei der Formulierung dieses Gemeinsamen, dieser „vollsten Übereinstimmung“ der de facto doch recht verschiedenen Erscheinungen. Goebel (1924) hat sicher recht: Hofmeister sah dies Gemeinsame nicht in einer phylogenetischen Urform, die sich in die heute verschiedenen Formen des Generationswechsels gewandelt hat. Mindestens sah er das Gemeinsame nicht rein in einer phylogenetischen Urform.

Man hat aber oft vielleicht nicht genügend beachtet, daß der völlige Verzicht auf eine phylogenetische Begründung des Gemeinsamen entweder zur Registratur oder zur „Idealistischen“ Morphologie führen muß. Lediglich zu registrieren, war für einen Mann wie Hofmeister unmöglich. Er kannte aber auch die bedenkliche Seite der „Idealistischen“ Morphologie nur allzu gut, und vermied darum überhaupt möglichst eine nähere Erörterung, warum ihm z. B. die einen Entwicklungsvorgänge als „wesentlichere“ Punkte erscheinen als die anderen. Er wählte, intuitiv, im Prinzip genau wie die älteren „idealistischen“ Morphologen, die Moose und Farne aus als „Maß“, mit dem die übrigen Pflanzen gemessen werden mußten. Der Wechsel der Ausdrucksweise bedeutete also mindestens im Problem der Gruppierung morphologischer Tatsachen für Hofmeister noch keinen Wechsel der Grundeinstellung. Man ahnt nur die kommende phylogenetische Betrachtung.

Hofmeisters vermittelnde Stellung zwischen „Idealistischer“ und phylogenetischer Morphologie konnte auf zweierlei Weise beibehalten werden. Entweder, indem man „Idealistische“ Morphologie in phylogenetischen Redewendungen trieb; oder umgekehrt, indem man Phylogenetik mit den Ausdrucksformen der „Idealistischen“ Morphologie darstellte. Beide Wege wurden beschritten.

Zunächst bevorzugte man unter dem Einfluß Darwins den ersten Weg. Gerade die Hofmeistersche Generationswechselreihe ist hierfür wieder ein gutes Beispiel, z. B. J. Sachs (1875, S. 217) meinte von ihr: „daß die Deszendenztheorie eben nur anzuerkennen brauchte, was die“ (Hofmeistersche) „genetische Morphologie tatsächlich zur Anschauung gebracht hatte“. Man übersetzte also die von Hofmeister „idealistisch“ aufgefaßte Reihe: Moose—homospore—heterospore Farne—Koniferen einfach in eine phylogenetische Sprache. Dabei übersah man, daß Hofmeister die Moose zwar der Idee nach als Ausgangspunkt für seine Reihe verwenden konnte, daß sie (bzw. ihr Generationswechsel) aber schlecht als phylogenetischer Ausgangspunkt paßten. Diese Schwierigkeiten steigerten sich, als man eine solche vergleichende Betrachtung aufs Gebiet der Thallophyten und der zytologischen Vorgänge (Kernphasenwechsel) ausdehnte.

Der 2. Weg: phylogenetische Morphologie in „idealistischer“ Sprache wurde bis in die neueste Zeit immer wieder versucht. So tritt Kräusel (z. B. Kräusel und Weyland 1929, S. 352) ausdrücklich für eine „morphologisch-idealistische Auffassung“ ein. Auch Hirmers (1927) „morphogenetische“ Betrachtungsweise bezieht sich wohl auf das gleiche. Rein sachlich genommen meinen die genannten Autoren das gleiche, was wir in der vorliegenden Schrift (z. B. Schlußwort) „Merkmalsphylogenie“ nennen, d. h. die Abwandlung eines bestimmten Merkmals —

sagen wir des oben erwähnten Generationswechsels — im Laufe der Phylogenie. Da man aber diesen phylogenetischen Wandel nicht innerhalb ein und derselben Stammlinie direkt verfolgen kann, so muß man ihn aus den zufällig erhaltenen Abwandlungsstufen verschiedener Stammlinien kombinieren, so wie etwa ein Zytologe einen Kernteilungsablauf kombiniert aus zufällig erhaltenen Kernteilungsstadien in verschiedenen Individuen. Rein sachlich besehen, stimmt die Arbeitsweise solcher „idealistisch“ redender Morphologen grundsätzlich mit der bewußten Merkmalsphylogenetik überein. Auch viele Einzelergebnisse werden sich praktisch decken. Beide Richtungen gehen ferner darin Hand in Hand, daß sie die Betrachtung der einzelnen Merkmale der Betrachtung systematischer Sippenstammbäume vorziehen. Nur wird der Merkmalsphylogenetiker es bedauern, daß durch eine „idealistische“ Formulierung sonst leicht vermeidbare Mißverständnisse nahegelegt werden.

Im Streben nach einem konsequenten Standpunkt treten darum neuerdings einige Morphologen wie W. Troll (z. B. 1928), wieder offen für die idealistisch-morphologische Betrachtungsweise ein. Dadurch könnte zweifellos ein einheitlicher Standpunkt wiedergewonnen werden. Ich zweifle aber etwas, ob, namentlich heute, ein Naturwissenschaftler noch konsequent „idealistisch“-morphologisch arbeiten kann. Es ist jedenfalls leicht zu beachten, daß bei den „Ableitungen“ dieser modernen „idealistischen“ Morphologen phylogenetische Gedankengänge — vielleicht unbewußter Art — eine sehr große Rolle spielen.

Anatomie.

Die vergleichende Morphologie der Gewebe („Anatomie“) wurde in Deutschland vorzugsweise beschreibend durch de Bary usw. gepflegt. Die „idealistisch“ eingestellte vergleichende Anatomie van Tieghems (1839 bis 1914) wurde für die Phylogenie bedeutsam, weil an sie die vergleichenden Untersuchungen des Holzkörpers (Stelärtheorie), insbesondere durch angelsächsische Botaniker (Jeffrey, Kidston usw.), anknüpften. Insbesondere in Verbindung mit der Paläobotanik und der Entwicklungsgeschichte hat diese phylogenetisch eingestellte anatomische Betrachtungsweise z. B. bei den Archegoniaten (Bower u. a.) große Erfolge erzielt. Eine noch ziemlich „idealistisch“ orientierte anatomische Richtung wird namentlich in Frankreich weiter gepflegt (G. Chauveaud u. a.).

Es sind allerdings überhaupt nur wenige Gewebesysteme, die bisher eingehender vergleichend behandelt und damit für die phylogenetische Forschung bedeutsam wurden. Abgesehen von der vergleichenden Untersuchung des Holzkörpers und der Fortpflanzungsorgane ist man höchstens beim Vergleich der Spaltöffnungen und der embryonalen Gewebe zu einigen verwertbaren Ansätzen gekommen.

3. Pflanzengeographie.

Auch die Pflanzengeographie entwickelte sich ursprünglich völlig unabhängig von phylogenetischen Problemen. Ihr Begründer, Alexander von Humboldt (1769—1859), stand seiner ganzen romantischen Einstellung entsprechend durchaus auf dem Boden der „Idealistischen Biologie“. Und Griesebach, einer der bekanntesten Pflanzengeographen des 19. Jahrhunderts, war noch einer der letzten Biologen, der mit vollem Bewußtsein die phylogenetischen Gedanken überhaupt ablehnte (1884, S. 4—7).

Phylogenetische Beziehungen spannen sich zur Pflanzengeographie auf zwei Wegen an. Einmal drängte die schon von Humboldt angebaute Er-

kennntnis, daß bestimmte Lebensformen der Pflanzen, d. h. bestimmte Grundgestalten: der Nadelholzbaum, das Gras, die Kakteengestalt usw., vorzugsweise an bestimmte klimatisch bedingte Erdzonen gebunden sind, zum Anpassungsproblem. Dann aber wurden, namentlich durch A. Engler und R. Wettstein sowie ihre Schüler, Beziehungen zwischen den Verbreitungsgebieten verwandter Arten und ihren phylogenetischen Zusammenhängen anerkannt. Mag man auch Übertreibungen dieser Anschauungen, wie bei Willis, skeptisch gegenüberstehen — das Grundprinzip, daß nahverwandte Pflanzen im allgemeinen zusammenhängende oder benachbarte Gebiete bewohnen, und daß man so aus der Pflanzenverbreitung etwas über ihre phylogenetischen Zusammenhänge aussagen kann, ist wohl Allgemeingut unserer heutigen Auffassung geworden und hat schon zu vielen wertvollen Einzelergebnissen geführt.

So sehen wir denn in allen vergleichenden Wissenschaften fast übereinstimmend und ungefähr zur gleichen Zeit parallele Strömungen: Zunächst regelmäßig die praktisch orientierte Gruppierung, dann die Gruppierung nach einer erfüllten, nur in mystischer Vorstellung erreichbaren Idee und schließlich, geboren aus diesen beiden Gesichtspunkten, die Gruppierung nach phylogenetischen Grundsätzen.

C. Der Vergleich an fossilen Pflanzen.

Die Paläobotanik in ihren Beziehungen zur Phylogenetik.

Auch in der Geschichte der Paläobotanik¹⁾ lassen sich drei Perioden unterscheiden:

1) Die vorwissenschaftliche Periode, in welcher fossile Pflanzen höchstens als Kuriositäten Beachtung fanden. Sie reicht etwa bis zum Jahre 1700.

Diese Zeit zehrte für die paläobotanisch-phylogenetischen Probleme noch völlig vom Altertum. So hielt man denn die gelegentlich aufgefundenen Pflanzenreste entweder für „Naturspiele“, die irgendeine mystische Kraft (z. B. die „Virtus formativa“) aus dem unbelebten Stein hervorgezaubert habe (z. B. Albertus Magnus 1207—1280). Oder wenn man die Fossilien für die Reste ehemals lebender Pflanzen ansah, so betrachtete man sie doch für gleichartig mit den heute lebenden Pflanzen. Bei den geringen Kenntnissen von den Floren fremder Länder konnte man ja auch noch lange bis ins 18. Jahrhundert hinein sehr wohl hoffen, etwa in den Tropen lebende Vertreter für alle aufgefundenen Reste einer fossilen Pflanzenwelt einmal aufzufinden. Es lag ferner durchaus nahe, daß das Christentum (z. B. auch Luther) solche fossilen Reste gerne in Verbindung brachte mit der Vernichtung der Lebewesen durch die Sintflut.

2) Die Periode intensiver Aufsammlungen von Pflanzenabdrücken und Steinkernen sowie des Beginns vereinzelter anatomischer Untersuchungen ohne weiter reichende systematische oder phylogenetische Absichten (ca. 1700—1860).

Das Geburtsjahr dieser neuen Periode ist wohl das Jahr 1709 mit dem Erscheinen von J. Scheuchzers (1672—1733) „Herbarium diluvianum“. Der Titel kennzeichnet die damals herrschende Einstellung den Fossilien gegenüber. Es war für die Botanik die Zeit der aufblühenden systematischen Wissenschaften, deren wichtigstes Forschungsinstrument das Herbar war.

1) Für die hier nicht angeführten Einzelheiten und namentlich auch für die ältere Literatur sei auf Potonié-Gothan 1921 S. 490 ff. verwiesen.

Und Diluvium hieß Sintflut. Also Scheuchzer wollte das Herbar publizieren, welches von der Natur bei der Sintflut angelegt worden war. Stratigraphisch-geologische Kenntnisse fehlten noch durchaus. Wir finden bei Scheuchzer in buntem Gemenge karbonische Farne mit jungtertiären Angiospermenblättern, aber auch noch anorganische Gebilde, wie Mangandendriten, die damals als Algenreste angesprochen wurden. Aber immerhin, es hatte sich doch wenigstens die Überzeugung durchgesetzt, daß die fossilen Pflanzenreste wirklich Zeugen eines früheren Lebens seien, wenn man auch immer noch nicht klar erkannte, daß sie anderen Arten zugehörten, als die heutigen Pflanzen.

Dieser für die Phylogenetik entscheidende Schritt, daß man die Andersartigkeit der fossilen Pflanzen erkannte, wurde erst um die Wende vom 18. zum 19. Jahrhundert getan. Die Geologie hatte mittlerweile mit ihrer Stratigraphie eine Grundlage für die zeitliche Eingliederung der Fossilien geschaffen. Außerdem war überhaupt der Beginn des 19. Jahrhunderts die Geburtsstunde fundamental neuer Richtungen in der Botanik. Bedenken wir nur, daß 1804 Saussure eine exakte botanische Ernährungsphysiologie einleitete, indem er die chemischen Grundlagen für die Assimilation und Atmung aufzeigt, daß 1806 Andrew Knight die experimentelle Reiz- und Entwicklungsphysiologie begründete, indem er z. B. mit seinen Zentrifugalversuchen den Einfluß der Schwerkraft auf die Pflanzengestalt nachwies, daß 1806 Treviranus zum ersten Male die Natur der Gefäße bzw. Tracheiden richtig erkannte u. a. m.

Ein Bild von der neuen Wendung in der Paläobotanik gibt uns vor allem die „Histoire des végétaux fossiles“, erschienen 1828—37, von A. Th. Brongniart (1801—1876). Dies Buch, vom Geiste Cuviers durchweht, ist eines der ersten Werke, die die fossilen Formen als Pflanzen und nicht nur als Fossilien bewerten. Schon Brongniart begann übrigens anatomische Untersuchungen an fossilen Pflanzen mit erhaltener Struktur. Solche Untersuchungen wurden dann in Deutschland zunächst insbesondere von H. R. Göppert (1800—1884) weitergeführt. Schon Brongniart stellte fest, daß die älteren Pflanzen zu den „unvollkommenen“ gehörten; er unterschied 3 Zeitalter: das ältere (ungefähr dem Paläozoikum entsprechend) als das Zeitalter der Kryptogamen, ein zweites (bis Kreide) Zeitalter der Gymnospermen und ein drittes (Tertiär bis Jetztzeit) Zeitalter der Angiospermen. Mag auch die fortschreitende Erforschung der fossilen Pflanzenwelt das Auftreten der einzelnen Pflanzengruppen vordatiert haben, das Altersverhältnis der genannten Gruppen zueinander blieb das gleiche.

3) Die neue Periode, in der man vor allem auch intensiver die innere Struktur der fossilen Pflanzen erforschte, und in der man die paläobotanischen Resultate für die Systematik und Phylogenetik nutzbar zu machen begann (1860 bis jetzt).

Natürlich konnte diese letzte Epoche erst mit dem Aufleben des phylogenetischen Gedankens, also etwa um das Jahr 1860 herum, beginnen, wenn auch z. B. K. Unger bereits 1852 ganz klar die Tatsache der phylogenetischen Wandlung aussprach. Auch der Sieg von Lyells Theorie der kontinuierlich verbundenen Erdperioden über die Katastrophentheorie Cuviers war eine notwendige Voraussetzung. Selbst danach dauerte es jedoch noch lange, bis eine feste Verbindung zwischen der Forschung an pflanzlichen Fossilien (welche als Teil der Geologie galt) und der aus der Medizin hervorgegangenen eigentlichen Botanik gefunden wurde. Es ist z. B. bezeichnend, daß Julius Sachs, der ja dem phylogenetischen Gedanken durchaus zustimmt, in seiner Geschichte der Botanik (1875) die paläobotanische Forschung nur recht kurz erwähnt.

Bahnbrechend für die neue Richtung in der Paläobotanik war insbesondere H. Graf zu Solms-Laubach (1842—1915), der Straßburger Botaniker, der

mit zahlreichen Einzeluntersuchungen und seiner einflußreichen „Einleitung in die Paläophytologie“ fast noch mehr als in seinem deutschen Heimatlande in England zu neuer Forschung anregte. Englische Forscher haben dann die phylogenetisch orientierte Paläobotanik insbesondere gefördert. Gewiß haben auch deutsche Paläobotaniker wie Potonié (1857—1913) und Gothan oder französische wie B. Renault (1836—1904) und Zeiller (1847—1916) oder der Schwede A. G. Nathorst (1850—1921), um nur einige zu nennen, mit ihren Lehrbüchern und Arbeiten am großartigen Ausbau der neuen Wissenschaft reichen Anteil. Aber gerade die für die Phylogenetik bedeutsamsten Entdeckungen sind meist in den angelsächsischen Ländern erfolgt mit ihren reichen Naturschätzen an strukturbietenden Fossilien und mit ihrem besonders starken Widerhall der phylogenetischen Ideen bei den Botanikern. Ich kann hier nur die wichtigsten Marksteine dieser wachsenden Erkenntnis hervorheben:

1904, die Entdeckung der karbonischen Pteridospermen (bzw. der Zusammengehörigkeit von Samen mit Pflanzen von farnähnlichem Habitus) durch Oliver und Scott, die Schüler des ebenfalls außerordentlich fruchtbaren Paläobotanikers W. C. Williamson (1816—1895).

1906 und 1916 die glänzenden Rekonstruktionen der (übrigens schon von Solms-Laubach eingehender bearbeiteten) mesozoischen *Benettitales* durch Wieland, d. h. Untersuchungen an Cycadophytengruppen mit weitgehend an Angiospermen gemahnenden Blüten.

1917—1921 die Entdeckung devonischer Psilophyten durch Kidston und Lang, also von Pteridophyten, die für die ganze Kormophyten-Phylogenetik wegen ihrer außerordentlich primitiven Struktur höchst bedeutsam wurden.

Alles das sind drei Entdeckungen, denen man an Tragweite und wissenschaftlicher Bedeutung innerhalb der neuen Paläobotanik kaum etwas Gleichwertiges zur Seite setzen kann.

In allerletzter Zeit scheint allerdings auch in Deutschland die Paläobotanik zu neuem Leben zu erwachen, wofür insbesondere die ergebnisreichen Untersuchungen devonischer Pflanzen durch Kräusel und das schöne Handbuch der Paläobotanik von Hirmer (1927) sprechende Zeugnisse sind.

4. Geschichte der allgemeinen Phylogenetik und der bewußten phylogenetischen Forschung an Pflanzen.

Es ist bei der außerordentlichen Zerstreuung der phylogenetischen Ansichten der botanischen Wissenschaft und bei ihrer mannigfaltigen Verflechtung mit andersartigen Wissenszweigen nicht leicht zu sagen, wo und wann eine bewußte, eigentliche Phylogenetik einsetzt. Ihr Keimen haben wir ja in den bisherigen Abschnitten dargestellt. Die bewußte phylogenetische Forschung befaßte sich vor allem mit 2 allgemeinen Fragen:

- 1) mit der Überbrückung der anscheinend oft so scharfen Lücken zwischen den Arten, Gattungen usw. und deren Vereinigung durch solche Brücken in ein genetisches System;
- 2) mit den Ursachen der phylogenetischen Wandlung.

Ich erwähnte oben schon, daß erst Linné mit seinem Dogma von der Konstanz der Art der Gegenpol und ein Ausgangspunkt für die phylogenetische Forschung wurde. Wir können also an Linné die bewußte phylogenetische Arbeit anknüpfen. Denn tatsächlich schart sich ein großer Teil der bewußt phylogenetischen Untersuchungen um das Problem, auf welchem

Wege wohl die unter den heutigen Pflanzen unzweifelhaft gegebenen „Artlücken“ überbrückt werden können.

Ein Weg zur Erzeugung neuer Formen außerhalb der Artgrenzen wurde schon in Linnés Zeiten bekannt: die Bastardierung verschiedener Sippen. Und Linné selbst hat ja bekanntlich später angenommen, die Arten seien durch Bastardierung der „Gattungen“, also wohl „typischer“ Vertreter der Gattungen, hervorgegangen. In vollster Konsequenz hat später (1913) Lotsy diesen Gedanken ausgeführt. Lotsy nahm an, daß alle Umbildung durch Neukombination einer großen Zahl von Anbeginn vorhandener, aber auf sehr viele Wesen verteilter Anlagen zustande gekommen sei. Diese Auffassung stieß aber immer wieder auf die große Schwierigkeit, daß die Bastarde durchweg in ihrer Fruchtbarkeit herabgesetzt sind, und zwar im allgemeinen um so unfruchtbarer sind, je größer die systematische Entfernung zwischen den Eltern ist. Als allgemeiner Umbildungsweg wird daher die Bastardierung im allgemeinen nicht anerkannt.

Es mußte so das Ziel der experimentellen Phylogenetik sein, echte Umwandlungen der Erbsubstanz, echte „Mutationen“, nachzuweisen. Darwin (1859), der auch für die Botanik dem phylogenetischen Gedanken zum endgültigen Sieg verholfen hat, nahm bekanntlich sehr kleine Umwandlungen der Erbsubstanz an, eine kontinuierliche Umwandlung der Arten ineinander. Es war klar, daß solche kleine Umwandlungen nur dann für die Phylogenetik bedeutsam sein konnten, wenn die verfügbaren geologischen Zeiten dafür ausreichten und wenn solche kleine Umwandlungen der Erbanlagen häufig genug auftreten.

Beides war zu Darwins Zeiten und noch 40 Jahre später kaum nachgewiesen. Es schien darum für den phylogenetischen Gedanken außerordentlich wertvoll, als H. de Vries 1901 in seiner „Mutationstheorie“ recht beträchtliche und recht häufige „Mutationen“ auf Grund sorgfältigster Erblichkeitsuntersuchungen an seiner *Oenothera Lamarckiana* aufzeigen konnte. Wohl zeigte es sich in späteren Nachuntersuchungen, daß diese berühmten *Oenothera*-Mutanten in ihrer übergroßen Mehrzahl keine wirkliche Umbildung des Erbmaterials darstellten, sondern nur seine Verdoppelung, Neukombination usw., ähnlich wie man das auch schon früher beim Bastardierungsexperiment beobachtet hatte. Aber aufbauend auf de Vries konnte dann auch in den letzten Jahrzehnten der Nachweis echter Wandlungen der Erbsubstanz, echter „Genmutationen“, z. B. in großer Ausdehnung von Baur (1924) für *Antirrhinum*, das Löwenmaul, geführt werden.

Diese experimentellen Mutationsergebnisse führten zur Anschauung Darwins zurück. Abgesehen von offensichtlichen pathologischen oder Rückschlagsmutationen, waren nämlich die sicher nachgewiesenen Wandlungen der Erbanlage nur sehr geringfügiger Natur; sie sprachen für eine zwar „gequantelte“ aber doch praktisch genommen sehr allmähliche und kontinuierliche Umwandlung des Erbmaterials in der Phylogenie.

Erleichtert wurde diese Auffassung ferner dadurch, daß nach den radioaktiven Mineralien das Alter des Lebens auf der Erde sich um 50–100mal größer erwies, als noch H. de Vries 1901 annahm¹⁾. 50–100mal kleinere Mutationen als die berühmten *Oenothera*-Mutationen von de Vries konnten demnach zu den gleichen Resultaten führen, die de Vries errechnete. Und schließlich zeigte es sich bei sorgfältiger Beobachtung immer wieder, daß gerade

1) H. de Vries schätzte die Dauer des Lebens auf der Erde auf 20 Millionen Jahre; heute berechnet man das Alter der ältesten fossilführenden Schichten meist auf mehr als eine Milliarde Jahre. Selbst die „Helium“-Methode ergibt mit ihrem sicher zu niederen Werte für das Alter des Lebens auf der Erde Werte, die fast 20mal so groß sind, wie das de Vries annahm.

die Kleinmutanten viel häufiger sind als man früher dachte. Baur rechnet beispielsweise damit, daß sein *Antirrhinum* in 10 % seiner Individuen mutiert. Groß ist auch die Zahl der von anderen Genetikern beobachteten Mutationen. So kann man also sagen, daß experimentell das Dogma von der „Konstanz der Art“, bzw. der im Artercharakter sich widerspiegelnden Erbsubstanz widerlegt ist. Die beobachteten Mutanten würde der Systematiker bei Beobachtung in der freien Natur sicher oft als echte Arten anerkennen.

Das Problem der Überbrückung von Artgrenzen wiederholt sich nun in vergrößertem Maßstab bei den Gattungs-, Familien- usw. Grenzen. Die Erblichkeitsanalyse der letzten Jahrzehnte hat gezeigt, daß die größeren systematischen Differenzen im allgemeinen durch eine Vielzahl differierender Erbmerkmale gegeben sind. Es handelt sich also hier um die Frage, wie es kam, daß die Organismen in einer Vielzahl von Erbmerkmalen verschieden wurden; es handelt sich um das Problem der Summierung von Mutationen.

Darwin hatte bekanntlich die Vorstellung vertreten, daß auch die größeren systematischen Differenzen durch Häufung kleiner erblicher Umwandlungen — wir würden heute sagen: „Mutationen“ — zustande gekommen seien. Die Charakterisierung der Pflanzensippen als „Arten“ oder „Gattungen“ usw. sei willkürlich, so daß wir unsere Erfahrungen über Artumbildung auch auf größere Wandlungen übertragen könnten. Gegen diese Vorstellungen wandten sich neuerdings u. a. insbesondere Philiptschenko (1927) und Troll (1928). Sie erklärten, nur für kleinere Umwandlungen, etwa innerhalb der Gattungen, für die „Mikroevolution“, könnten Mutationen den Weg der Umbildung kennzeichnen. Die größeren Abwandlungen, die „Makroevolution“, müßte sich nach diesen Autoren irgendwie andersartig abgespielt haben.

Leider können jedoch die genannten Autoren auch nicht angeben, wie diese Makroevolution zustande gekommen sein soll, wenn nicht vermittels Mutationen. Die beiden einzigen sonst in Frage kommenden Möglichkeiten: Urzeugung hochentwickelter Organismen oder „Makromutation“, d. h. gleichzeitige Umbildung zahlreicher Erbanlagen, sind ja heute kaum ernsthaft vertretbar.

So kann man heute sagen: Ein experimenteller direkter Nachweis für die Überbrückung großer systematischer Lücken fehlt. Die Gattungs-, Familien- usw. Differenzen sind viel größer als die durch Mutationen entstehenden Neubildungen. Aber es besteht auch kein zwingender Grund, die Annahme Darwins (ein allmähliches Erreichen großer systematischer Verschiedenheiten durch Häufung kleiner Umwandlung der Erbanlagen) zu bezweifeln. Im Gegenteil, die Erblichkeitsanalyse sowie die systematische und pflanzengeographische Einzeluntersuchung der letzten Jahrzehnte haben mehr und mehr die Willkürlichkeit der Einteilung der Sippen in Arten, Gattungen usw. dargetan.

Gerade der physiologisch orientierten Botanik bereitete ferner das Ursachenproblem viel Schwierigkeiten. Der ganze Fragenkomplex nach den Ursachen der Phylogenie bekam ein ganz verschiedenes Gesicht, je nachdem man das Anpassungsproblem mit einbezog oder nicht. Für Lamarck und Darwin formulierte sich die Frage fast selbstverständlich: Wie kamen die Anpassungsmerkmale zustande? Der experimentell tätige Botaniker war dagegen viel mehr geneigt, die ganze Frage ohne Rücksicht auf den Anpassungswert der entstehenden Merkmale zu behandeln. Gerade die Selektionslehre Darwins fand in der physiologisch orientierten Botanik wohl mehr Widerspruch als Zustimmung. Die Pflanze mit ihrer großen Plastizität gegenüber äußeren Einflüssen legte den Gedanken der „direkten Bewirkung“ noch mehr nahe als das Tier. Der Alt-Lamarckismus hatte zwar für die Anschauungen in der Botanik kaum Bedeutung, obwohl Lamarck ursprünglich Botaniker war.

Lamarcks Vorstellungen von der Wirkung der Gewohnheit ließen sich ja von vornherein nicht unmittelbar auf die Pflanze übertragen (vgl. z. B. Oehlkers 1917). Um so mehr Anhänger fand der Neu-Lamarckismus mit der Annahme einer unmittelbaren Beeinflussung der Pflanzen durch die Umwelt. Für ihn und gegen die Selektionslehre sprachen sich u. a. aus: Nägeli (z. B. 1865 und 1884 S. 102 ff.), J. Sachs (z. B. 1875), Strasburger, R. Wettstein. Fast nur Erbllichkeitsforscher sind entschieden für die Selektion als bedeutsamen phylogenetischen Faktor eingetreten, da sich die Erbmerkmale im allgemeinen als unbeeinflussbar durch die Außenwelt zeigten, so z. B. Baur (1922) und Kniep (1926).

Im ganzen aber hat überhaupt die phylogenetische Frage, namentlich in Deutschland, für die Botanik bei weitem nicht die Bedeutung gehabt wie für die Zoologie. Resignierte Stimmen, die am liebsten alles offen lassen, scheinen zu überwiegen. Wenn ein auf seinem Gebiete führender Biochemiker wie Fr. Czapek die ganze historische Phylogenetik mit den Worten abtat „ich war nicht dabei“ (Boresch 1921, S. 3), so steht er hier durchaus nicht allein. Äußerungen, wie: „Das Evolutionsproblem ist insofern eine offene Frage“ (Johannsen 1926, S. 637), „Die Genetik hat die Grundlage des Darwinismus und Lamarckismus beseitigt“ (ein Goebelschüler: W. Riede 1925, S. 451), kennzeichnen den allgemeinen Skeptizismus. Lotsy, der Verfasser einer umfangreichen botanischen Stammesgeschichte (1909—13), rückte später ganz entschieden von seinem früheren, ausgesprochen phylogenetischen Standpunkt ab. Die meisten Autoren verschleiern ihre phylogenetischen Ansichten hinter „idealistisch“-morphologisch oder systematisch gefärbten Redewendungen. Selten tritt ein Autor mit solcher Entschiedenheit für den phylogenetischen Gedanken ein wie R. Wettstein, z. B. in seiner Systematischen Botanik (1901 und 1924).

In den angelsächsischen Ländern zeigte man sich weniger beeinflußt von den grundsätzlichen Schwierigkeiten auf dem Gebiete der Ursachenforschung und der Makroevolution. Man war hier mehr geneigt, einmal die historische Tatsachenforschung intensiver in Angriff zu nehmen. Zum Beispiel A. G. Tansley, J. M. Coulter, E. C. Jeffrey, E. A. N. Arber, A. J. Eames, Ch. J. Chamberlain, E. W. Berry haben mit ihren Schülern — abgesehen von den oben im morphologischen und paläobotanischen Abschnitt genannten Autoren — eine große Anzahl phylogenetischer Einzeluntersuchungen durchgeführt.

So hat sich überhaupt das Ringen um den phylogenetischen Gedanken in eine ganze Reihe von Einzelkämpfen aufgelöst. Einzelgegensätze — oft nur in untergeordneten Fragen — treten in den Vordergrund. Aber gerade sie und dann, die in solchen Äußerungen stark mitschwingenden allgemein-weltanschaulichen, nicht-phylogenetischen Geistesströmungen fallen selbstverständlich dem Menschen, der überhaupt außerhalb der Phylogenetik steht, besonders auf. Wenn darum namentlich in geisteswissenschaftlichen Kreisen heute gerne von einem „Trümmerfeld der Deszendenztheorie“ gesprochen wird, braucht das nicht wunderzunehmen. Und ich glaube, wir kommen aus dieser unlegbaren Krisis der Phylogenetik nur dann heraus, wenn wir versuchen, die weiterstreuten Fäden der Phylogenetik zusammenzuwirken, wenn wir versuchen, jeweils den Kern der Anschauungen von den mehr nebensächlichen Zutaten zu sondern, und vor allem, wenn wir Phylogenetik als Phylogenetik, also nicht nur als Anhängsel an andere Wissenschaften treiben.

Literatur.

Allgemeine Darstellungen der Phylogenie und Lehrbücher.

Abel, O., u. a., Vorträge zur Abstammungslehre. Jena 1911.

— Kultur der Gegenwart, III. Teil, IV. Abt., Bd. 4, Leipzig und Berlin 1914.

- Bower, F. O., *The Origin of a Land Flora*. London 1908.
- Coulter, J. M., and Chamberlain, Ch. J., *Morphology of Gymnosperms*. 2. Aufl., 3. Druck. Chicago 1925.
- *Morphology of Angiosperms*. Chicago 1903.
- Darwin, Ch., *On the Origin of Species* usw. 1859. Ueber die Entstehung der Arten. 6. Aufl. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1876.
- Engler, E., Prantl, K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, Engelmann, 1889 ff., 2. Aufl., 1924 ff.
- Fitting, H., Sierp, Harder und Karsten („Strasburger“), *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, begründet von Strasburger* usw., 17. Aufl., Jena 1928.
- Franz, V., *Geschichte der Organismen*. Jena 1924.
- Giesenhagen, K., *Anzeichen einer Stammesgeschichte usw. im Bau der Pflanzen*. Vortr. z. Abst.-Lehre. Jena 1911.
- Goebel, K., *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*. Schencks Handb. d. Bot., Bd. 31, S. 387.
- *Organographie der Pflanzen* usw. Jena, 1., 2. u. 3. Bd. 2. Aufl., 1913, 1915—18 u. 1923; 1. Bd., 3. Aufl., 1928.
- Gothan, *Paläobotanik*. Naturw. Handw.-Buch, 1912, Bd. 7, S. 408.
- S. auch Potonié.
- Hertwig, R., *Abstammungslehre und neuere Biologie*. Jena 1927.
- Hirmer, M., *Handbuch der Paläobotanik*. München und Berlin 1927.
- Kary, H. H., *Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung*. Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. IX. Teil, 3. H., Bd. 2, S. 211.
- Knowlton, F. H., *Plants of the Past*. Princetown Univ. Press 1927.
- Lotsy, J. P., *Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage*. Jena 1906.
- *Vorträge über Botanische Stammesgeschichte*. 3 Bde., Jena 1907—11.
- Nägeli, C. v., *Mechanisch-physiologische Abstammungslehre*. München und Leipzig 1884.
- Potonié, H., *Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Palaeontologie*. Jena 1912.
- *Lehrbuch der Paläobotanik*. Berlin 1921, 2. Aufl., von W. Gothan.
- Shenk, A. (und Schimper, W. P.), *Paläophytologie*. Aus K. A. Zittel, *Handbuch der Paläontologie*. München und Leipzig 1879—90.
- *Die fossilen Pflanzenreste*. Leipzig 1888.
- Scott, D. H., *The Present Position of Palaeozoic Botany*. Progr. rei bot. 1907, Vol. 1, p. 139.
- *Studies in Fossil Botany*. 3. Aufl., London 1920 und 1923.
- *Notes on Palaeozoic Botany*. Rec. trav. bot., 1928, Vol. 25a, p. 346.
- Seward, A. C., *Fossil Plants*. Cambridge 1899—1919.
- Solms-Laubach, H., *Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie*. Leipzig 1887.
- Tschulok, S., *Deszendenzlehre (Entwicklungslehre)*. Jena 1922.
- Velenovsky, J., *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*. Prag 1905—13. I—IV.
- Weißmann, A., *Vorträge über Deszendenztheorie usw.* Jena 1913.
- Wettstein, R., *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig und Wien, 3. Aufl., 1924.
- Zeiller, R., *Eléments de Paléobotanique*. Paris 1900.

Geschichte der phylogenetischen Forschung an Pflanzen.

- Arber, E. A. N., and Parkin, J., *On the Origin of Angiosperms*. Journ. Linn. Soc. London 1907, Vol. 38, p. 29.
- *On the Past History of the Ferns*. Ann. of Bot., 1906, Vol. 20, p. 215.
- Baur, E., *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. 5./6. Aufl. Berlin 1922.
- *Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei Antirrhinum majus*. Bibl. Genet., 1924, Bd. 4.
- Bentham, G., and Hooker, J. D., *Genera Plantarum*. 1—5. London 1867—88.
- Berry, *Paleobotany etc.* Smithsonian Rep. f. 1918, 1920, p. 289.
- Bock, H., *New Kräuterbuch* usw. Straßburg 1539.
- Borech, K., *Das Leben und Wirken Friedrich Czapeks*. Lotos, 1921, Bd. 69, S. 3.
- Bornhöffer, A., *Geschichte der antiken Philosophie*. Handb. d. klass. Altertumsw., 1912, 3. Aufl., 5. Bd., 1. Abt., 1. T.
- Borzi, A., *Studi algologici*. Messina 1883, Vol. 1; 1895, Vol. 2.
- Bower, F. O., *Remarks on the Present Outlook on Descent*. Proc. Roy. Soc., Edinb. 1924, Vol. 44, p. 1.
- Braun, A., *Vergleichende Untersuchung über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen*. Abh. Leop. Carol. Akad., 1831, Bd. 14.
- *Dr. Carl Schimpers Vortrag über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung usw.* Flora, 1835, Bd. 18, S. 145.
- *Betrachtung über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur*. Freiburg 1849/50.
- Brongniart, A. Th., *Histoire des végétaux fossiles*. Paris 1828—38.
- Brunfels, O., *Herbarium vivae eicones*. Straßburg 1530 ff.

- Caesalpinus, A., (Cesalpino), De Plantis libri 16. Rom 1583.
- De Candolle, A. P., Théorie élémentaire de la botanique ou exposition des principes de la classification naturelle etc. Paris 1813.
- Čelakovský, L., Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie. Abh. Böhm. Ges. d. Wiss., math.-nat. Kl., 1892, VII. F. Bd. 4, S. 1.
- Correns, C., Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungsw. 1928, Bd. 2.
- Coulter, J. M., The History of Organic Evolution. Science 1926, Vol. 63, p. 467.
- Eames, A. J., On the Origin of the Herbaceous Type in the Angiosperms. Ann. of Bot., 1911, Vol. 25, p. 215.
- Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig 1874—78.
- Engler, A., und Gilg, E., Syllabus der Pflanzenfamilien. 9.10. Aufl. 1924.
- und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1889 ff., 2. Aufl., 1924 ff. (1926, Bd. 13).
- Fuchs, L., Historia stirpium. 1542.
- Goethe, W., Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha 1790.
- Göppert, H. R., Gattungen fossiler Pflanzen. Bonn 1841—1846.
- Green, J. R., A History of Botany 1860—1900. Oxford 1909.
- Grisebach, A., Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig, 2. Aufl., 1884.
- Haeckel, E., Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866.
- Hansen, A., Goethes Metamorphose der Pflanzen. Gießen 1907.
- Goethes Morphologie. Gießen 1919.
- Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw. Leipzig 1851.
- Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.
- Humboldt, A. v., Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen 1806.
- Jeffrey, E. C., The Anatomy of Woody Plants. Univ. of Chicago, Press. 1917.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre usw. Jena 1902, 3. Aufl., 1926.
- Jussieu, A. L. de, Genera plantarum. Paris 1789.
- Kidston, R., und Lang, W. H., On Old Red Sandstone Plants. Transact. Roy. Soc., Edinb. 1917—1921, 50—52.
- Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Kniep, H., Fortpflanzung und Artenstehung. Rede b. d. Reichsgründungsfeier d. Fr. W.-Univ., Berlin 1926.
- Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena 1928.
- Kräusel, R., und Weyland, H., Beiträge zur Kenntnis der Devonflora I, II, III. Senckenbergiana, 1923, Bd. 5; Abh. d. Senckenb.-Ges., 1926, Bd. 40, und ebenda, 1929, Bd. 41.
- Kützing, F. F., Die Umwandlung der niederen Algenformen in höhere. Nat. Verh., Haarlem 1841, 1. 2. verz.
- Linné, K. v., Genera plantarum usw. Leiden 1737.
- Philosophia botanica. Stockholm 1751.
- Schriften, herausgegeben von der Schwed. Ak. d. Wiss., Uppsala 1907.
- Lobelius, M., Plantarum seu stirpium historia. Antwerpen 1576.
- Plantarum seu stirpium icones. Antwerpen 1581.
- Lotsy, J. P., Evolution by Mean of Hybridization. The Hague 1916.
- Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin. Progr. rei Bot., 1913, Bd. 3, S. 361.
- Meyer, A., Das Wesen der idealistischen Biologie usw. Arch. f. Gesch. d. Math. u. Nat., 1928, Bd. 11, 153.
- Meyer, E., Geschichte der Botanik, 1854—57.
- Mez, C., Serumreaktionen usw. Abderh. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, T. 1, Heft 7, 1924.
- Nathorst, A. G., Zur fossilen Flora der Polarländer. K. Sv. Vet. Ak. Hdl., 1894, 1897, 1902, 1914.
- Nordenskiöld, E., Die Geschichte der Biologie. Jena 1926.
- Oehlkers, F., Beitrag zur Geschichte und Kritik des Lamarckismus in der Botanik. Diss. München, 1917.
- Erblichkeitsforschungen an Pflanzen. Dresden und Leipzig 1927.
- Oliver, F. W., und Scott, D. H., On the Structure of the Palaeozoic Seed Lagenostoma Lomaxi usw. Phil. Transact. R. Soc., London 1904, Vol. 197.
- Pax, F., Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart 1905.
- Philipschenko, Variabilität und Variation. Berlin 1927.
- Potonié, H., A. Brauns Stellung zur Deszendenztheorie, 1879, Bd. 5, 366.
- Radl, E., Geschichte der biologischen Theorien. Leipzig I (2. Aufl.) 1913 II. 1909.
- Renault, B., Cours de Bot. foss. 1—4. Paris 1881—1885. Bass. houiller et permien d'Autun et d'Épinac Flore fossile II. Et. d. gîttes min. de la France. Paris 1896.

- Riede, W., Beiträge zum Geschlechts- und Anpassungsproblem. Flora, 1925, N. F., Bd. 18/19, S. 421.
- Ritter, C., Platos Stellung zu den Aufgaben der Naturwissenschaft. Sitz.-Ber. d. Heidelb. Ak. phil. hist. Kl., 1919, 19. Abt.
- Sachs, J., Physiologische Notizen V. Flora, 1893, Bd. 77, S. 1.
— Geschichte der Botanik. München 1875.
- Schleiden, M., Grundzüge der Botanik. Leipzig 1842.
- Schuster, J., Hundert Jahre Phytopalaentologie in Deutschland. Naturw. Wochenschr., 1921, N. F., Bd. 20, S. 305.
- Steiner, R., Goethes naturw. Schriften 1—4. Stuttgart 1921. Einleitungen.
- Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 37, S. 477.
- Tansley, A. G., Some Aspects of the Present Position of Botany. Rep. Brit. Assoc. Adv. of Sc. 1923.
- Troll, W., Goethes morphologische Schriften. Jena 1926.
— Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928.
- Unger, F., Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt. Wien 1852.
- Velenovsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen I—IV. Prag 1905—1913.
- Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878—84.
- Wettstein, R., Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre. Verh. d. V. Intern. Kongr. f. Vererbung usw., Berlin 1927, ersch. 1928, Bd. 1, S. 370.
- Wieland, G. R., American Fossil Cycads I. u. II. Washington 1906 und 1916 (Publ. Carneg. Inst.).
- Williamson, W. C., Organisation of the Foss. Plants of the Coalmeasures I—XIX. Phil. Transact. R. Soc., London 1871—1893, Vol. 161—184.
- Willis, J. C., Age and Area. Cambridge 1922.
- Windelband, W., Lehrbuch der Geschichte der Philosophie. Tübingen 1910.
- Zimmermann, W., Arbeitsweise der Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. 1930.

II. Beispiel eines phylogenetischen Problems.

Auf eine eigentliche methodologische Einleitung möchte ich verzichten. Denn die Aufgaben und Wege der Phylogenetik darf ich wohl im großen und ganzen als bekannt voraussetzen. Und eine wirklich kritische Besprechung der methodologischen Probleme erfordert so viel Raum, daß ich sie gesondert darstelle (Zimmermann 1930). Soweit über die Verwendung der Termini technici Zweifel herrschen können, hoffe ich, daß das Register (S. 429 ff.) zur Klärung genügt.

Die Ginkgo-„Blüte“.

Aber ein charakteristisches Beispiel für die phylogenetische Problematik und für die Lösung, die mir vorschwebt, möchte ich doch vorwegnehmen: Die vielumstrittenen „Deutungen“ der weiblichen *Ginkgo*-„Blüten“ (Abb. 1a; vgl. über dies Problem des „morphologischen Wertes“ einer *Ginkgo*-„Blüte“ auch z. B. die ausführliche historische Darstellung bei Pilger.)

Suchen wir zunächst einmal die hier besonders stark gewucherten Begriffs- und Nomenklaturprobleme sowie auch alle phylogenetischen Überlegungen auszuschalten und betrachten wir rein beschreibend die Gestalt einer solchen *Ginkgo*-„Blüte“ (Abb. 1a). Wir werden uns gestehen müssen, daß diese „Blüte“ mit jenen anderen Blüten, die uns gewohnt sind, sehr wenig Ähnlichkeit hat. Man denke zum Vergleich etwa an eine Rose oder auch an eine ♀ Tannenblüte, d. h. einen Tannenzapfen. Wenn wir allerdings das Reifen einer solchen *Ginkgo*-blüte verfolgen, wenn wir sehen, wie zum Schlusse die „Blüte“ zur kirschenähnlichen „Frucht“ wird (Abb. 194), dann springt die Ähnlichkeit mit dem gewohnten Bild schon etwas mehr ins Auge. Ich glaube auch, daß wenigstens

teilweise die Bezeichnung „Blüte“ für *Ginkgo* von der Ähnlichkeit des Endzustands, von der Ähnlichkeit mit „Früchten“, herrührt — obwohl gegen einen solchen Vergleich gerade der vergleichende Morphologe starke Bedenken erheben wird und kann.

Wie bei der „Deutung“ als „Blüte“¹⁾ geht es, wenn jemand die Meinung ausspricht, das Gebilde sei keine „Blüte“, sondern etwa ein „Blatt“ oder ein Blatt-Teil oder ein „Blütenstand“²⁾. Immer wird uns die Einreihung der „*Ginkgo*-Blüte“ in eine dieser Begriffskategorien zunächst etwas fremdartig anmuten, selbst wenn sich diese Einreihung scheinbar nur nomenklatorisch abspielt, indem man sagt: es „ist“ ein „Blüten“-Stand, ein „Blatt“ usw. Denn die Blattgebilde und Blütenstände, welche wir sonst gewöhnt sind, sehen doch ganz anders aus.

Rein beschreibend (Abb. 1a) sehen wir bei der *Ginkgo*-Blüte einen gemeinsamen Stiel, der in der Achsel eines der eigentümlichen gabelnervigen Blätter oder auch einer Schuppe entspringt, und der an seinem Ende zwei ungestielte „Makrosporangien“ oder „Samenanlagen“ trägt. An der Basis jedes „Makrosporangiums“ befindet sich ein wulstartiger Kragen, welcher bei der Reife recht massig wird. Dieser Stiel zusammen mit den beiden „Makrosporangien“ ist die ganze „Blüte“. Nicht selten allerdings sind die „Makrosporangien“ auch einzeln gestielt. Ihre Zahl erhöht sich manchmal auf drei oder mehr (Abb. 194). Ja, man hat schon neun „Makrosporangien“ an einem solchen „Sporangienstand“ — wie wir einmal vorsichtiger die „Blüte“ nennen wollen — gesehen.

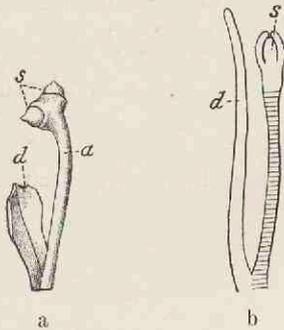


Abb. 1 a und b.

Ginkgo biloba. Weibliche Blüte.

a) Totalansicht mit Deckblatt;

b) Schematischer Längsschnitt.

a = gemeinsamer Sporangienstiel; d = Deckblatt; s = Makrosporangium.

(Aus Wettstein 1912, Abb. 5, Fig. 3 und 10.)

„Sporangien“, „Makrosporangien“, „Sporangienstände“ — auch diese Bezeichnungen sind natürlich nicht rein beschreibend, sondern vergleichend. Ich habe mich aber nicht gescheut, ihre Bezeichnung schon hier zu verwenden, um die Darstellung zu vereinfachen, obwohl die Begründung dafür erst später S. 89 erfolgen wird. Denn in den Sporangien haben wir einen festen Ausgangspunkt für unsere vergleichende Betrachtung und phylogenetische Gruppierung mindestens bei den Kormophyten. Daß die „Samenanlagen“ von *Ginkgo* abgeleitete „Sporangien“ darstellen, darüber sind sich ja wohl alle Autoren einig. Damit sind wir auch wieder zu unserem eigentlichen Problem zurückgekehrt.

Wenn diese *Ginkgo*-„Blüte“ bzw. -Sporangienstand beim bloßen Anblick so wenig Blütenähnlichkeit oder Blattähnlichkeit usw. hat, wie kommt man dann überhaupt dazu, zu erörtern, ob sie „eigentlich“ eine „Blüte“, ein „Blatt“ oder ein „Blütenstand“ sei? Mit welchem Recht gruppieren wir die Organe der Pflanze in Blüten, Blätter usw.? Nun, den Vertretern all dieser Ansichten schwebt natürlich der Gedanke in irgendeiner Form vor, der *Ginkgo*-Sporangien-

1) Seit Eichler (1863) und Čelakovský (1879) wohl die verbreitetste Auffassung. Vgl. z. B. auch Pilger (1926, S. 102 ff. und 124 ff.); hier sind auch zahlreiche Variationen der drei Hauptmeinungsgruppen angeführt, Einzelauffassungen, die sich z. B. bei der „Blüten“-deutung darauf beziehen, welcher Teil des Sporangienstands nun „eigentlich“ als Karpell usw. aufzufassen sei.

2) z. B. van Tieghem (1869), Delpino (1889) und Schaffner (1927).

3) z. B. Strasburger (1872).

stand sei eine „abgeleitete Blüte“, ein „abgeleitetes Blatt“, ein „abgeleiteter Blütenstand“. Was heißt denn das: eine „abgeleitete“ Blüte usw.? Wer sich mit solchen Fragen etwas näher beschäftigt hat, der weiß, daß sich leider hinter dieser vieldeutigen Redewendung: „abgeleitet“ sehr verschiedene Auffassungen verbergen. Es ist aber auch bekannt, daß in diesen Auffassungen namentlich heute, nach dem prinzipiellen Sieg des Deszendenzgedankens, ein phylogenetischer Kern steckt.

Diesen phylogenetischen Kern wollen wir herauschälen und möglichst rein darstellen; d. h. wir wollen von ihm absondern all die andersartigen Probleme, mit denen er so häufig verknüpft ist, die Begriffs- und Nomenklaturprobleme usw. Wir wollen das phylogenetische Problem sondern von anderen Anschauungen, insbesondere aus dem Ideenkreis der „Idealistischen Morphologie“ und der „Zweckgruppierung“, der „Systematik“. Das phylogenetische Problem sei phylogenetisch behandelt; d. h., wir wollen uns den Umbildungsprozeß, der zum heutigen Sporangienstand von *Ginkgo* geführt hat, so plastisch und so vorurteilsfrei wie nur irgend möglich vor Augen stellen. Wir wollen versuchen, so gut es geht, bei dieser Darstellung herauszuarbeiten, was feststeht und was noch problematisch ist.

Die historische Phylogenie hat zunächst die große Aufgabe, uns Ahnenformen zu beschreiben und darzutun: wie kam historisch die bei heutigen Pflanzen so ungewohnte Stellung der *Ginkgo*-Makrosporangien zustande? Wie kam es, daß die *Ginkgo*-Makrosporangien heute terminal stehen, evtl. am Ende kurzer Stielchen, und nicht geborgen in den Achseln von Schuppen wie bei vielen Koniferen? und auch nicht an den Rändern jener blattartigen Bildungen, die wir üblicherweise Sporophylle nennen, wie bei den Cycadeen? und auch nicht im Inneren ähnlicher miteinander verwachsener Blattgebilde, im Inneren eines Fruchtknotens wie bei vielen Angiospermen?

Zur Rekonstruktion der Ahnenform schauen wir uns bei den nächsten „Verwandten“ unseres heutigen *Ginkgo* um. Das sind unverkennbar die Ginkgophyten der Vergangenheit, insbesondere aus den mesozoischen Gattungen *Ginkgo* und *Baiera* (Abb. 200). Genau wie bei *Ginkgo* stehen auch bei letztgenannter Gattung die Makrosporangien frei, an stielartigen Bildungen, ja eher noch exponierter. Denn, was bei *Ginkgo* nur als Abnormität auftritt, das kurze Stielchen an jedem einzelnen Sporangium, ist hier die Regel, und während *Ginkgo* normalerweise nur zwei Sporangien an einem Sporangienstand zeigt, sind bei *Baiera* regelmäßig zahlreiche.

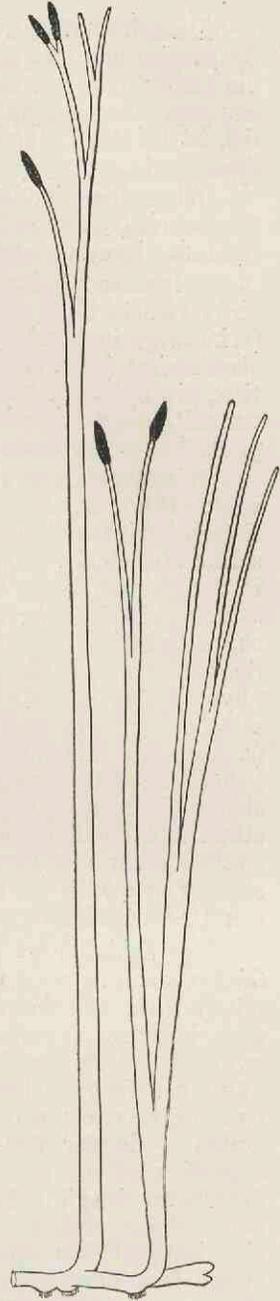


Abb. 1 c.

Rhyonia major, ein mitteldevonischer Psilophyt, als Beispiel für terminale unbeschützte Sporangien. ca. $\frac{2}{3}$ nat. Gr. (Rekonstruktion nach Kidston und Lang, 1921, IV, Taf. 1; wenig modifiziert.)

Danach dürfen wir mit Fug und Recht die Regelzahl zwei der *Ginkgo*-Sporangien und ihre nahezu sitzende Stellung als reduziert ansprechen. Ferner, die Unbeschütztheit der terminalstehenden Makrosporangien von *Ginkgo*, die uns gegenüber den übrigen Samen- oder Blütenpflanzen (Phanerogamen) auffiel, ist bei den Ginkgophyten der Vergangenheit eher ausgeprägter vorhanden denn heute.

Wir wollen die übrigen zum Teil etwas unsicheren Ginkgophyten der Vergangenheit (vgl. etwa *Trichopitys*, Abb. 201, S. 282) einmal beiseite lassen, obwohl sie eigentlich unsere Schlußfolgerungen nur unterstreichen.

Folgendes phylogenetische Problem taucht bei dieser Sachlage auf: Ist nicht vielleicht die eigenartige, unbeschützte, terminale Stellung, sowie der (keineswegs immer in einer einzigen Ebene verzweigte) Sporangienstand, den etwa *Baiera* (Abb. 200) oder als Abnormität auch *Ginkgo* (Abb. 194) repräsentiert, ein recht ursprünglicher Zustand? Ist es am Ende nicht von vornherein verfehlt, die *Ginkgo*-Sporangienstände irgendwie auf die „Blüten“, „Sporophylle“ usw. der übrigen Samenpflanzen zurückführen zu wollen?

Wir wenden uns wieder an die vorgeschichtlichen Pflanzen. Und die Antwort, die wir erhalten, ist eindeutig. Je ältere Erdperioden wir aufsuchen, je tiefer wir hinabsteigen an die Wurzel der Kormophyten, um so mehr finden wir solche „terminal“, d. h. am Ende kleiner Stielchen, stehende Sporangien ganz in der gleichen Weise wie bei *Ginkgo*. Auch die Verzweigung der Sporangienstände nicht in einer einzigen Ebene, also der radiäre Aufbau, ist durchaus charakteristisch für alle altertümlichen Landpflanzen. Wir finden derartige Sporangienstände bei den ältesten bekannten Landpflanzen, bei den Psilophyten (Abb. 1 c), wir finden sie bei den ältesten Farngruppen, den *Archaeopteridales* (s. Abb. 134), den *Coenopteridales* (s. Abb. 122), den *Cladoxydals* (s. Abb. 116), wir finden sie, nur wenig modifiziert, bei den ältesten Schachtelhalm(*Equisetum*)-Verwandten, bei den *Hyeniales* (s. Abb. 92) usw. Immer stehen die Sporangien terminal auf Stielchen an einem radiären Sporangienstand und die Bergung der Sporangien in Schuppen, Sporophyllen usw. ist erst sekundär von diesem Ausgangsstadium aus erworben. Der Sporangienstand von *Ginkgo* ist also seiner Allgemeinmorphologie nach auch schon bei den Ur-Landpflanzen vorhanden.

Der Schluß liegt auf der Hand. Er erscheint fast lückenlos gesichert: *Ginkgo*, der uns auch sonst eine ganze Reihe altertümlicher Merkmale übermittelt (wie Gabelnervatur der Blätter und Spermatozoenbefruchtung), ist auch in seiner terminalen Sporangienanordnung primitiv. Die Gesamtmorphologie der *Ginkgo*-Sporangienstände entspricht noch in sehr wichtigen Zügen der Urform bei den ältesten Landpflanzen. Wir haben keinen zwingenden Grund zur Annahme, daß — abgesehen von einem Rückgang des Verzweigungsgrades — in der Gesamtmorphologie sich wesentliche Umbildungsvorgänge abgespielt haben. Die Umbildungsvorgänge betreffen nur die Einzelgestaltung der Sporangien, ihre Integumente usw. Wir haben z. B. gar keinen Anhaltspunkt dafür, daß an Stelle des Basalwulstes am Makrosporangium einmal ein richtiges Blatt oder eine Blütenhülle saß. Die Phylogenie der Gesamtmorphologie des *Ginkgo*-Makrosporangienstandes ist also — wenn wir alle nicht-phylogenetischen Probleme beiseite lassen — einfacher als bei allen anderen heute lebenden Samenpflanzen.

Gewiß, ein besonders großer Skeptiker mag auch hiergegen Einwendungen machen. Er könnte einwenden: zwischen dem Anfangsstadium unserer phylogenetischen Reihe, der Terminalstellung der Sporangien bei den Urlandpflanzen und dem Endstadium, der Terminalstellung der Sporangien bei den Ginkgophyten, da hätte sich vielleicht (gewissermaßen als phylogenetischer Umweg)

ein ganz andersartiges Stadium eingeschoben, das uns nur bisher entgangen wäre. Der Sporangienstand der Ginkgophyten-Ahnen hätte vielleicht einmal vorübergehend ein „typisches“ „Blüten“-Stadium mit echten Blattbildungen, mit Sporophyllen usw. durchlaufen und der heutige *Ginkgo* wäre sekundär zur primitiven Form zurückgekehrt.

Gewiß, eine solche Hypothese läßt sich ausdenken. Aber ihre Unwahrscheinlichkeit liegt klar zutage, es fehlen ihr alle Unterlagen. Die entgegengesetzte Annahme, die Morphologie des *Ginkgo*-Sporangienstandes überliefern einen ursprünglichen Zustand, ist jedenfalls viel wahrscheinlicher und bei allen phylogenetischen Schlüssen muß man sich über den Wahrscheinlichkeitsgrad klar sein.

Wir wollen aber ruhig zugeben, in Ausnahmefällen könnte auch einmal die Phylogenie nach der angedeuteten Weise auf einem uns noch unbekanntem Umwege verlaufen sein. Solche Ausnahmen, in denen uns die überlieferten Daten täuschen mögen, sind jedoch für das Gesamtbild der Phylogenie, auf das es uns im wesentlichen ankommt, gleichgültig. Denn ein derartiger phylogenetischer Umweg, der später wieder zum Ausgangspunkt zurückführt, ist sicher eine Ausnahme. Das sogenannte „Dollo'sche Irreversibilitätsgesetz“, daß die phylogenetische Entwicklung nie wieder zum Ausgangspunkt zurückführe, gilt mindestens als Regel für die allermeisten Fälle der phylogenetischen Entwicklung (vgl. S. 377).

Nun werden mir die Anhänger einer „Blüten“- usw. Theorie bei *Ginkgo* vielleicht entgegenhalten, ich übertreibe. Sie dächten gar nicht daran, mit ihrem Eintreten für den „Blütencharakter“ usw. der *Ginkgo*-Sporangienstände behaupten zu wollen, die Ahnen des *Ginkgo* hätten einmal eine Blüte nach Art eines *Pinus*-Zapfens oder einer Rose besessen. Die Bezeichnung „Blüte“ wolle gar nicht die phylogenetische Ableitung des *Ginkgo*-Sporangienstandes von einer solchen „typischen“ Blüte bedeuten, sondern nur ihre „Homologie“. Wir wollen und können dies „Homologie“-Problem nicht zu Beginn unserer Betrachtungen erörtern. Wir wollen zuerst einmal Tatsachen kennen lernen. Hier nur soviel:

Wenn die „Deutung“ des Makrosporangienstandes von *Ginkgo* als „Blüte“ ein Mehr bedeutet gegenüber der Darstellung der phylogenetischen Zusammenhänge, dann ist sie für uns hier zunächst in dieser Form unbrauchbar. Dann heißt es für uns, aus dieser „Deutung“ den phylogenetischen Kern in der skizzierten Weise herauszuarbeiten und alles nichtphylogenetische Beiwerk beiseite zu lassen.

Aber man muß zugeben, in der „Deutung“ des *Ginkgo*-Makrosporangienstandes als „Blüte“ steckt nicht nur die eine phylogenetische Ansicht, daß die Ahnen des *Ginkgo* einmal eine „richtige“ Blüte besessen hätten! Wir müssen auch die Frage erörtern, ob nicht sowohl die *Ginkgo*-Sporangienstände als auch die echten „Blüten“ (etwa eine Rose oder ein *Pinus*-Zapfen) sich phylogenetisch von der gleichen oder einer ähnlichen Urform der Sporangienstände gemeinsam herleiten. Diese Frage, ob nicht die *Ginkgo*-Sporangienstände und die echten Blüten deshalb „homolog“ oder „homoplastisch“ im Sinne von Lankester (1870) und Spemann (1915) seien, weil sich beide Formen von einer gemeinsamen Urform herleiten, werden wir bejahen können. Aber diese Bejahung hat eine eigentümliche Konsequenz. Wir werden nämlich sehen, daß sich von dieser Urform nicht nur Blüten und Sporangienstände, sondern auch Sporophylle, also Blattgebilde und andere Organe, ableiten lassen! Wenn wir bei solch eigenartigen Bildungen wie bei den *Ginkgo*-„Blüten“ das Problem phylogenetisch verfolgen und nach der Herleitung von der Ahnenform fragen, verliert sehr oft die ursprüngliche Streitfrage: Blatt oder Blüte, ihren eigentlichen Sinn; sie wird zum Streit um die konventionelle Ausdrucksform, weil die ge-

meinsame Urform weder „Blatt“ noch „Blüte“ im hergebrachten Sinne ist, sondern eine undifferenzierte Form, weil sie beides zugleich ist.

Kurz, wir müssen uns mit Nachdruck dagegen wenden, daß das phylogenetische Problem verschleiert wird durch die unglückliche Gepflogenheit der Problemverschlingungen. Wir wenden uns gegen den weitverbreiteten Glauben, ein Problem wie die Phylogenie der *Ginkgo*-Sporangienstände sei dadurch zu lösen, daß man derartige primitive Bildungen hineinpreßt in Begriffe, welche von „typischen“ oder „höheren“ Pflanzen gewonnen sind, das sind in diesem Falle die uns geläufigsten Pflanzen, die Koniferen und die Angiospermen. Diese Gepflogenheit ist deshalb so bedenklich, weil sie uns an der Erkenntnis hindert, daß die „Deutung“ hier eigentlich drei Probleme mit einem Schlage lösen, drei Fragen auf einmal beantworten will, nämlich:

1. die Tatsachenfragen, d. h. für uns hier, die tatsächlichen phylogenetischen Zusammenhänge.

2. Die Begriffsfragen, d. h. für uns hier, die Frage, welche Gebilde wir zum Begriff „Blüte“ usw. zusammenfassen wollen, ob die Blüten der Angiospermen oder der Koniferen oder andere „typischer“ für die Abgrenzung des Begriffes sind usw.

3. Die Wortfragen: welche Bezeichnungen wir dann für unsere Begriffe für geeignet halten.

All diese Einzelprobleme beeinflussen oft die üblichen „Deutungen“, auch diejenigen, die sich als „phylogenetisch“ ausgeben. Wir müssen uns also bestreben, die Probleme einzeln zu fassen. Wir müssen uns ferner davor hüten, schon durch die Wahl einer Bezeichnung den Gedanken an eine Ableitung ursprünglicher Formen von den spezialisierten mindestens nahelegen zu wollen. Nein, Phylogenie treiben heißt umgekehrt, die heutigen Bildungen von den ursprünglichen abzuleiten. Rein äußerlich besehen, wird sich das Bestreben schon dadurch kundtun, daß wir lieber Ausdrücke wie „Sporangienstände“ verwenden, d. h. Ausdrücke, die auch für ursprüngliche Bildungen leichter verwendbar sind als solche, die in strengem Sinne nur für hochkomplizierte gelten, wie z. B. „Blüte“.

Ganz ähnliche Beispiele wie bei den *Ginkgo*-Sporangienständen tauchen auch für andere Sporangienstände auf, so z. B. bei *Psilotum* (S. 124), *Cordaites* (S. 286), den *Benettitales* (S. 269), den Koniferen (S. 289) usw. Immer spielt hier in der Literatur der unglückliche Versuch, diese Sporangienstände in die Schemata: Sporophyll, oder Blüte usw. einzupressen, eine große Rolle.

Die Phylogenie der *Ginkgo*-Organe lehrt uns aber noch etwas weiteres, was wir beachten müssen. Gewiß, in der Sporangienstellung, in der Spermatozoenbefruchtung, in den Gabelnerven an den Blättern, überliefert *Ginkgo* ursprüngliche Merkmale. Das heißt nun aber nicht, daß deshalb alle Merkmale an *Ginkgo* ursprünglich sein müßten. Im Gegenteil, z. B. die Gestaltung seiner Holzelemente zeigt recht abgeleitete Züge; die das Holz zusammensetzenden Tracheiden besitzen in Übereinstimmung mit den meisten heutigen Koniferen nur eine einzige Reihe Hoftüpfel (vgl. Abb. 25). Kurz, die Merkmale haben sich — mindestens zum Teil — unabhängig voneinander entwickelt. Es herrscht keine strenge Korrelation bei der Merkmalsphylogenie, sondern „Spezialisationskreuzung“. Das ist in mancher Hinsicht betrüblich. Denn dadurch wird es erschwert, die phylogenetischen Ergebnisse ohne weiteres für die Systematik auszunutzen. Es läßt sich viel leichter verfolgen, wie sich ein einzelnes Merkmal in der Phylogenie entwickelt hat, als auf welcher verschlungenen Pfaden die Kombination der Merkmale entstanden ist, die eben die ganze Pflanze charakterisiert. Auch hier nur die praktische Folgerung: Wir stellen bei unseren

phylogenetischen Betrachtungen immer die Merkmalsphylogenie voran und gründen auf sie erst die eigentliche Stammesgeschichte, d. h. die Phylogenie der ganzen Pflanzen, die sich natürlich erst auf einer Kenntnis der Merkmalsphylogenie aufbauen läßt.

Und noch eine andere praktische Folgerung, welche gleichfalls sehr oft nicht gezogen wird. Die Tatsache allein, daß ein oder auch mehrere Merkmale ursprünglich sind, genügt nicht, um damit zu beweisen, es müßten auch andere Merkmale an derselben Pflanze ursprünglich sein. Wie oft wird aber ein solcher Beweigang versucht! Er ist vielfach sogar die Grundlage aller phylogenetischen „Ableitungen“.

Aber das Gestaltungsproblem, das die Phylogenie von *Ginkgo* entrollt, ist nicht nur ein historisches. Es befaßt sich nicht nur mit dem Phänotypus. Genau wie jedes andere Geschehnis, das sich vor unseren Augen abspielt, hat die Phylogenie neben der historischen Seite auch eine kausale. Und genau so wie es immer gilt, zunächst einmal rein beschreibend die Daten zu sammeln, ehe man sich ein Bild über die Ursachen machen kann, so auch hier bei der Phylogenie. Wieder gilt es aufs schärfste die einzelnen Probleme auseinanderzuhalten, die Probleme der historischen und der kausalen Phylogenie.

Literatur.

Ginkgo-„Blüte“ (s. auch S. 283).

- Čelakovský, L., Zur Gymnospermie der Coniferen. Flora 1879, Bd. 62, S. 257.
 Delpino, F., Valore morfologico della squama ovulifera delle abietinee e di altre conifere. Malpighia. 1889, Vol. 3, p. 97.
 Eichler, A. W., Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermarum. Martii Fl. Brasil. IV, 435, 1863, abgedruckt in Ann. sc. nat. 4. sér. 1863, Vol. 19, p. 257.
 Lankester, E. R., On the Use of the Term Homology. Am. Nat. Hist., 1870, Vol. 6.
 Pilger, R., Gymnospermae. Aus Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Leipzig 1926.
 Schaffner, J. H., Ginkgo a Flowerless Seed-Plant. Am. Journ. of Bot. 1927, Vol. 14, p. 126.
 Spemann, H., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Kultur der Gegenwart, 1915, T. 3, Abt. 4, Bd. 1.
 Strasburger, E., Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.
 Tieghem, Ph. van, Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées des Conifères et des Gnétacées. Ann. sc. nat. 5. sér., 1869, T. 10, p. 269.
 Wettstein, R. v., Blüte. Handwörterb. d. Naturw., 1912, Bd. 2, S. 71.

I. Teil.

Historische Phylogenie.

I. Der Ablauf der Phylogenie.

A. Allgemeiner Überblick.

Es empfiehlt sich zunächst einmal die große Linie der pflanzlichen Entwicklung ins Auge zu fassen, um so einen Überblick über die Formenfülle zu gewinnen. Der in Abb. 2 wiedergegebene Stammbaum mag den Stand unserer heutigen Anschauungen darstellen. 5 Hauptstufen der pflanzlichen Phylogenie lassen sich unterscheiden:

1. Was wir aus den ältesten vorkambrischen Zeiten über das pflanzliche Leben wissen, ist äußerst dürftig und vielfach unsicher. Nur soviel können

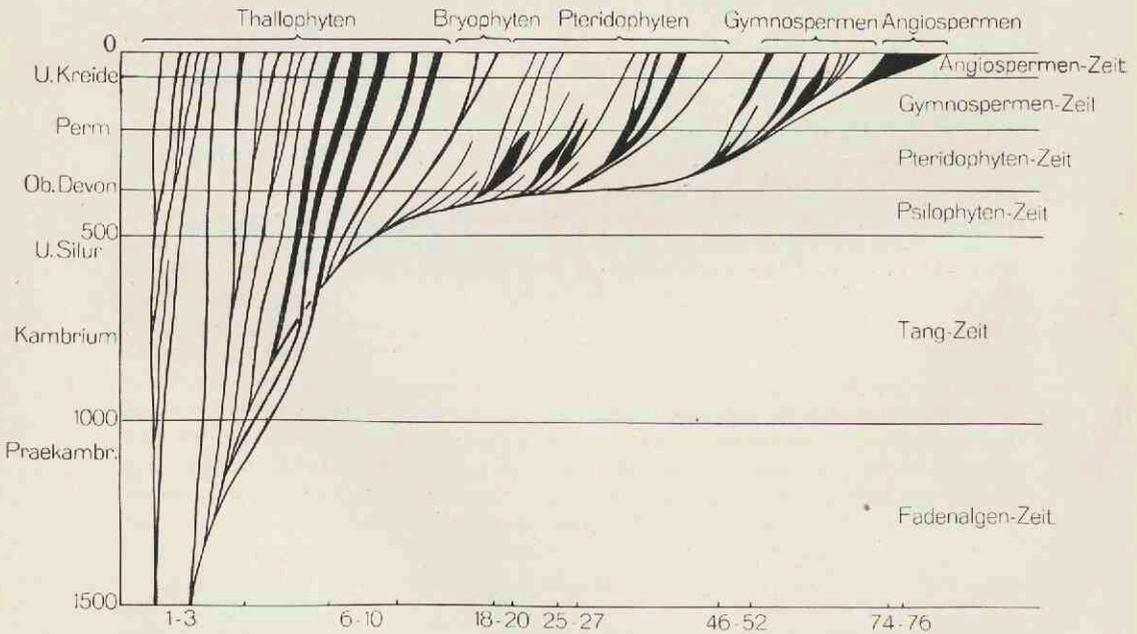


Abb. 2.

Allgemeiner Stammbaum der Pflanzenwelt.

Ordinate = Geologische Zeit; die Zahlen bedeuten jeweils Jahrtausende (selbstverständlich nur Annäherungswerte!)

Abzisse = Zahl der verschiedenen Zellsorten in den betreffenden Pflanzen (Durchschnittswerte, vgl. Text nebenan (Original.))

wir wohl bestimmt sagen: damals gab es einzellige Formen und zarte Gewächse, deren Zellen sich zu einfachen Fäden (Abb. 4) zusammenreiheten. Die überlieferten Fossilien dieser einzelligen und fädigen Formen erinnern stark an jene große Gruppe von Pflanzen, die wir heute als Algen bzw. blaugrüne Algen (= Cyanophyceen) zusammenzufassen gewohnt sind. Wir kennen aus diesen ältesten Zeiten (und auch aus den unmittelbar folgenden Zeiten bis ins Silur) lediglich marine Pflanzen oder jedenfalls Wasserpflanzenreste. Das gleiche gilt übrigens auch für die Tiere. Das Leben ist also sicher im Wasser, d. h. wohl im Meere entstanden.

2. Seit dem Kambrium kennen wir auch derbere Pflanzengestalten, die den Charakter von Tangen (so nennen wir die größeren Algen) tragen. Während die einzelligen und fadenförmigen Algen nur eine oder sehr wenige Zellsorten besitzen, finden wir bei den Tangen schon eine etwas fortgeschrittenere Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellen; wir können (z. B. bei silurischen Algen) 3—4 Zellsorten unterscheiden. Immer noch fehlen Landpflanzen.

3. Die Entwicklung der Landflora setzt erst im Obersilur¹⁾ — mit zahlreichen Resten belegt, sogar erst im Devon — ein. Damit schnell auch die Zahl der verschiedenen Zelltypen in die Höhe, wir können z. B. bei den einfacheren devonischen Psilophyten (der ältesten Landpflanzengruppe) 8—11²⁾ verschiedene Zellsorten unterscheiden. Diese ältesten Landpflanzen klingen zwar in ihrem Bau in vieler Hinsicht noch an die Tange an, sie besitzen aber doch schon manche Merkmale der heutigen Landvegetation wie Spaltöffnungen, Gefäßbündel usw. Wir dürfen in ihnen Pteridophyten, — wenn auch von recht einfacher Organisation — sehen, also Gewächse, die heute durch Farne, Bärlappe und Schachtelhalme (*Filices*, *Lycopodiales*, *Equisetales*) vertreten sind.

4. Samenpflanzen sind erst seit dem Karbon sicher nachgewiesen (Vorläufer wohl schon im Ob. Devon) und zwar zunächst die einfacher gestalteten Formen, die Gymnospermen.

5. Die ganze Formenfülle der kompliziertesten Pflanzen, der Angiospermen, ergibt sich über die Erde erst im allerletzten und kürzesten Zeitabschnitt, erst seit der Unterkreide. Die Zelldifferenzierung schreitet dabei ungefähr entsprechend der Abb. 2 fort.

Zwei Punkte möchte ich bei diesen Grundlinien der pflanzlichen Entwicklung mit Nachdruck hervorheben:

Erstens: die fortschreitende Komplizierung des pflanzlichen Körpers. Sie tritt namentlich durch die Zunahme der Zelltypen deutlicher hervor als im Tierreich.

Zweitens: die Pflanzen, mit denen wir uns als Landlebewesen in der Regel vorzugsweise beschäftigen, und denen z. B. Linné von seinen 24 Klassen fast 23 einräumte, nämlich die Angiospermen, machen von der gesamten Pflanzenwelt nur einen verschwindend kleinen Bruchteil aus, wenn wir die Stammesgeschichte der Pflanzen im absoluten Zeitmaß betrachten.

B. Urzeugung.

Wenn man so den Entwicklungsablauf der Pflanzenwelt von den ersten Spuren an bis zur Jetztzeit verfolgt, taucht selbstverständlich auch die Frage

1) Dahlgrün 1925.

2) Hier und bei den anderen Kormophyten ist, um eine einheitliche Basis zu haben, immer nur der Sporophyt berücksichtigt. Als Maß der Unterscheidung von Zellsorten setze ich das Unterscheidungsvermögen eines fortgeschrittenen Studenten beim mikroskopischen Kurs.

auf: Was war denn vorher? Wie sind denn diese ersten Pflanzen, die wir finden, geworden? Wie verlief die Urzeugung?

Unserer Antwort wollen wir gleich die Einschränkung vorausschieken, daß alles, was wir über Urzeugung sagen können, sehr ungewiß ist, viel ungewisser, als das, was wir über die Weiterentwicklung der Pflanzenwelt aussagen. Wir werden uns daher zum Problem der Urzeugung recht kurz fassen.

Die ältesten Pflanzenreste zeigen schon einen zellulären Bau. Das Problem der Urzeugung ist für uns also zunächst das Problem der Zellentstehung¹⁾. Wir haben keinen Anhaltspunkt dafür, daß die Zellen bei den ältesten Fadenalgen und Einzellern wesentlich einfacher waren als bei den heutigen „Protophyten“, sagen wir einmal bei den blaugrünen Algen (Cyanophyceen) oder den Bakterien, denen die Arbeitsteilung innerhalb der Zelle in Kern, Chromatophoren und Cytoplasma noch fehlt. Die Entdecker dieser ältesten Pflanzenreste, z. B. Walcott, Gruner, rechnen darum solche Formen auch zu den Cyanophyceen. Dafür, daß z. B. die Cyanophyceen den ältesten pflanzlichen Typ repräsentieren, spricht nach Pia ferner die pflanzengeographische Tatsache, daß Cyanophyceen ihre Hauptverbreitung heute in den Tropen haben, und daß das Klima in diesen ältesten Zeiten auf der Erde wohl wärmer war als heutzutage. Schließlich ist es selbstverständlich, daß die ersten Organismen instande sein mußten, sich selbständig aus anorganischen Bestandteilen zu ernähren, wie die Cyanophyceen, und daß sie nicht auf die Lebenstätigkeit anderer Organismen angewiesen sein konnten, wie etwa die meisten heterotrophen Bakterien und die Tiere.

Kurz, wir können die Frage nach der Urzeugung mit allergrößter Wahrscheinlichkeit formulieren: Wie ist eine Zelle vom Bauplan der Cyanophyceen-Zelle entstanden?

Eine Antwort darauf hat Sv. Arrhenius, der bekannte physikalische Chemiker, gegeben. Er vertritt die Lehre von der „Panspermie“; d. h. winzige Keime sollen von anderen Himmelskörpern durch den Lichtdruck auf die Erde gebracht worden sein. Abgesehen von sehr großen Bedenken gegen diese reine Hypothese, z. B. den Bedenken wegen der gewaltigen, normalerweise todbringenden Temperaturdifferenzen, wegen der Austrocknungsgefahren auf dieser Reise durch das Weltall — den Bedenken, warum wir denn heute noch nie das Eintreffen solcher kosmischer Keime beobachten können — weiter manchen Bedenken von physikalischer Seite gegen die Lichtdrucktheorie überhaupt — abgesehen von all dem, bedeutet die Panspermiehypothese überhaupt keine Lösung, sondern nur ein Hinausschieben der Lösung.

Für alle Theorien von der Urzeugung ist eines klar: Auch die Cyanophyceen-Zelle ist bereits so hoch differenziert, daß wir eine lange Entwicklung annehmen müssen, wahrscheinlich eine viel längere Entwicklungszeit als die Zeitspanne, aus der uns Lebewesen bekannt sind.

Der Physiologe Pflüger verlegt daher in Ausführung von Gedanken Fechners die Urzeugung in jene Zeit, in der die Erde noch feuerflüssig war, in der z. B. Cyanverbindungen auftraten, also Verbindungen, aus denen der Chemiker auch heute kompliziertere organische Stoffe aufbauen kann.

Andere Forscher haben wiederum gegen eine solche Urzeugungshypothese das Bedenken geäußert, lebende Materie könne bei so hoher Temperatur nicht bestehen. Ein sehr wesentliches Merkmal alles Lebendigen ist die Dauerfähigkeit, die Fähigkeit sich selbst wieder zu erzeugen. Der Botaniker Mez nimmt daher einen späteren Zeitpunkt der Urzeugung an, eine Epoche,

1) Ob die „Bakteriophagen“, filtrierbaren Vira u. dgl. eine noch einfachere lebendige Organisation darstellen, läßt sich derzeit nicht sagen.

als die Erdoberfläche sich bereits unter den Siedepunkt des Wassers abgekühlt habe, er denkt als erste Lebewesen-ähnliche Gebilde an Schwefelverbindungen und kommt damit in die Nähe der autotrophen Bakterien, z. B. der Schwefelbakterien. Auch Nägeli (1884) dachte an eine Urzeugung unter den heutigen Temperaturen, ja zur heutigen Zeit.

All das sind aber — wie nochmals betont sei — reine Hypothesen¹⁾.

Literatur.

Allgemeiner Überblick und Urzeugung.

- Arrhenius, Sv., Das Werden der Welten (übers. v. L. Bamberger). Leipzig 1908.
 Dahlgrün 1925 s. S. 125.
 Franz, V., Probiologie und Organisationsstufen. Schaxels Abh. z. theoret. Biol., 1920, Heft 6.
 Gruner, J. W., Algae, Believed to be Archean. Journ. Geol. 1923. Vol. 31, p. 147.
 Mez, C., Erwägungen zur Frage der Urzeugung. Königsberg 1918 (abgedruckt in: 3 Vorträge über die Stammesgeschichte der Pflanzenwelt. Naturw. u. Landw., Heft 4, 1925), Pia (1924) s. S. 126.
 Pflüger, E., Über die physiologische Verteilung in den lebendigen Organismen. Pflügers Arch., 1875, Bd. 10, S. 341 und ebenda 1877, Bd. 15, S. 76.
 Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
 Teichmann, E., Urzeugung. Handwörterb. d. Naturw., 1915, Bd. 10, S. 159.
 Walcott, C. D., Pre-Cambrian Algonkian algal-flora. Smithsonian Misc. Coll. 194, Vol. 64, p. 77.

C. Die Pflanzengruppen.

1. und 2. Stamm: Thallophyta.

Die Thallophyten sind ein buntes Gemenge äußerst verschiedenartiger Formen, die allermeist nur lebend bekannt sind. Doch reichen ihre Spuren ohne Zweifel weit in die Vergangenheit zurück (Abb. 2 und 3), viel weiter als die der Kormophyten. Da die Thallophyten überdies in der Mehrzahl eine einfachere Organisation besitzen als die Kormophyten, ist ihre Besprechung vor diesen gerechtfertigt. Wir werden unsere phylogenetische Betrachtung allerdings recht kurz fassen, da wir für die Thallophyten-Phylogenie relativ wenig sichere Anhaltspunkte haben.

Die phylogenetischen Schwierigkeiten und Probleme beginnen schon, wenn wir die Thallophyten gemeinsam charakterisieren wollen. Die wichtigste Gemeinsamkeit, welche wir für die Thallophyten nennen können, ist ein negatives Merkmal, es ist ihr Gegensatz zu den Kormophyten.

Die Kormophyten sind bekanntlich diejenigen Pflanzen, welche auch dem Nichtbotaniker als Pflanzen schlechtweg gelten. Sie haben, wie wir das bei jeder Blütenpflanze feststellen, einen „Kormus“, d. h. einen beblätterten Sproß und eine Wurzel. Diese Gliederung in Sproß und Wurzel haben nun die Thallophyten noch nicht. „Noch nicht“; denn wir kennen auch Kormophyten, z. B. die Mistel und in extremerer Weise andere Schmarotzer unter den Blütenpflanzen, wie die *Rafflesiaceen*, welche die Gliederung in Sproß und Wurzel teilweise oder ganz wieder eingebüßt haben. Ja, bei den *Rafflesiaceen* ist der ganze Körper, abgesehen von den großen Blüten, in zarte Zellfäden aufgelöst, ähnlich wie der Körper vieler Pilze. Trotzdem rechnen wir die *Rafflesiaceen* aber nicht zusammen mit den Pilzen zu den Thallophyten. Wir schließen nämlich auf Grund des Blütenbaus und mancher Zelleigentümlichkeiten, daß die Ahnen der *Rafflesiaceen* ursprünglich typische Kormophyten waren, und daß sie erst später in Einklang mit

1) Für ältere Ansichten über Urzeugung vgl. auch Nägeli 1883, S. 83 ff., für neuere Teichmann 1915, Franz 1924, S. 38 ff. und Hertwig 1927.

ihrer eigentümlichen Lebensweise wieder sekundär den Thallophytenhabitus angenommen haben.

Als Thallophyten fassen wir demnach solche Pflanzengruppen zusammen, welche das Ausbildungsstadium von Sproß und Wurzel noch nie erreicht haben. Ich führe gerade das Beispiel der *Rafflesiaceen* an, um zu zeigen, wie stark die heutige Systematik in phylogenetischen Vorstellungen gründet.

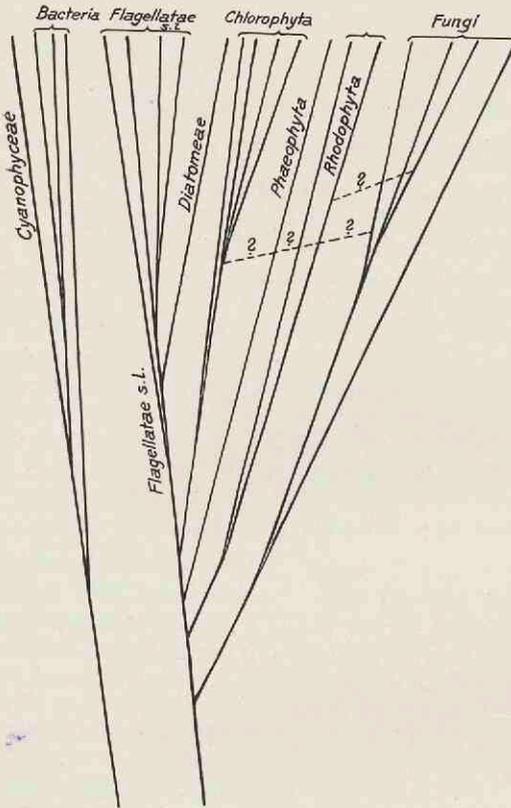


Abb. 3.

Stammbaum der wichtigsten Thallophytengruppen.
(Original.)

die wir unter diesem Namen zusammenfassen. Nach diesen Gesichtspunkten lassen sich die Thallophyten und die Gesamtpflanzenwelt gliedern (vgl. auch die Übersicht beim Vorwort):

I. Stamm: *Kernlose Thallophyten* (Differenzierung des Zellinhaltes in Zellkern und Zellplasma fehlt).

- | | |
|-----------------|-----------------|
| 1. Cyanophyceen | } Schizophyten. |
| 2. Bakterien | |

II. Stamm: *Kernhaltige Thallophyten* (Euthallophyten s. l.)

3. Algen¹⁾ (*Algae*, d. h. assimilierende Euthallophyten inkl. *Charophyta*).

4. Pilze¹⁾ (*Fungi*, d. h. Euthallophyten ohne Chromatophoren).

Anhang: Flechten.

1) Wie schon wiederholt von anderer Seite betont wurde, handelt es sich bei den Gruppen: Algen und Pilze um Sammelgruppen verschiedener Abteilungen. Als solche

III. Stamm: *Kormophyten*.

- A. Übergangsgruppen mit teilweise thallosem Habitus.
 - 5. Bryophyten (Moose; Gametophyt vorherrschend).
 - 6. Psilophyten (Sporophyt vorherrschend).
- B. Eigentliche Kormophyten.
 - 7. Pteridophyten i. e. S., (also ohne Psilophyten).
 - 8. Phanerogamen.

Gleich zu Beginn unserer systematischen Übersicht tritt uns die tiefste Kluft innerhalb des Pflanzenreichs, ja wohl innerhalb der Organismenwelt überhaupt vor Augen. Diese Kluft ist gegeben durch die

kernlosen Organismen, wie die Bakterien und Cyanophyceen auf der einen Seite und die

kernhaltigen Organismen — das sind alle übrigen Pflanzen sowie die Tiere auf der anderen Seite.

Schussnig (1926) ist sicher im Recht, wenn er wegen dieses großen zytologischen Unterschiedes die Cyanophyceen- und Bakterienzellen als eine besondere Zellform, als „Archiblasten“, zusammenfaßt. Die zytologischen Differenzen zwischen diesen beiden Hauptgruppen der Organismen, zwischen den kernlosen und den kernhaltigen sind so beträchtlich und andererseits ist die Übereinstimmung im Zellbau aller kernhaltigen Organismen miteinander so groß (man denke nur an die Mitose¹⁾ und den Kernphasenwechsel), daß man sich ernsthaft fragen muß, ob hier nicht 2 grundverschiedene Pflanzengruppen vorliegen. Wenn der Gedanke einer

„polyphyletischen“ Herkunft (vgl. S. 379)

berechtigt ist, so meines Erachtens hier.

Die Paläobotanik versagt hier, wenn wir von ihr eine klare Entscheidung verlangen. Den ältesten Formen z. B. aus den präkambrischen Schichten (Abb. 4) können wir es nicht ansehen, ob es sich um Cyanophyceen oder Algen oder Bakterien handelt, mag auch die erste Annahme die wahrscheinlichere sein. Nach den Fossilfunden wissen wir also nicht sicher, ob echte Algen, d. h. kernhaltige Pflanzen erst nach den Cyanophyceen, d. h. nach kernlosen Organismen, aufgetreten sind. Es könnte sehr wohl sein, daß unter diesen ältesten Zeugen des Lebens bereits beide Gruppen vertreten waren.

Trotzdem besteht meines Erachtens auch kein zwingender Grund zur Annahme, daß beide Pflanzengruppen sich von Anbeginn an selbständig entwickelt haben müßten, daß sie also unbedingt auf 2 getrennte Urzeugungakte zurückgehen müßten. Fürs Gegenteil, für eine monophyletische Ableitung, sprechen die großen Gemeinsamkeiten zwischen Cyanophyceen und Algen, z. B. im Stoffwechselprozeß — ich erinnere an die grundsätzliche Übereinstimmung in der Assimilation (z. B. Ähnlichkeit der Assimilationsfarbstoffe), an die gemeinsamen Stoffwechsel-Endprodukte, an die Eiweißsynthese, die sogar zu serologisch übereinstimmenden Reaktionen führt, und überhaupt an alle jene morphologischen und physiologischen Übereinstimmungen, welche der Begriff Zelle umspannt. Sollte eine solche Übereinstimmung wirklich nur eine Konvergenzerscheinung sein, also eine Entwicklung von ganz verschiedenen Ausgangspunkten aus?

Sammelgruppen sind sie aber recht zweckmäßig und bisher noch durch keine „natürlicheren“ Gruppen ersetzt.

1) Bělař (1926) hat darauf hingewiesen, daß die Mitosen bei den Protisten einander ähnlicher sind, als man früher annahm.

Gewiß der allererste Schritt zur Entstehung des Lebendigen mag vielfach erfolgt sein. Das steht hier gar nicht zur Erörterung. Hier handelt es sich um die Frage, ob der sicher sehr lange Weg von jenem eigentlichen Urzeugungsakt, vom ersten Auftreten sich selbst erhaltender organischer Materie, bis zur Cyanophyceenzelle und bis zur Algenzelle in 2 getrennten Wegen verlief. Auch diese Frage ist sehr schwer sicher zu beantworten. Möglich ist eine solche Polyphylye natürlich; die gegenteilige Ansicht läßt sich nicht stützen durch eine einigermaßen gesicherte Aussage, wie und wann wohl kernhaltige Organismen aus kernlosen entstanden sind oder umgekehrt. — Ich möchte darum nur der Ansicht entgegenreten, daß wir hier eine polyphyletische Ansicht annehmen müßten, oder daß diese etwa wahrscheinlicher sei als die umgekehrte. Nein, hier liegen phylogenetische Fragen vor, zu deren sicheren Lösung unsere Zeit noch nicht reif ist. Das ist auch nicht allzu erstaunlich; denn etwaige phylogenetische Zusammenhänge zwischen kernhaltigen und kernlosen Organismen müssen sich in Zeiten abgespielt haben, die viel weiter zurückliegen, als die phylogenetischen Wandlungen etwa innerhalb der Kormophyten. Es wäre direkt erstaunlich und allen phylogenetischen Erwartungen widersprechend, wenn bei einem solchen langen Entwicklungsweg die Zusammenhänge nicht undeutlicher und die Differenzen nicht größer wären, als bei jenen Gruppen, die noch in viel späteren Zeiten phylogenetisch verbunden waren¹⁾.

1. Bakterien.

Aus Gründen der Tradition und Zweckmäßigkeit nehmen wir sie vorweg. Wir könnten sie allerdings bei unserer phylogenetischen Betrachtung auch ganz außer acht lassen. Denn einmal sind einwandfreie Bakterien fossil sehr schwer nachzuweisen. Zwar haben amerikanische Forscher, z. B. Gruner (Abb. 4 B) und Walcott (1914), schon aus vorkambriischen Zeiten Kalk und Eisen absondernde Bakterien angegeben. Wer jedoch weiß, wie schwer selbst in rezenten Ablagerungen Bakterien und Cyanophyteenleichen zu unterscheiden sind, wenn einmal die ursprüngliche Färbung verloren gegangen ist (Zimmermann 1927) der wird diesen Deutungsversuchen etwas skeptisch gegenüberstehen.

Wahrscheinlich haben zwar Bakterien schon seit uralten Zeiten ihr Zerstörungswerk, die Mineralisierung der organischen Substanz, getrieben und sich so an der Erhaltung des Stoffwechselkreislaufes beteiligt. Aber erst aus dem Devon und Karbon kennen wir einigermaßen sichere Spuren, welche wir mit gutem Gewissen auf Bakterien zurückführen können und die völlig mit unseren rezenten Beobachtungen übereinstimmen (vgl. Pia 1928). Auf solche Spuren läßt sich jedoch keine sichere Phylogenie gründen.

Ferner sind die Bakterien als ganze Gruppe wohl sicher abgeleitet, vermutlich von Cyanophyteen-ähnlichen Gewächsen, die eine heterotrophe Lebensweise annahmen²⁾. Sie gehören also nicht in die Hauptlinie der pflanzlichen Entwicklung, auf die Blütenpflanzen hin, hinein. Aus all diesen Gründen können wir uns mit den gemachten Andeutungen begnügen.

2. Cyanophyceae und Algae;

(gemeinsame Charakteristika dieser Algen im weitesten Sinne).

Wir müssen diesen beiden Pflanzengruppen einen gemeinsamen Abschnitt widmen. Denn namentlich bei den ältesten Formen sind wir oft über die Zugehörigkeit sehr unsicher. Und dann liefern die Algen im weitesten Sinne auch

1) Eine vielfach gegenteilige Auffassung vertritt z. B. Tilden (1928).

2) Andere Hypothesen vgl. A. Meyer (1912), Mez (1918) und Franz (1924).

in ihrer Gesamtheit einige wichtige Daten für die Phylogenie der Organismen bzw. für die Hilfswissenschaften der Phylogenie, z. B. die Paläobotanik.

Zunächst sind die Cyanophyceen und Algen als älteste Spuren des Lebens, ein Beleg dafür, daß das Leben im Wasser entstanden ist. Die Algen sind ja auch heute in ihrer großen Mannigfaltigkeit ans Wasser gebunden. Landformen, wie z. B. die *Trentepohliaceen* zeigen alle Spuren von Abgeleitetheit. Auch die den Algen am nächsten stehenden Kormophyten, wie die Moose und Pteridophyten (s. I.) ziehen sich fast überall in feuchte Wälder und ähnliche Standorte zurück. Die Entwicklungslinie von algenähnlichen Gewächsen zu den Blütenpflanzen, welche wir in der Hauptsache verfolgen wollen, steht also unter der Parole: „Los vom Wasser“¹⁾. Wir werden sehen, wie das den Landpflanzen erst allmählich Schritt für Schritt geglückt ist, wie die ersten Landpflanzen zunächst noch Organisationsmerkmale an sich tragen, die durchaus dem Wasserleben, der Lebensweise der Algen, entsprechen. Ich erinnere nur an die Spermatozoenbefruchtung.

Wichtig sind die Algen aber auch für die Paläontologie wegen der gesteinsbildenden Kraft mancher Vertreter, insbesondere durch die Ausscheidung von kohlensaurem Kalk und Kieselsäure. Als bedeutsam seien genannt:

1. einige Cyanophyceen (vgl. unten *Sphaerocodium*, S. 38),
2. Chlorophyceen (vgl. *Dasycladaceae*, S. 42 ff.),
3. Rhodophyceen (vgl. *Corallinaceae*, S. 54),
4. Diatomeen mit ihrem Kieselpanzer, z. B. die „Kieselgur“ aus jüngeren Ablagerungen (S. 39).

3. Cyanophyceae.

a) Präkambrische Formen.

Vorläufig wollen wir hier einmal alle vorkambrischen (bzw. archaischen) fädigen und einzelligen Thallophyten gemeinsam besprechen, da es sich mit großer Wahrscheinlichkeit (vgl. oben S. 30) meist um Cyanophyceen handelt. Erst in den letzten Jahren sind sie durch Walcott, Gruner und ihre Schüler näher bekannt geworden. Diese cyanophyceenähnlichen Formen sind entweder kleine Fäden und Kugeln, die im Dünnschliff sichtbar werden (Abb. 4) oder es handelt sich um Kalksinterbildung nicht näher analysierbarer Mikrostruktur. Da liegt der Verdacht einer Täuschung durch anorganische Bildung natürlich nahe. Wir müssen daher zuerst zu 2 Fragen Stellung nehmen:

1. Sind diese „Fossilien“ wirklich Reste von Pflanzen und nicht anorganische Gebilde wie das berüchtigte *Eozoon canadense*? In Übereinstimmung z. B. mit Pia (1924 und 1927) und Knowlton (1927) darf man wohl die Organismennatur mindestens bei jenen Fossilien, deren mikroskopische Struktur zellulären Charakter trägt, bejahen. Namentlich die Bilder, welche wir Gruner (1922) verdanken (Abb. 4 B), geben durchaus den Eindruck von fädigen und einzelligen Thallophyten²⁾.

2. Welche Pflanzengruppen sind hier vertreten? Bakterien, Cyanophyceen oder andere Thallophyten, z. B. Chlorophyceen? Ich muß gestehen, daß ich der Einordnung dieser Fossilien in bestimmte Thallophytengruppen etwas skeptisch gegenüberstehe, zumal ein selbständiges Urteil lediglich nach den Abbildungen nicht leicht ist. Die erkennbaren Charakteristika, wie die undeutliche Gliederung in Zellen, die Scheidenbildung, die Ausscheidungen von Kalk und Eisen, kommen recht vielen Thallophyten zu, z. B. auch manchen Bakterien

1) Diesen Gedanken hat vor allem Bower (1908) verfolgt.

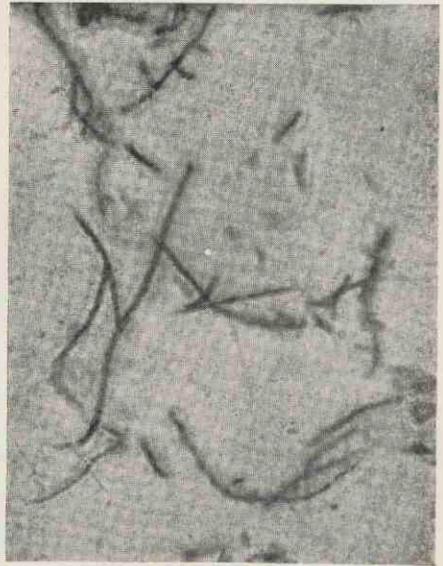
2) Eine abweichende Meinung vertritt Hawley (1926).

und Chlorophyceen. Überdies gibt es auch heute noch Formen, die sich nicht ohne weiteres diesen großen Schizophytengruppen einfügen; ich denke z. B. an die Chlorobacteriaceen, Actinomycetaceen und Myxobacteriaceen.

Wenn man sich also rein auf die Fossilfunde stützt, wird man es vorerst offen lassen müssen, welche Pflanzengruppen zuerst vertreten waren. Da aber das Pflanzenreich bei seiner Phylogenie allgemein eine fortschreitende Differenzierung zeigt, ist es durchaus wahrscheinlich — wie wir oben schon angedeutet haben — daß die ältesten Organismen in Übereinstimmung mit den Schizophyten ohne Differenzierung in Zellkern und Zytoplasma waren.



A



B

Abb. 4. Fädige und einzellige Thalloyphyten aus dem Präkambrium (Huron) als Cyanophyceen (A) und als Eisenbakterien (B) gedeutet.

Nach Gruner aus Knowlton (1927) Fig. 10 und 12.

Vergr. (A) 150mal; (B) 245mal.

Die Fossilien lassen auch die weitere Frage unentschieden, ob die ältesten Formen echt einzellig oder mehr fädig waren. Wir werden der gleichen offenen Frage später bei den Chlorophyten begegnen. Dagegen dürfte eine polare Differenzierung der Fäden und Zellen, wie sie heute auch manchen Cyanophyceen zukommt (*Chamaesiphon*, *Rivularia*), ursprünglich gefehlt haben. Jedenfalls verdienen diese ältesten Spuren des Lebens intensive Beachtung¹⁾.

b) Jüngere, insbesondere koloniebildende Formen.

Vom phylogenetischen Standpunkt aus ist hier insbesondere die Gestaltung eines Kolonieverbandes bemerkenswert. Es gibt ja heute zahlreiche Cyanophyceen, die ihre Einzelfäden zu höchst charakteristischen makroskopischen Gestalten verflechten, z. B. die vielgestaltigen *Nostoc*-Arten. Solche Gestalten

1) Vgl. hierzu auch die „Protophyceen“ Lindenbeins.

gemahnen an höhere Pflanzen (Abb. 5) und sind eine interessante Parallelbildung zu diesen.

Charakteristisch gestaltete Cyanophyceenkolonien finden sich besonders bei den kalkabsondernden Formen. Der Kalk wird hier — wie bei vielen assi-

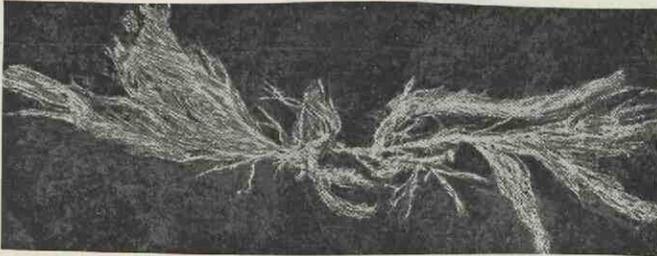
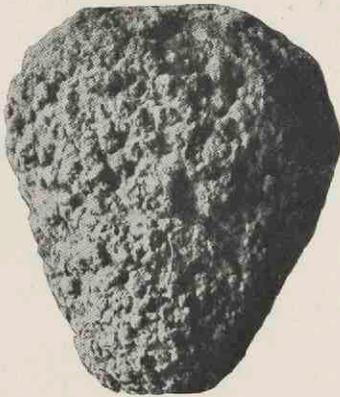


Abb. 5. *Marpolia spissa* Walcott.
Möglicherweise eine Cyanophycee (Mittel-Kambrium).
Nach Walcott (1924) Taf. 52, Fig. 1.
Vergr. ca. 1½mal.

milierenden Pflanzen — während der Assimilation ausgeschieden. Er kopiert natürlich weitgehend die Gestalt der Cyanophyceenräschen, so daß wir die ehemalige Kolonief orm erkennen können. Eine solche sehr einfache Kolonief orm entsteht vor unseren Augen noch heute bei den



a



b

Abb. 6. Rezente kugelige Cyanophyceensinter.

a) Totalansicht.

b) Längsschliff mit der Schichtung.

Aus Walcott (1914) Taf. 4, Fig. 1 und 2.

Vergr. 1½mal.

„Schneeglisanden“ = „Lake balls“ usw. (Abb. 6a). Es sind das Räschen von Süßwassercyanophyceen, die einen kleinen Stein, ein Bruchstück einer Muschelschale usw. besiedeln; durch die Brandung werden sie dabei hin- und herbewegt, so daß sie allseitig wachsen und Kalk abscheiden können. So wird im

Verlaufe der Vegetationsperioden Schicht um Schicht von kohlensaurem Kalk abgelagert; die ganze Kolonie wächst manchmal bis zur Faustgröße und kennzeichnet die Vegetationsperioden oft wie „Jahresringe“ (Abb. 6 b).

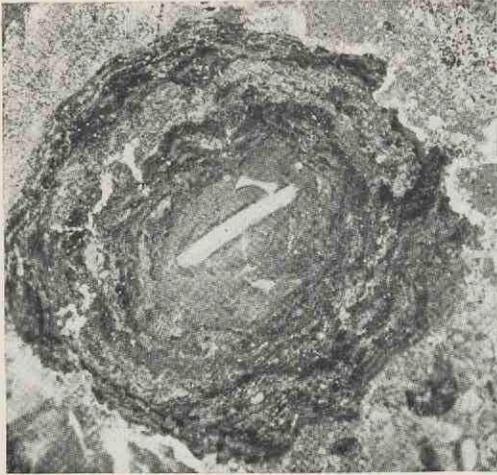


Abb. 6 c.

Sphaerocodium sp. Längsschliff mit Schichtung.
Alpine Trias (Raibl. Schichten, Schlern).
Im Zentrum ein Bruchstück einer Muschelschale.
Vergr. 3,5mal.
(Schliffsamml. Bot. Inst. Tüb. Nr. 1).

Grund, mit Pia (1928), Knowlton (1927) u. a., tangartige Bildungen aus kambrischen Schichten (Abb. 5) und aus jüngeren Zeiten hierher zu rechnen.

Möglicherweise gehören zu solchen Cyanophyceenkolonien schon präkambrische Kalkabscheidungen (vgl. z. B. *Cryptozoon* Hall nach Pia, 1926, Abb. 14). Seit dem Kambrium und Silur werden derartige Kalkabscheidungen durch „Algen“-Kolonien (s. l.) häufiger. Auf ziemlich gesichertem Boden bewegen wir uns wohl, wenn wir die Gattung „*Girvanella*“ aus dem englischen Wenlockkalk (Silur) hierher rechnen: wirre Algenfäden bauen mächtige Kalkriffe auf. Auch die mesozoischen *Sphaerocodium* (Abb. 6 c) sind den „Schneeglisanden“ äußerst ähnliche Bildungen.

Cyanophyceenkolonien ohne Kalkabscheidung, wie *Nostoc*, sind offenbar ebenfalls sehr alt. Man hat wenigstens guten

4. Algae s. str.¹⁾

Es mag erstaunlich sein, daß wir bei unseren phylogenetischen Betrachtungen nicht ausgingen von jenen Algengruppen, die meist als Urformen des Lebens hingestellt werden, nicht ausgingen von den Protisten, insbesondere den

a) assimilierenden Flagellaten.

Aber leider haben wir von dieser so ursprünglich anmutenden Pflanzengruppe kaum sichere Reste aus vorpaläozoischen und altpaläozoischen Schichten. Das besagt allerdings nicht sehr viel. Es besagt vor allem nicht, daß Flagellaten und andere Protisten in den vorpaläozoischen Zeiten fehlten. Denn solche leicht vergänglichen Protisten, die heute noch unter unserem Mikroskop zerfließen, sind aus den ältesten Zeiten — selbst wenn sie vorhanden waren — für unsere Kenntnis auf immer verloren. Erst Formen, die durch einen Kiesel- oder Kalkpanzer oder eine andere derbe Zellwand widerstandsfähige Reste lieferten, konnten fossilisiert werden. So haben wir z. B. aus dem Kambrium bereits beschaltete *Coccolithophoriden*, d. h. gepanzerte Flagellaten, die heute wärmere Meere besiedeln und (aus den Potsdamschichten) *Radiolarien*²⁾, also alles Formen, die in den Verwandtschaftskreis der Flagellaten gehören. Wir dürfen aus diesen von den Flagellaten abgeleiteten Formen wohl mit Sicher-

1) Wegen morphologischer Einzelheiten muß auf die allgemeinen Lehr- und Handbücher (z. B. Oltmanns, 1922/23, und Harder, 1928) verwiesen werden.

2) C. Cayeux gibt sogar präkambrische Radiolarien an.

heit schließen, daß auch eigentliche Flagellaten, d. h. freibewegliche, echte Einzeller älter als das Kambrium sind. Wir dürfen das um so mehr, als auch die Entwicklung der Tiere in präkambrische Zeiten zurückreicht.

Wenn wir auf die ältesten pflanzlichen Spuren zurückgreifen, so sind es also 2 Pflanzengruppen, die — wie aus dem Nebel heraustauchend — aus vor-kambrischen Zeiten zu uns kamen.

1. Ein Stamm festsitzender, d. h. fädiger und einzelliger Pflanzen. Ja vielleicht, bzw. wahrscheinlich, sind es mehrere Stämme, von denen sich die Schizophyten und Chlorophyten herleiten. Es sind das Formen, welche auf eine Entstehung an der Küste hinweisen, wo sie auch heute noch entweder in stilleren Buchten direkt dem Boden aufliegen oder leicht angeheftet sind.

2. Ein Stamm freibeweglicher Einzeller, dessen Hauptlebensraum — wenn wir aus den heutigen Verhältnissen etwas schließen dürfen — die Hochsee war.

Können wir die festsitzenden Thalphyten von den freibeweglichen oder umgekehrt ableiten? So lautet das Hauptproblem über die phylogenetischen Beziehungen beider Gruppen. Wir wollen nicht lange diskutieren. Denn auch hier sind wir, meines Erachtens, wieder an der Erkenntnisgrenze. Wir wissen es nicht. Auch die serologischen Ergebnisse (vgl. z. B. Mez, 1924) helfen kaum weiter, da sie für so weitreichende Verwandtschaftsbeziehungen derzeit nicht verwertbar sind.

b) Diatomeen (*Bacillariophyta*).

Die Diatomeen treten bemerkenswerterweise unter den echten Einzellern verhältnismäßig spät auf. Das älteste sichere Vorkommen ist eine im Oberlias gefundene *Pyxidicula*. Dann kommen erst wieder einigermaßen sichere Angaben aus der Kreide. Gewiß sind wegen des zu geringen Interesses, das man dieser Algengruppe bisher zollte, unsere Kenntnisse unnötig lückenhaft (vgl. die Zusammenstellung der Funde bei Hirmer/Pia 1927). Aber soviel ist doch heute schon ersichtlich, daß von den beiden Hauptgruppen der Diatomeen die zentrischen, d. h. die planktonischen Formen, zeitlich vor den „Pennaten“, den aufsitzenden Formen, dominieren. Das deutet auf eine planktonische, also wohl flagellatenartige Herkunft, die auch wegen der flagellatenartigen Gameten der *Centricae* wahrscheinlich ist.

Eine größere Bedeutung gewinnen die Diatomeen überhaupt erst im Tertiär. Hier haben wir offenbar eine explosionsartige Bildung neuer Formen gehabt. Die Parallelität mit den Blütenpflanzen und Säugetieren ist auffällig. Ferner verdient schon hier festgehalten zu werden, daß die Diatomeen heute im Gegensatz zu den Formenkreisen der Flagellaten und der Cyanophyceen vor allem in den kälteren Regionen dominieren, und daß sie auch im Süßwasser außerordentlich reich an Arten und Varietäten sind.

Es bleiben nun noch von den assimilierenden Thalphyten im wesentlichen die Kerngruppen der Algen: die Chlorophyten¹⁾, Phäophyten und Rhodophyten. Daß sie sich von einzelligen oder fädigen Formen herleiten lassen, darüber herrscht wohl kein Zweifel. Und da diese einfachen Formen auch aus älteren Zeiten überliefert sind als die abgeleiteten, ist der Schluß einer derartigen phylogenetischen Ableitung gut begründet. Wieder aber erhebt sich die Frage: Können wir diese 3 Algengruppen voneinander oder wenigstens von einer gemeinsamen Urform ableiten, oder leiten sie sich „poly-

1) Wegen der Bezeichnung: Chlorophyten, Phäophyten und Rhodophyten sei auf die Gruppierung beim Vorwort verwiesen.

phyletisch“ vielleicht von 3 verschiedenen Flagellaten ab? Und wieder müssen wir auch bei diesem Thallophytenproblem gestehen: wir wissen es nicht sicher.

Die Phäophyten und Rhodophyten sind in mancher Beziehung so einseitig spezialisiert und auch so wohl abgegrenzt¹⁾, daß man von Rhodophyten oder phäophytenartigen Ahnen unmöglich die Chlorophyten mit ihrer großen Formenmannigfaltigkeit ableiten kann. Die Frage kann daher nur lauten: Trugen die Ahnen der Phäophyten und Rhodophyten einmal den Charakter von Chlorophyten? Seit Nägeli hat man demgegenüber wiederholt den Standpunkt vertreten, diese 3 Algengruppen seien „polyphyletisch“ entstanden (z. B. Wettstein 1923, S. 19). Schälen wir aus dieser Frage die verschiedenen Einzelprobleme heraus!

Zweifellos sind die drei genannten heutigen Algengruppen jetzt völlig gesondert, d. h. Zwischenformen fehlen — auch aus der Vergangenheit können wir keine nennen. Aber wenn man für alle Formkreise, für die man keine Zwischenformen angeben kann, eine polyphyletische Entwicklung annehmen will, wenn man weiter unter polyphyletischer Entwicklung die vollständig getrennte Entwicklung von unabhängig voneinander entstandenen „Urzellen“ aus meint (S. 380), dann muß man meines Erachtens bei diesen Algengruppen nicht nur 3 solcher unabhängiger Stämme annehmen, sondern sehr viel mehr. Die Phäophyten zwar sind eine ziemlich geschlossene, offensichtlich eng miteinander verbundene Abteilung. Sie haben auch nach ziemlich allgemeiner Überzeugung wohl bestimmt eine gemeinsame Herkunft, sind monophyletisch. Schwieriger ist die Beurteilung der Rhodophyten und Chlorophyten. Um nur einige Beispiele zu nennen: da stehen dem Kern der Rhodophyten, den *Florideen*, die isolierten *Bangiales* und die rätselhafte *Thorea* gegenüber und auch unter den Chlorophyten stehen manche Gruppen wie die *Charophyten*, die *Conjugaten* und die *Oelogoniaceen* völlig isoliert da. Irgendwelche Bindeglieder kennen wir hier nicht.

Weiter werden als Grund für die Annahme einer polyphyletischen Entwicklung der genannten Algengruppen ihre großen Verschiedenheiten im Zellbau und in der Fortpflanzung angegeben. Die Unterschiede sind hier allerdings groß, sicher größer als sonst zwischen assimilierenden kernhaltigen Organismen. Man denke an die so verschiedenartigen Chromatophoren und Assimilationsprodukte, an den verschiedenartigen Bau der Schwärmer und Gameten (z. B. sind bei Chlorophyten und Phäophyten die Keimzellen meist mit Geißeln beweglich, nur die Conjugaten und Rhodophyten haben durchweg geißellose Keimzellen). Aber auch hier sind die Unterschiede innerhalb der 3 Gruppen, namentlich unter den Chlorophyten, sehr beträchtlich. Welch ein Unterschied in der Fortpflanzung besteht z. B. zwischen der Isogamie von *Ulothrix* (Abb. 7), der Oogamie von *Coleochaete* mit ihrer an die Rhodophyten gemahnenden Trichogyne²⁾ und der Conjugation der Conjugaten! Chromatophorenbeschaffenheit und Assimilationsprodukte wechseln gleichfalls bei den Chlorophyten sehr stark.

Also auch hier wieder kann es nur heißen: wenn man bezweifelt, ob die 3 Gruppen zusammen einen gemeinsamen Ahn besessen haben, dann muß man dies auch für jede einzelne Gruppe, insbesondere für die Chlorophyten selbst wieder bezweifeln.

Der Annahme einer polyphyletischen Entwicklung gegenüber darf man aber auch die Gemeinsamkeiten aller 3 Gruppen betonen. Ich erinnere beispielsweise nochmals an die Eigentümlichkeiten der Mitose und des Kernphasenwechsels, an die grundsätzliche Übereinstimmung des Assimilationsvorgangs, die so weit

1) Namentlich wenn man nur die Hauptmasse der Florideen ohne Außenseiter, wie *Bangiales* und *Thorea*, betrachtet.

2) Letztere wird wohl durchweg als Konvergenzerscheinung aufgefaßt.

geht, daß sogar eine Reihe von Assimilationsfarbstoffen mehr als einer Gruppe gemeinsam sind. Eine Annahme, daß so komplizierte Bildungen selbständig und völlig unabhängig voneinander entstanden sein sollen, ist nicht sehr einfach. Auch die Fortpflanzungsformen lassen sich durchweg voneinander ableiten. Ein zwingender Grund zur Annahme einer polyphyletischen Entwicklung besteht jedenfalls nicht.

Die 3 Gruppen und wohl auch verschiedene einzelne Chlorophytenstämme hatten jedoch sicher ihre Selbständigkeit schon sehr früh im Altpaläozoikum oder noch früher erlangt. Von den Chlorophyten besitzen wir sichere Belege bereits aus dem Paläozoikum. Und wahrscheinlich wird man manche tangartige Fossilien (Abb. 13) den Phäophyten zurechnen müssen, so daß auch diese bestimmt recht alt sind. Bei solch hohem Alter ist es aber auch leicht verständlich, daß die Differenzen zwischen den einzelnen Algengruppen größer sind als zwischen den Kormophyten, welche sich erst später herausdifferenziert haben (vgl. das nach dieser Annahme entworfene Stammbaumbild Abb. 2). Aber, wie gesagt, eine sichere Entscheidung ist hier kaum zu fällen. Nur die Wahrscheinlichkeit scheint mir mehr für eine monophyletische als für eine polyphyletische Entwicklung zu sprechen.

Einige weitere Einzelheiten der phylogenetischen Entwicklung besprechen wir besser gesondert bei den verschiedenen Gruppen, z. B. die Fragen nach der Phylogenie eines komplizierteren Thallus als des Fadenzustandes und nach der Phylogenie des Generationswechsels.

c) Chlorophyta.

Allgemeine Gestaltung.

In dieser formenreichen Gruppe — die Formenmannigfaltigkeit ist wohl größer als die der übrigen assimilierenden Euthallophyten und Kormophyten zusammen — finden wir auch noch heute Pflanzen mit einem sehr altertümlichen Gepräge, z. B. die Chlorophyceengattung *Ulothrix* (Abb. 7) mit ihren einfachen unverzweigten Zellfäden. Jede Zelle (oder fast jede) ist noch teilungsfähig; jede besitzt die Fähigkeit, Keimzellen zu erzeugen. Darüber, daß dies *Ulothrix*-Stadium ein relativ ursprünglicher Zustand ist, kann kein Zweifel herrschen. Es ist ferner wohl von allen Algologen, die überhaupt die Phylogenie anerkannt haben, kaum je bezweifelt worden, daß zwischen *Ulothrix* und ihren Verwandten auf der einen Seite eine phylogenetische Beziehung besteht zu den Flagellaten auf der anderen Seite. Die Brücke bilden die *Chlamydomonas*-artigen Chlorophyceen, die während

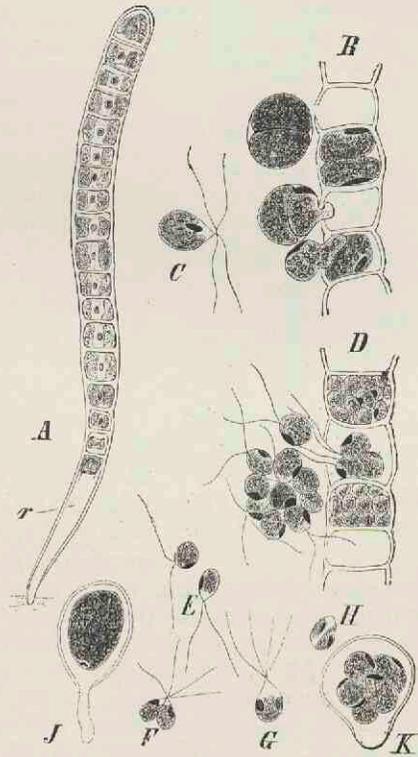


Abb. 7. *Ulothrix zonata*.

A Junger Faden mit Rhizoidzelle *r*. Vergr. 300mal.

B—K Bildung von Schwärmosporen (B und C) und Gameten (D und E), sowie deren Kopulation und Zygotenkeimung (F—K). Vergr. 482mal.

(Nach Dodel aus Harder 1928, Fig. 338.)

ihres vegetativen Daseins dauernd das Aussehen der Keimzellen von *Ulothrix* (Abb. 7 C und E) bewahren. Wie gesagt, über die phylogenetische Zusammengehörigkeit der fädigen und der flagellatenartigen Stadien zu einer Reihe dürfte kein Zweifel bestehen; wohl aber ist hier wie so oft die Frage umstritten, in welcher Richtung wir die Reihe lesen müssen.

Vielleicht kommt man aber überhaupt diesen phylogenetischen Problemen etwas näher, wenn man gar nicht die Frage der Geißel, sondern die Frage der Gesamtsymmetrie der Zellen, so wie sie sich in der Zellteilung und Gewebsbildung äußert, in den Vordergrund stellt. Im Hinblick auf die Gesamtrichtung der Phylogenie scheint mir der unregelmäßige Zellhaufen unbeweglicher Zellen, so wie er unter den Protococcales in den Gattungen *Chlorococcum* und *Chlorella* vorkommt, wegen seiner Unspezialisiertheit die ursprünglichste Gewebeform und der Zellfaden mit seiner streng geregelten Zellteilungsrichtung ein davon abgeleitetes Stadium. Auf welchem Stadium nun dabei die Pflanze die Geißeln erworben hat, ist sehr schwer zu sagen. Davon hängt aber die Entscheidung ab, ob wir etwa annehmen, *Chlamydomonas* sei gewissermaßen eine im „Larvenstadium“, d. h. im Keimzellstadium, sich fort-pflanzende Ulothrichacee (so z. B. Mez 1918 und Franz 1924), oder umgekehrt nach der älteren und verbreitetsten Auffassung: die *Protococcales* und *Ulothrix* seien durch Selbstwerden von flagellatenähnlichen Grünalgen entstanden.

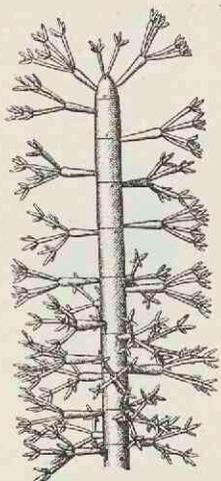


Abb. 8. *Primocorallina trentonensis* Whitf.

U.-Silur.

Rekonstruktion, 5× vergr.
(Aus Pia 1926, Fig. 45.)

Jedenfalls sind neben fädigen, unverzweigten Formen auch schon sehr früh bei den Chlorophyten verzweigte Algen entstanden. Bereits aus dem U.-Silur kennen wir mit Sicherheit Vertreter einer derartigen verzweigten und in vieler Hinsicht sehr wichtigen Chlorophyceengruppe, nämlich der (zu den *Siphonocladiales*) gehörigen Familie der

Dasycladaceae.

Sie leben heute noch an den Küsten wärmerer Meere und gelangten in zwei getrennten Erdperioden zu größerer Formenfülle, im Silur und in der Trias, beide Male in der Weltmeerfazies, z. B. in unserer alpinen Trias. Die *Dasycladaceae* besitzen einen ziemlich einheitlichen Organisationsplan. Wir finden stets einen Achsenfaden, von dem aus kürzere und längere, meist verzweigte Seitenzweige ausgehen. Gewissermaßen die Urform dieses Typus repräsentiert *Primocorallina* (Abb. 8) aus dem U. Silur. Typisch für die ältesten Dasycladaceen ist es, daß die Seitenäste noch nicht regelmäßig in Wirteln stehen, sondern ziemlich gleichmäßig an der Hauptachse verteilt. Das gibt uns einen Fingerzeig, wie solche Formen mit einem kräftigen Achsenfaden entstanden sein mögen. Denn diese nicht-quirlige Anordnung der Seitenäste vermittelt zwischen einer Verzweigungsform, bei der die Seitenäste der Hauptachse noch gleichwertig sind und der eigentlichen Quirlstellung¹⁾.

Wir können nämlich unter den heutigen Grünalgen, etwa bei den *Chaetophoraceen*, fast kontinuierliche Reihen zwischen einem reinen Fadenalgentyp einerseits und habituell den Dasycladaceen sehr ähnlichen Formen andererseits

1) Vgl. auch unten die entsprechende Ableitung der seitenständigen Verkettung und Quirlstellung bei den Kormophyten (S. 59 ff.).

feststellen. Ich nenne nur die Chaetophoraceenreihe: *Stigeoclonium* — *Chaetophora* — *Draparnaldia* (vgl. Oltmanns, Bd. I, Abb. 197, S. 296 und Berthold, 1878), eine Reihe, innerhalb der man Schritt für Schritt verfolgen kann, wie allmählich einer der Zweige die Vorherrschaft gewinnt und sich damit sowohl physiologisch wie morphologisch gegenüber den Seitenzweigen differenziert. Dieser Differenzierungsprozeß ist für das Verständnis des Aufbaus der Land-

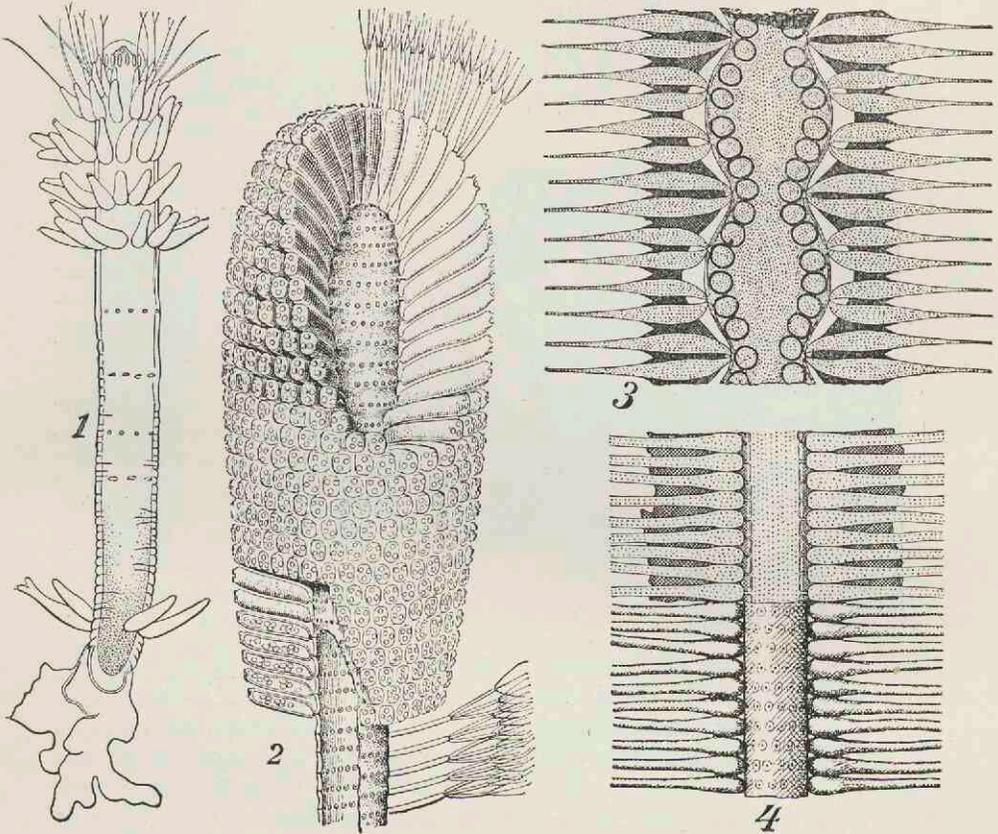


Abb. 9. *Dasycladaceae*.

- 1) *Neomeris* sp., rezente Keimpflanze nach dem Leben;
- 2) *Triploporella* Steinm., Rekonstruktion mit Zysten (= „Sporen“) in den basalen Abschnitten der Seitentriebe;
- 3) *Diplopora phanerospora* Pia, schematischer Längsschliff mit Zysten in der Hauptachse, alpine Trias;
- 4) *Oligoporella* sp., ohne Zysten, Trias.

(Aus Oltmanns, 1922, Fig. 243.)

pflanzen außerordentlich wichtig. Der Achsenfaden wird zur tragenden Achse, er erhält eine im wesentlichen mechanische Funktion, die äußeren Zweige dagegen bleiben Assimilationsorgane. Z. B. bei der heute lebenden *Draparnaldia* können wir das noch sehr schön sehen, wie im Achsenfaden die Chromatophoren reduziert sind, während die Seitenzweige von ihnen strotzen. Ich greife gleich mit der Bemerkung voraus, daß aus einer solchen Zentralachse der Tange sich zweifellos das Leitbündelsystem der Blütenpflanzen, insbesondere das Holz, herausentwickelt hat.

Eine Spezialeigentümlichkeit der Dasycladaceen ist es dagegen wohl, daß im Achsenfaden und auch in den größeren Zweiggliedern eine Wandbildung zwischen den einzelnen Zellen unterbleibt, daß also diese Zellen, wie man sagt, mehrkernig sind.

Wir wollen die ungefähr 58 bekannten fossilen Gattungen hier nicht einzeln besprechen. Sie sind jetzt durch Pia im neuen Handbuch der Paläobotanik (1927) ausführlich zusammengestellt. Einzelne Vertreter zeigt Abb. 9—11. Nur einige allgemeinere Punkte seien hervorgehoben.

1. Auch die fossil erhaltenen Dasycladaceen lebten vorwiegend in der Brandungszone. Vielleicht tauchten sie ähnlich wie viele heutigen Tange aus dem Wasser vorübergehend auf. Sowohl die mechanische Beanspruchung

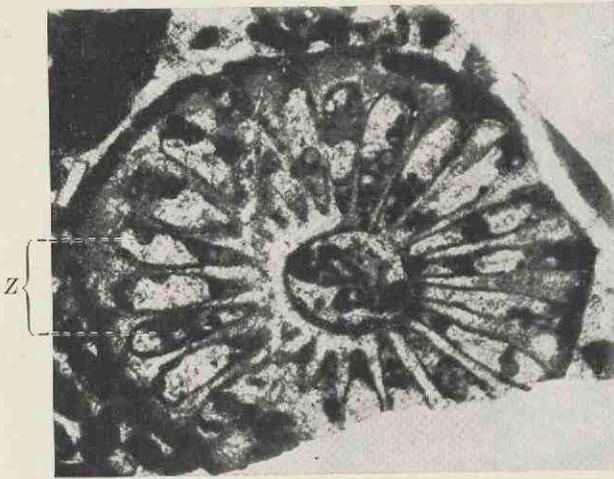


Abb. 10. *Triplopoporella Fraasi* Steinm., Kreide (Mexiko).

Thallus quer mit Zysten (Z) in den Seitengliedern.

Vergr. 3,3mal. (Original.)

(Schliffsamml. Tübinger Bot. Inst. Nr. 488.)

zurück. Hier wollen wir nur festhalten, daß ein solcher fester Gewebeszusammenschluß (vgl. Abb. 15) für Küsten- und Landpflanzen charakteristisch ist, während die dauernd untergetauchten Pflanzen häufiger einen rein fädigen Thallus besitzen, d. h. aus höchstens lose verbundenen Fäden bestehen.

2. Bei den Dasycladaceen der Brandungszonen bildete sich als mechanischer Schutz ein Kalkmantel (Abb. 11) aus, der meistens den Achsenfaden und die Basis der Seitenzweige, evtl. auch etwas mehr, umschloß. Die allerletzten Auszweigungen der Seitenzweige ragten wohl bei allen Dasycladaceen — mindestens an jungen Exemplaren und Teilen — unverkalkt (Abb. 9) über den Kalkpanzer hinaus und dienten der Assimilation¹⁾.

Bei einigen Formen ist der Kalkpanzer keineswegs von unten bis oben kontinuierlich. Es wechseln einige verkalkte Wirtel mit unverkalkten, so wie

1) Pia, wohl der beste Kenner der fossilen Dasycladaceen, vertritt für manche Formen eine andere Auffassung: der Kalkpanzer soll die ganze Pflanze umschlossen haben. Seine Schlüsse scheinen mir aber in diesem Falle nicht zwingend, ja nach der Lebensweise der heutigen Formen sogar unwahrscheinlich.

durch den Wogenanprall, wie das vorübergehende Austrocknen bedingten einen stärkeren Zusammenschluß der Seitenzweige (Abb. 9, 2). Das ist bei den meisten Dasycladaceen verwirklicht. Trotzdem ist bei den Dasycladaceen — wie ja regelmäßig bei den Chlorophyceen — der Aufbau aus Fäden, die sich nur durch Anschwellen einzelner Teile zusammenschließen, deutlich. Wir kommen bei den Phaeophyten (S. 49) auf den Gegensatz zum festen Gewebeszusammenschluß der Kormophyten noch

wir das bei der im Mittelmeer häufigen und den Dasycladaceen morphologisch nahestehenden Grünalge *Halimeda Truna* sehen. Die triadische Dasycladacee *Diplopora annulata* (ladinische Stufe) z. B. zeigt uns in ihren gegliederten Kalkröhren noch heute sehr deutlich diesen Typ. Es ist klar, daß derartige feste, aber doch etwas geschmeidige Formen dem Wogenanprall besonders gewachsen sind.

3. Die ursprünglich unregelmäßige und ungefähr schraubige Anordnung der Seitenzweige wird allmählich gegen die wirtelige vertauscht. Während im Silur und Karbon nur unregelmäßig gestellte Seitenzweige vorhanden waren, überwiegen in der Trias die wirteligen ganz erheblich. Heute leben nur wirtelige Formen, daher wird die Gruppe auch manchmal *Siphoneae verticillatae* genannt.

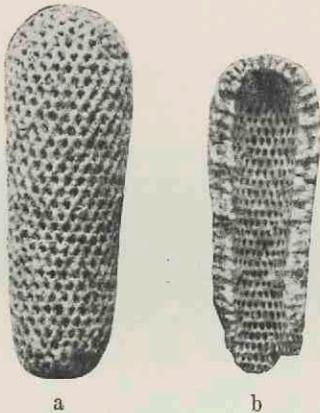


Abb. 11.

Dactylopora cylindracea Lam. (Eocän.)

a) Außenansicht.

b) Innenansicht eines Längsbruches.

Die Löcher im Kalkzylinder entsprechen den Seitenästen.

Vergr. ca. 3,5mal.

(Zeiller, Fig. 1, S. 25.)

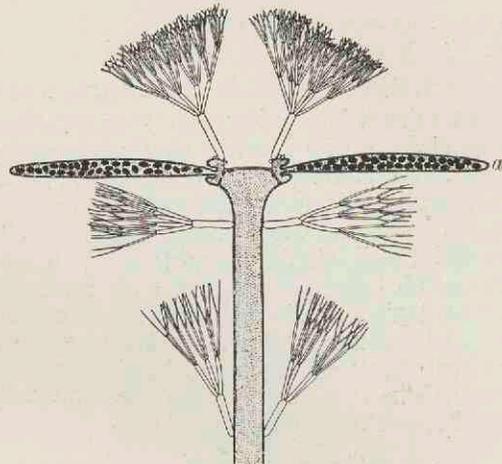


Abb. 12.

Acetabularia mediterranea Lam.

Rezenter Längsschnitt, etwas schematisiert.

Seitentriebe spezialisiert in:

drei pinselförmige Assimilationstriebe und den Schirm (a), d. h. die seitlich miteinander verschmolzenen „Sporangien“ oder Zystenbehälter.

(Aus Pia 1926, Fig. 41.)

Vergr. 5mal.

4. Die Fortpflanzungsorgane entstehen in den Wirtelästen, vor allem in der Basis (Abb. 9 und 10), zum Teil auch wohl in der Hauptachse (Abb. 9, 3), offenbar jedoch immer innerhalb des schützenden Kalkpanzers.

Man nennt sie meist „Sporen“, doch ist die Bezeichnung „Zyste“ richtiger, denn es sind derbwandige kugelige Gebilde, die — wenigstens bei den heutigen Dasycladaceen — nicht direkt, sondern erst nach einer Ruheperiode keimen und dann freibewegliche Gameten erzeugen.

Seit der Oberkreide und dem Tertiär ist eine weitere Arbeitsteilung bemerkenswert. Bei den älteren Formen waren noch alle Zweige, wenigstens potentiell, gleichwertig. Alle konnten Zysten bilden, alle setzten sich in Assimilatoren fort. Bei den tertiären Formen dagegen beginnen sich spezielle „Sporangien“ auszubilden (Abb. 12). D. h. diese allein bilden Zysten aus und werden meist als Seitenzweige 2. Ordnung angelegt, während die anderen ihre Funktion als Assimilatoren beibehalten. Ja bei den jüngsten, noch

heute lebenden Dasycladaceen, z. B. bei *Dasycladus*, rückt das Sporangium offenbar durch sekundäre Verschiebung terminal!

Es ist ferner eine in der Phylogenie immer wieder zu beobachtende Erscheinung, welche auch die Dasycladaceen bewahrheiten, daß beim ersten Auftreten einer ganzen Gruppe auch die Formenfülle rasch zu einer später nicht mehr erreichten Mannigfaltigkeit anschwillt. Bereits das Silur enthält z. B. in den silurischen *Cyclocrineae* (welche vor allem Stolley aus den norddeutschen Geschieben studierte) eine Dasycladaceengruppe, die heute völlig verschwunden ist. Die *Cyclocrineae* erlöschten bereits im Karbon¹⁾.

Nur um den großen Formenreichtum der Chlorophyceen bereits im Silur anzudeuten, sei erwähnt, daß schon von diesen alten Zeiten an auch eine Parallelgruppe zu den Dasycladaceen verfolgbar ist, die Codiaceen, welche den Dasycladaceen morphologisch ziemlich nahestehen.

Auch die

Charophyten,

welche durch ihre vielkernigen Zellen, ihre wirtelig gestellten Seitenzweige den Dasycladaceen im Habitus ähneln, aber im Süßwasser leben, sind sicher eine sehr alte Pflanzengruppe. Ihnen steht z. B. *Palaeomitella* aus dem Mitteldevon im morphologischen Aufbau und auch nach der Lebensweise in kleinen Tümpeln derart nahe, daß wir über ihre Zugehörigkeit zu den Charophyten nur deshalb zweifeln, weil wir ihre Fortpflanzungsorgane noch nicht sicher kennen. Vom Devon ab kennen wir jedoch auch zahlreiche Gebilde, die den Charophyten-„Früchten“ sehr ähnlich sehen. Leider sind sie aber durchweg noch nicht so gut bearbeitet, daß wir sie für unsere phylogenetischen Betrachtungen verwenden könnten. Eine ausreichende Bearbeitung fehlt auch für die zahlreichen unzweifelhaften Charophytenreste, namentlich für die „Früchte“ aus dem Tertiär.

Generations- und Kernphasenwechsel der Chlorophyten.

Für die Frage des Anschlusses der Kormophyten an die Chlorophyten sind die neueren Entdeckungen über den Generations- und Kernphasenwechsel bei den Chlorophyten sehr bedeutungsvoll (Wilson 1925, Schussnig 1928 u. 29, Kniep 1928 und Föyn 1929). Früher kannte man bei den Chlorophyten nur einen Typ des Kernphasen- und Generationswechsels, der der Fortpflanzungsweise bei den Kormophyten gar nicht entsprach, nämlich eine durchweg haploide Pflanze, deren Gameten dann die Zygote als einziges diploides Stadium erzeugten. Nachgewiesen ist diese Form der Fortpflanzung für „niedere“ Chlorophyten (z. B. *Volvocales*, *Ulothrichales* und *Conjugaten*) aber auch für die Charophyten.

Die Verhältnisse liegen jedoch offenbar komplizierter, als man bis vor kurzem annehmen konnte. Es sind nämlich in letzter Zeit noch 2 weitere Formen von Generations- und Kernphasenwechsel bekannt geworden. Beide Formen zeigen eine viel ausgedehntere Diplophase. Bei *Cladophora* und *Ulva* beispielsweise kann sich nach Schussnig und Föyn der gesamte Lebenszyklus — im Prinzip wie bei den Kormophyten — sowohl in einer ausgedehnten Diplophase wie Haplophase abspielen. Der diploide Thallus erzeugt durch Reduktionsteilung Keimzellen, die eine haploide selbständige Generation einleiten, und deren Gameten führen nach der Kopulation wieder zur diploiden Generation

1) Wenn man z. B. wie Pia (1927) die *Cyclocrineae* trotz ihres isolierten Aufbaus nur als Tribus der Familie der Dasycladaceen behandelt, so ist dies wohl nur eine Konzession an die Praxis der Systematik, an den hier durchaus berechtigten Wunsch, die Gliederung nicht allzu kompliziert zu machen. Es kann aber kaum die Rede davon sein, daß die *Cyclocrineae* phylogenetisch den anderen Untergruppen bzw. Triben der Dasycladaceen gleichwertig sind.

zurück. Ähnliche Beispiele hatten Kurssanow und Schemakanowa schon 1927 wahrscheinlich gemacht.

Eine dritte Form des Lebenszyklus eignet nach den oben genannten Untersuchungen von Wilson und Schussnig den „höheren“ Chlorophyten (*Siphonales* und *Siphonocladiales*) ziemlich allgemein. Die eigentlichen Pflanzen sind diploid und nur die Gameten haploid. Die ungeschlechtliche Generation fehlt völlig. Es herrscht also ein den *Fucales* (S. 52 und Abb. 16 D) vergleichbarer Entwicklungstyp. Schon deshalb ist es sehr wahrscheinlich, daß es auch bei den Chlorophyten die Zwischentypen des Generations- und Kernphasenwechsels gibt oder gegeben hat, die dem Kormophyten generationswechsel entsprechen (vgl. S. 86, Abb. 31).

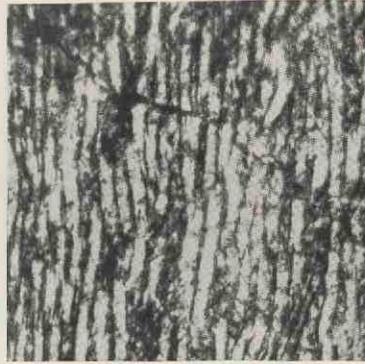
d) Phaeophyta (= *Phaeophyceae* Oltm.).

Allgemeine Gestaltung.

Hier ist es mit der Überlieferung schlechter bestellt als bei den Chlorophyten. Die Phäophyten oder Braunalgen besitzen keine so charakteristischen Kalkhüllen, wie z. B. die Dasycladaceen, an denen man die Zugehörigkeit auch im



a



b

Abb. 13. *Prototaxites* (*Nematophyton*) *Logani* Daws.
Silur (Canada).

Thallusausschnitte zeigen das aus verflochtenen Fäden gebildete Pseudoparenchym.
a quer, b längs.

(Original, Schliffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berlin 147.) Vergr. 80mal.

fossilen Zustand leicht erkennen kann. Wir können nur vermuten, daß z. B. *Prototaxites* Dawson aus dem Silur und Devon hierher gehört. Es waren das relativ beträchtliche Tange, die durchaus an unsere heutigen Laminarien erinnern. Bemerkenswerterweise war ihr Thallus noch durchaus aus verflochtenen Fäden aufgebaut (Abb. 13). So sind wir denn bei unseren phylogenetischen Betrachtungen fast ausschließlich auf das rezente Material angewiesen.

Die Phäophyten der heutigen Zeit zeigen auffälligerweise manche Gemeinsamkeiten mit der Landvegetation, Gemeinsamkeiten, welche den meisten Chlorophyten, die wir bis heute kennen, fehlen. Einmal nähert sich der Gesamtaufbau mancher küstenbewohnenden Phäophyten, z. B. der *Fucales*, durchaus dem Bau der Landpflanzen. Namentlich unter den Bewohnern der Brandungszone, z. B. bei den *Fucus*-Arten unserer Meeresküsten herrscht der dichotome Aufbau, so wie er für die Lebermoose und viele andere altertümlich organisierte

Kormophyten charakteristisch ist. Bewohner stiller Buchten oder des offenen Weltmeeres, wie *Cystosira*- und *Sargassum*-Arten, ahmen dagegen oft beblätterte Sprosse nach. Interessant ist ferner, daß bei einer Laminariacee, *Macrocystis pyrifera*, deren erwachsener Thallus fiedrig verzweigt ist, wenigstens der Keimling nach Skottsberg dichotomen Aufbau zeigt. Man darf hierin wohl ein Beispiel für die Gültigkeit des „Biogenetischen Grundgesetzes“ sehen.

Als weiteren Anklang an die Kormophyten haben die tangartigen Phäophyten (übrigens auch andere Algen) einen Vegetationspunkt. D. h. ihre

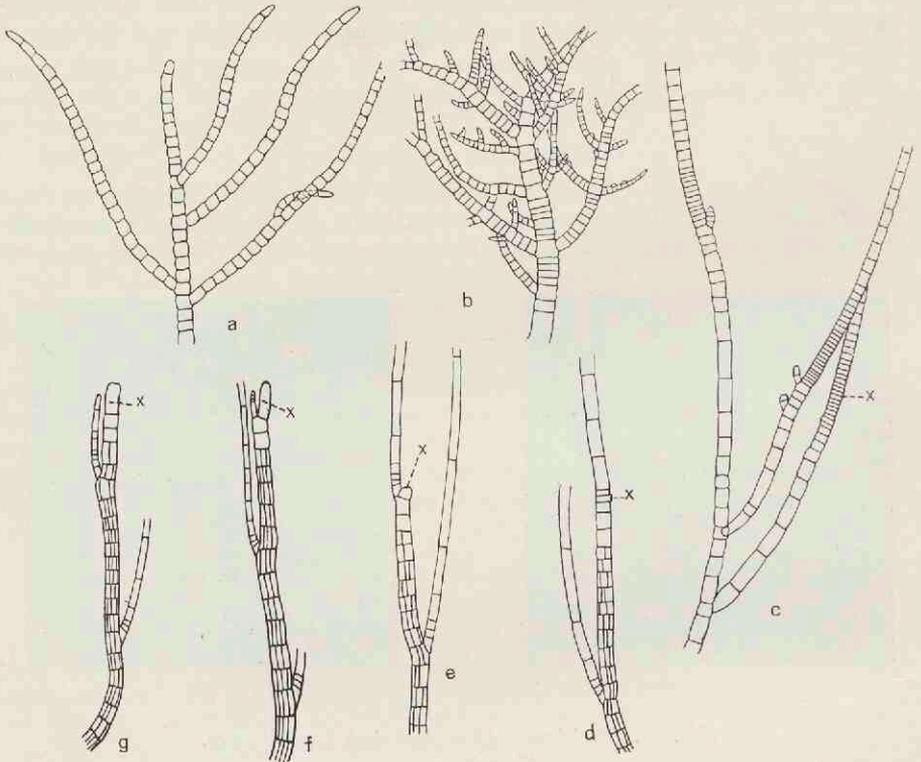


Abb. 14. Herausbildung einer Scheitelzelle bei fädigen Phäophyten (Ectocarpaceen und Sphacelariaceen).

- a) *Ectocarpus ovalus*, ohne besonders differenzierte Teilungszone;
 b) c) *Ectocarpus granulatus* und *E. paradoxus* mit differenzierter Teilungszone *x* (= „trichothallisches“ Wachstum, d. h. apikalwärts wird ein Haar, basalwärts der Thallus gebildet);
 d) *Sphacelaria furcigera* bzw. *fusca*. Teilungszelle (infolge atavistischer Rückbildung) „trichothallisch“ funktionierend, oder in
 e—g) als typische Scheitelzelle, das Haar beiseitedrängend.

(Unter Benutzung von Kuckuek und Sauvageau aus Oltmanns, 1922, Fig. 280, 292, 295 und 377, sowie nach eigenen Präparaten.)

Triebe sind deutlich differenziert in ein meist terminales¹⁾ Stück, das Gewebe bildet und embryonal bleibt, solange der betreffende Trieb wächst, und den übrigen Hauptteil, der früher oder später zum Dauergewebe wird und ziemlich bald sein Wachstum einstellt. Auch in Einzelheiten finden wir die Vegetationspunkttypen der Kormophyten wieder. Manche *Fucales* haben mehrere, andere wieder nur eine „Initial“- oder Scheitelzelle.

1) Auf die manchen Phäophyten eigenen Sonderformen der embryonalen Zonen kann hier nicht eingegangen werden (vgl. Abb. 14).

Die Vertreter der *Hormosira*-Gruppe besitzen z. B. nach Gruber mehrere „Initialzellen“, d. h. als embryonales Gewebe finden wir am Vegetationspunkt mehrere, ziemlich gleichwertig funktionierende Zellen. Das ist wichtig, weil bei den Kormophyten gerade die altertümlichsten Gruppen wie die Psilophyten, aber auch die Phanerogamen, einen Vegetationspunkt mit zahlreichen, einigermaßen gleichwertigen Initialzellen besitzen.

In der Regel finden wir aber bei den *Fucales* in Übereinstimmung mit vielen Kormophyten (z. B. den Moosen und den meisten Farnen) eine Arbeitsteilung unter den Initialzellen. Unter ihnen wird nämlich eine einzige Zelle, die „Scheitelzelle“, als vorzugsweises Bildungsorgan ausgezeichnet. Sie wird im allgemeinen nicht wie die übrigen Zellen zu Dauergewebe, sondern bleibt embryonal und teilungsfähig. Auch ist sie infolge ihres Plasmareichtums meist größer als die anderen Zellen. Bereits Pringsheim (1878) hat in einer interessanten Reihe (vgl. Abb. 14) gezeigt, wie wohl die Scheitelzelle bei den Phäophyten aus einem Gewebe gleichartiger Zellen entstanden sein mag.

Außerdem ist bei den *Fucales* der feste Zellzusammenschluß, wie bei den Kormophyten, meist schon durch die Teilung in den embryonalen Geweben gegeben (Abb. 15 b); höchstens sekundär löst sich das *Fucales*-Gewebe in seinen inneren Teilen zu Fäden auf. Die äußeren Partien dagegen bilden eine derbe Rinde, welche diese Tange vor dem Austrocknen, etwa beim Auftauchen während der Ebbe, schützen.

Durchweg zeigen ferner die derberen tangartigen Phäophyten, ähnlich wie die Dasycladaceen, gewissermaßen als „Rückgrat“ einen mechanischen Achsenstrang. Er besteht in der Regel aus längsgestreckten Zellen. Bei den Laminariaceen dienen einzelne Zellen dieses Achsenstrangs offenbar vorzugsweise der Stoffleitung, sie sind als „Siebröhren“ ausgebildet. Dagegen ist es leicht begreiflich, daß bei diesen echten Wasserpflanzen wasserleitende Elemente, etwa Tracheiden, durchweg fehlen.

Generations- und Kernphasenwechsel der Phäophyten.

Höchst bemerkenswert ist es ferner, daß nach unseren heutigen Kenntnissen alle Phäophyten (oder nach mancher Auffassung fast alle Phäophyten) einen Generationswechsel besitzen, welcher dem Generationswechsel der Kormophyten recht ähnlich ist. Nur bei den *Fucales* ist der Generationswechsel ähnlich „versteckt“ wie bei den Angiospermen, so daß man auch von einem Ausfall des Generationswechsels sprechen kann. Folgende vier verschiedene Hauptformen lassen sich unterscheiden (Abb. 16):

1. **Dictyota-Typ.** Bei manchen Formen (*Dictyotaceen* und wohl auch manchen *Ectocarpaceen*) wechseln regelmäßig 2 Generationen miteinander ab, welche morphologisch durchaus gleichgestaltet sind (Abb. 16 A). Beide Generationen unterscheiden sich aber in der Fortpflanzung und in der Chromosomenzahl. Die eine Generation, der Gametophyt, produziert Gametangien mit Gameten und ist durchweg haploid, d. h. seine Zellen zeigen bei der

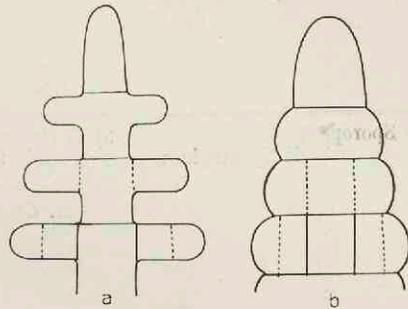


Abb. 15. Entstehung eines Gewebeverbandes.
a) Fädiger Typ (bei Algen vorherrschend);
b) Parenchymatischer Typ (bei Landpflanzen vorherrschend).

In beiden Fällen ist eine apikale Scheitelzelle angenommen, die nach rückwärts Querssegmente abgliedert. Aus ihnen entstehen seitlich in a) freie Fäden, in b) miteinander verbundene Zellreihen. (Original.)

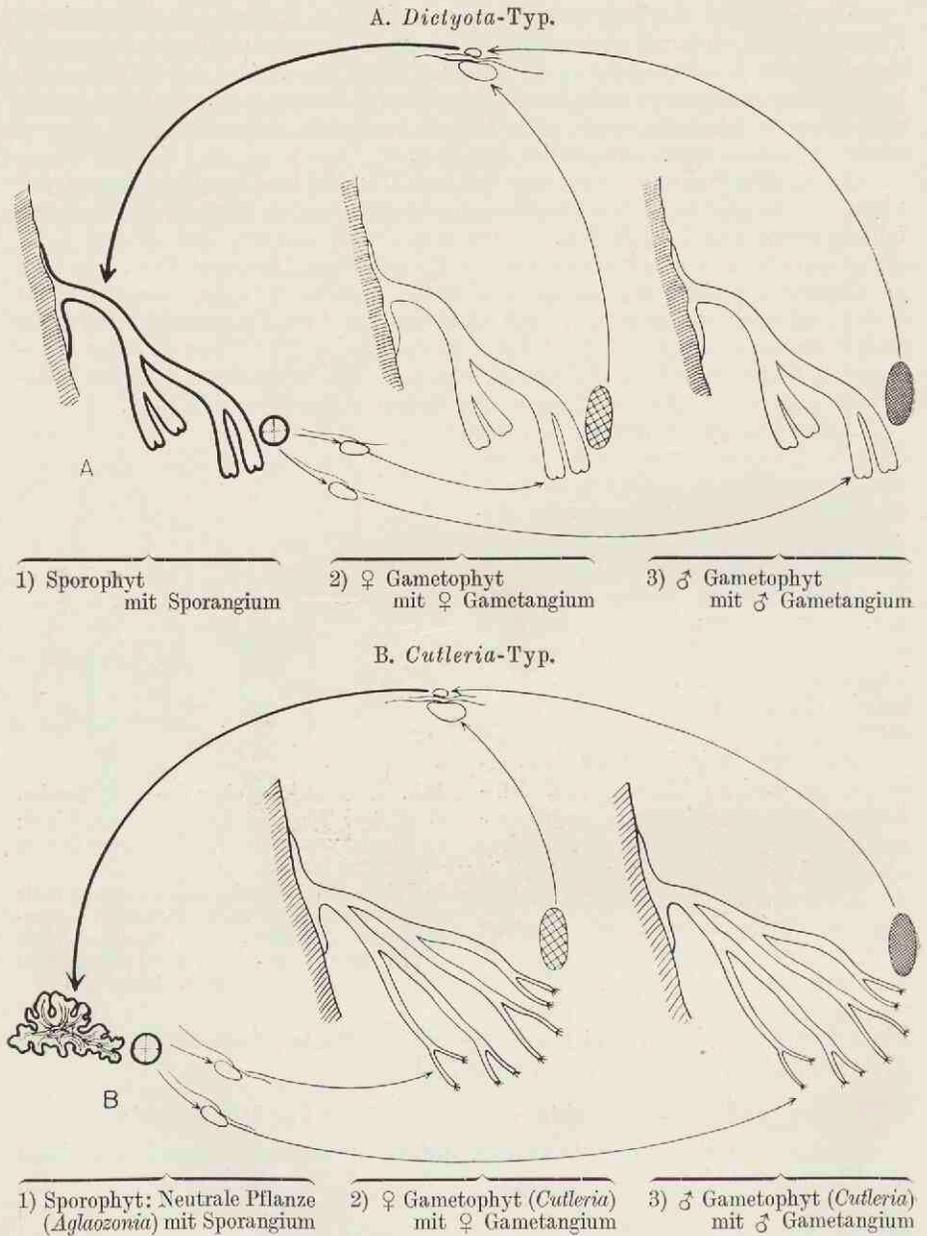
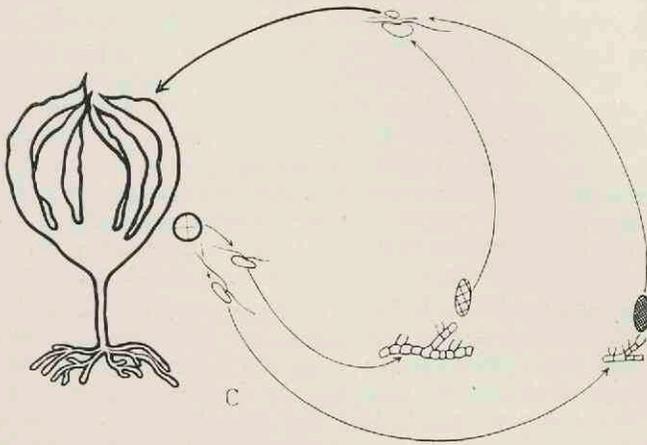


Abb. 16. Generationswechsel
Diploide Generation (Sporophyt) jeweils dick umrandet.

Teilung den einfachen Chromosomensatz. Aus der Vereinigung der Gameten¹⁾ geht die 2. Generation, der Sporophyt, hervor. Er produziert Sporangien und darin Sporen. Da er aus den verschmolzenen Gameten entstanden ist, ist er diploid, d. h. er enthält den doppelten Chromosomensatz. Bei der

1) Isogamie, Anisogamie und Oogamie kommt vor. (Vgl. hierzu unten S. 84.)

C. *Laminaria*-Typ.

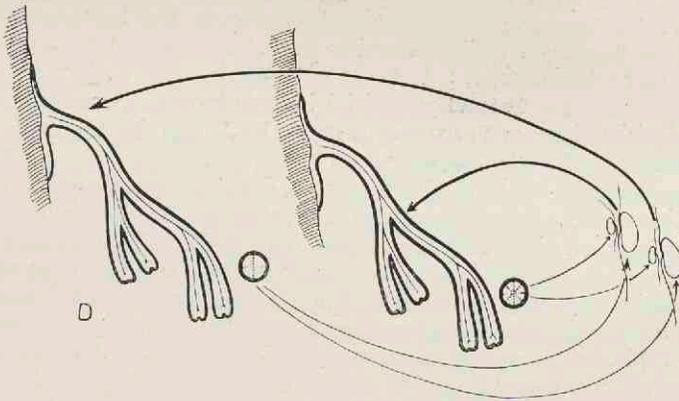


1) Sporophyt
mit Sporangium

2) ♀ Gametophyt
(Zwerggeneration)
mit ♀ Gametangium

3) ♂ Gametophyt
(Zwerggeneration)
mit ♂ Gametangium

D. *Fucaceen*-Typ.



1) ♀ Pflanze
(♀ determinierter Sporophyt)

2) ♂ Pflanze
(♂ determinierter Sporophyt)

der Phäophyten (schemat.)

Haploide Generation (Gametophyt) jeweils dünn umrandet. (Original.)

Bildung der Sporen erfolgt die Reduktionsteilung, die Chromosomenzahl wird wieder halbiert. Von diesem *Dictyota*-Typ lassen sich die anderen Typen des Phäophyten-Generationswechsels ableiten, nämlich

2. **Cutleria-Typ** (Abb. 16 B). Die beiden Generationen sind hier nicht nur zytologisch, sondern auch morphologisch recht verschieden, aber beide sind sie makroskopisch sichtbar. Der Gametophyt ist sogar in der Regel

reicher differenziert als der Sporophyt. Sonst verläuft die Entwicklung im Prinzip wie beim *Dictyota*-Typ. Der *Cutleria*-Typ ist bisher verhältnismäßig selten sicher nachgewiesen, z. B. bei *Cutleria multifida* aus dem Mittelmeer.

3. **Laminaria-Typ** (Abb. 16 C). Der Sporophyt ist hier besonders groß. Es gehören die Riesen unter den Algen hierher, die mehrere Meter langen *Laminarien* der nordischen Meere und wohl auch die 60 m und noch mehr messenden *Macrocystis*-Arten an der Küste des südlichsten Südamerikas. Der Gametophyt ist dagegen ähnlich wie das Farnprothallium, äußerst klein; er ist ein mikroskopisch kleines Räschen, oder die Spore entwickelt hier sogar nur eine einzige Zelle, der unmittelbar das Gametangium aufsitzt. Ja, manchmal erzeugt das Gametangium nur einen einzigen Gameten, oder, mit anderen Worten, die einzige Zelle des Gametophyten wird direkt zum Gameten.

4. **Fucales-Typ** (Abb. 16 D). Der Sporophyt ist hier gleichfalls groß. Der Gametophyt ist jedoch gewissermaßen in den Sporophyten hineingeschlüpft, ähnlich wie bei den Angiospermen; d. h. die Sporen, welche der Sporophyt erzeugt, sind identisch mit den Gameten, sie sind also ohne weitere Kern- und Zellteilung direkt der wichtigste Teil des Gametophyten. Man spricht hier daher auch meist nicht von Sporen, sondern von Gameten, weil beide Keimzellarten wegen des Ausfalls der Gametophytgeneration identisch geworden sind. — Interessant ist bei den *Fucales* auch die Reduktion der Eizahl von 8 (so heute noch bei *Fucus*) bis auf 1 (so bei *Sargassum*) (vgl. Oltmanns Bd. II, S. 217).

In dieser vergleichenden Betrachtungsweise des Phäophytengenerationswechsels der wegen seiner Mannigfaltigkeit und im Hinblick auf den Generationswechsel der Kormophyten Bedeutung hat, steckt natürlich ein phylogenetischer Kern. Die Meinungsverschiedenheiten sind recht groß. Das hat sehr verschiedene Gründe. Abgesehen von leidigen Begriffs- und Nomenklaturdifferenzen bestehen auch zwei sachliche Ursachen:

Zunächst war das Tatsachenmaterial bis vor kurzem nur sehr schlecht bekannt. Beispielsweise war vor wenig mehr als 10 Jahren der Generationswechsel der *Laminarien* noch völlig unbekannt.

Ferner treten in den Entwicklungsgängen der einzelnen Pflanzen verwirrende Komplikationen auf, die wir nur kurz andeuten wollen, da sie den Entwicklungsgang prinzipiell nicht abändern. Es kann z. B. jede Generation sich durch eine Art „Nebenfruktifikation“ selbst wieder erzeugen. Ein solches Beispiel zeigt *Ectocarpus* nach den Untersuchungen von Knight. Hier können sich einerseits die Gameten ohne Kopulation, also „parthenogenetisch“ wieder zu typischen haploiden Gametophyten entwickeln. Andererseits erzeugt der Sporophyt nicht nur haploide Schwärmer, die im regelmäßigen Turnus wieder zum Gametophyten führen; sondern auch der Sporophyt kann (sogar in großer Masse) ohne Phasenänderung diploide Schwärmer (in den sogenannten „pluriloculären“ Sporangien, die den Gametangien ähnlich sehen) erzeugen, und diese diploiden Schwärmer werden wieder zum Sporophyten. Ein ähnlicher Ausfall von Generationen durch „Nebenfruktifikationen“ ist übrigens auch schon bei anderen Phäophyten, ja sogar bei den Kormophyten beobachtet. Doch liegen die Verhältnisse bei den Phäophyten auf den ersten Blick etwas verworrener, weil die verschiedenen Keimzellen sich so ähnlich sehen.

Hinsichtlich der phylogenetischen Ableitung scheint sich die oben vertretene Meinung Kylins (1918) mehr und mehr durchzusetzen (vgl. Kniep 1928, Harder 1928).

Zwei Fragen müssen wir in diesem phylogenetischen Fragenkomplex unterscheiden:

1. Wie ist der Generationswechsel der Phäophyten, bzw. seine primitivste Form (wohl der *Dictyota*-Typ) entstanden?

2. Wie hat sich der Generationswechsel innerhalb der Phäophyten phylogenetisch in seine verschiedenen Einzeltypen gewandelt? Denn es ist doch wohl anzunehmen, daß die verschiedenen Formen des Generationswechsels irgendwie phylogenetisch zusammenhängen.

Wir beginnen mit der zweiten Frage, der Abwandlung des Generationswechsels, weil sie leichter zu behandeln ist.

Oben (S. 51f.) deutete ich schon an, daß wir diese phylogenetische Abwandlung am leichtesten verstehen können, wenn wir vom *Dictyota*-Typ ausgehen. Die beiden Generationen sind hier morphologisch noch durchaus gleich und in ihren Teilen homolog.

Wenn man an alte, für unsere heutigen Kenntnisse nicht mehr passende Schlagworte anknüpfen will, ist dieser Generationswechsel also „homolog“ (Pringsheim), da die Generationen morphologisch gleich sind. Er ist aber auch insofern „antithetisch“ (vgl. z. B. Bower 1908), weil beide Generationen infolge ihrer verschiedenartigen Kernphase miteinander wechseln müssen.

Beim *Culleria*- und *Laminaria*-Typ¹⁾ haben sich dann die beiden Generationen verschieden differenziert. Und zwar ist es im Hinblick auf den Generationswechsel der Kormophyten bemerkenswert, daß bei jedem Typ die Differenzierung in verschiedener Richtung erfolgte. Beim *Culleria*-Typ ist der Gametophyt, beim *Laminaria*-Typ der Sporophyt reicher differenziert und stärker entwickelt. Der Anschluß des *Fucales*-Typs im Sinne Kylins, gewissermaßen als Schlußglied in der Gametophyt-Reduktion, scheint mir auch durchaus natürlich.

Die erste Frage, wie ein Generationswechsel vom *Dictyota*-Typ entstanden sein mag, ist schwieriger zu behandeln. Nach meiner Meinung repräsentieren wohl die Mehrzahl der Grünalgen, z. B. die *Volvocales*, Conjugaten und *Ulothrichales* (vgl. oben) eine ursprünglichere Form des Entwicklungszyklus: ein echter Generationswechsel fehlt. Wohl finden wir auch bei den niederen Chlorophyten verschiedene Fortpflanzungsorgane und verschiedene Keimzellen (Gameten und ungeschlechtliche Keimzellen), (vgl. darüber S. 46 und Abb. 7). Aber sie sitzen nicht regelmäßig auf verschiedenen Pflanzen, sondern jede Pflanze ist fähig, alle Sorten von Keimzellen zu produzieren und wird höchstens durch äußere Bedingungen zur einen oder anderen Fortpflanzungsform bestimmt. Durchweg liegt schon bei diesem Fortpflanzungstyp der niederen Chlorophyten die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygote, die Pflanzen selbst sind also haploid.

Der entscheidende Schritt für die Entstehung eines Generationswechsels bei den Phäophyten nach Art des *Dictyota*-Typs bestand dann wohl darin, daß die Reduktionsteilung verschoben wurde in die Bildungszellen der ungeschlechtlichen Schwärmer, daß also die ganze Pflanze, welche ungeschlechtliche Schwärmer erzeugte, diploid wurde. Infolge ihres diploiden Charakters verlor sie die Fähigkeit, (bei normalem Entwicklungsgang) direkt Gameten, die natürlich haploid sein müssen, zu erzeugen. Dies blieb dann die Funktion des 2. Entwicklungsabschnittes, des Gametophyten.

Übrigens zeigen bekanntlich nicht nur die Phäophyten einen derartigen Generationswechsel. Es sei auf die ähnlichen Verhältnisse bei manchen Chlorophyten und den meisten Rhodophyten (S. 46 und 54) verwiesen.

1) Wahrscheinlich gibt es noch mehr Typen. Auffällig ist z. B. *Sphaecelaria cirrhosa*, die nach Clint aus ihren uniloculären Sporangien direkt Gameten entläßt und somit vielleicht zwischen *Laminaria*- und *Fucales*-Typ vermittelt.

e) Rhodophyta.

Auch hier kennen wir aus der Vergangenheit fast nur Spezialgruppen, die einen Kalkpanzer haben, wie die

Corallinaceae.

Sichere Corallinaceen finden wir allerdings erst seit der Kreide (vielleicht seit dem Jura).

Ältere Formen ohne die charakteristischen Fortpflanzungsorgane der Corallinaceen, ohne „Konzeptakelhöhlen“ sind für die Phylogenetik der Rhodophyceen vorläufig ebenso wertlos, wie die zahllosen, namentlich seit Silur und Devon beschriebenen Abdrücke, mögen sie auch durchaus einen florideen-



Abb. 17. *Delesseria (Hydroclathrum) sanguinea*, eine Rhodophyceee mit sproßartigem Thallus. (Oltmanns 1922, II, Fig. 514.)

haften Habitus haben (ich denke etwa an *Delesserites salicifolia* Ruedem. aus dem Silur oder an *Thamnocladus Clarkei* White aus dem Devon). Namentlich bei den älteren Formen ist eine bestimmte Stellungnahme ohne Kenntnis der Fortpflanzungsorgane oder der inneren Struktur deshalb so schwer, weil der Tanghabitus vieler Florideen, offenbar gerade im Paläozoikum von sehr vielen und verschiedenen Pflanzengruppen angenommen wurde, die teilweise, wie die Psilophyten, heute ausgestorben sind. Insgesamt liefert die Paläobotanik also für die Rhodophyten ähnlich wie für die Phäophyten wenig phylogenetisch Verwertbares.

Von den heutigen Formen sei nur noch erwähnt, daß auch bei ihnen ein Generationswechsel meist deutlich vorhanden ist. Bei der Mehrzahl der Florideen wechselt genau wie beim *Dictyota*-Typ ein diploider Sporophyt mit einem haploiden Gametophyten. Beide Generationen sind im allgemeinen morphologisch gleich gestaltet, oder höchstens wie bei einigen *Polysiphonia*-

Arten in der Behaarung, im Verzweigungstyp usw. etwas verschieden. Größere Unterschiede zwischen dem Gametophyten und Sporophyten beobachtete Svedelius an *Ceramium centrabitulum*. Der im Sommer lebende kleine Gametophyt wird durch einen erheblich kräftigeren Sporophyten abgelöst. Der Generationswechsel ist also in der Richtung auf den *Laminaria*- und Pteridophyten (S. 52 u. 85) abgewandelt.

Durchweg wird aber bei allen Florideen der Entwicklungsgang dadurch kompliziert, daß sich noch eine 3. Generation, die Sporokarp-Generation einschaltet. Die Zygote entwickelt sich nämlich bei den Florideen nicht direkt zum Sporophyten, sondern sie keimt auf der Mutterpflanze zu einer Art Vorkeim, eben dieser Sporokarp-Generation aus. Diese zerfällt in eine Anzahl diploider Sporen, aus denen erst wieder der Gametophyt wird. Andererseits kennen wir auch Florideen, die ähnlich wie die „niederer“ Chlorophyten keinen eigentlichen Sporophyten besitzen, sondern nur einen haploiden Thallus, der sowohl Sporen (Monosporen) wie Gameten produziert (vgl. Oltmanns 1923, Kniep 1928).

Ferner tritt wieder als Konvergenzerscheinung zu den Landpflanzen ein sproßartiger Habitus sehr oft auf (Abb. 17).

Überblicken wir nochmals die Gesamtheit der uns überlieferten Algen im weitesten Sinne, also der Cyanophyceen und echten Algen, so erkennen wir 3 Gruppen nach ihrem Auftreten:

1. Uralte Gruppen, die Cyanophyceen, oder jedenfalls habituell ähnliche fädige Formen. Es handelt sich hier um Formen, die auch heute noch hohe Temperaturen (bis über 80°) ertragen und deren Verbreitungsmaximum in den Tropen liegt.

2. Alte Formen, wie die Coccolithophoriden und Radiolarien, die Codiaceen und Dasycladaceen, die zwar nicht an solchen extrem warmen Standorten wie die Cyanophyceen leben können, die aber doch warme Meere bevorzugen und

3. jüngere Formen, die sich erst mit dem Mesozoikum (mindestens nach den sicheren Fossilfunden) entwickelt haben. Hierher gehören namentlich die Diatomeen, aber auch — wenn wir die unsicheren Formen beiseite lassen — die Corallinaceen und Characeen. Die Diatomeen kennzeichnen heute durch ihr massenhaftes Vorkommen die kühleren Meere und das Süßwasser. Auch die beiden andern Gruppen (am wenigsten die Corallinaceen) sind hier verbreitet.

Pia (1924) hat in diesem Auftreten der verschiedenen Algengruppen den Schluß auf eine allmähliche Wärmeabnahme gezogen. Wenn man die Daten der Algenentwicklung für sich betrachtet, ist diesem Schluß eine gewisse Wahrscheinlichkeit nicht abzuspochen.

f) Fungi.

Die Phylogenie der Pilze können wir aus ähnlichen Gründen wie die der Bakterien sehr kurz behandeln. Auch die Pilze sind ja offensichtlich stark abgeleitete Organismen. Ihre phylogenetische Ableitung von assimilierenden Thalloyphyten, also von den Algen im weitesten Sinne, ist wohl kaum zu bezweifeln, wenn es auch schwer fällt, diejenige Algengruppe (oder wohl richtiger diejenigen Algengruppen) zu nennen, welche den verschiedenen Pilzstämmen den Ursprung gegeben haben mögen.

Bereits aus dem Devon sind uns Pilze als Saprophyten oder Schmarotzer in trefflicher Erhaltung bekannt. Sie durchziehen hier als Pilzfäden die moderneren Sprosse und Rhizome der ältesten gut bekannten Landpflanzen. Wir sehen, wie an diesen Fäden Sporen entstehen, wie die keimenden Sporen ihre

Keimschläuche durch Spaltöffnungen ins innere Gewebe der Wirtspflanze senden (Abb. 18). Querwände fehlen in den Fäden dieser alten Pilze, welche man

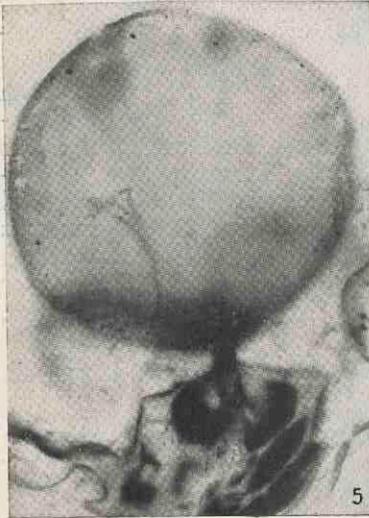


Abb. 18.

Palaeomyces Gordoni Kidst. u. Lang.
M.-Devon.

Gonidie (die große Kugel), deren Keimschläuch in die Spaltöffnungen von *Asteroxylon Mackiei* Kidst. u. Lang eindringt. Vergr. 300mal.

(Aus Zimmermann, Zeitschr. f. Bot., Bd. 19, 1927, Taf. I, Abb. 5.)

„konvergent“ aufgetreten, da sowohl die Pilze (Basidiomyceten und Ascomyceten) wie die Algen (Chlorophyceen und Cyanophyceen) ganz verschiedenen Gruppen angehören.

meist unter dem Namen *Palaeomyces* zusammenfaßt. In dieser Beziehung und vermutlich auch in manchen Fortpflanzungseinrichtungen stehen die Palaeomyceten, die in ganz übereinstimmender Weise auch aus dem Karbon bekannt sind, den heutigen Phycomyceten am nächsten. Sexualorgane sind bei ihnen allerdings noch nicht beobachtet. Bemerkenswerterweise werden auch Mykorrhizen, d. h. symbiotisch in den Wurzeln von Cordaiten lebende Pilze, bereits aus dem Karbon angegeben (Osborn 1909).

Ascomyceten und Basidiomyceten mit Fruchtkörpern sind erst sehr spät, aus dem Jungmesozoikum und Neozoikum, bekannt, wenn wir parasitische Fruchtkörper, die an Pyrenomyceten anklängen, und andere Problematika aus dem Paläozoikum¹⁾ beiseite lassen. Sie sind sicher recht abgeleitete hochdifferenzierte Gruppen (vgl. auch Atkinson, Jaczewski und Kniep).

g) Lichenes.

Auch die Flechten (Lichenes) sind vermutlich erst sehr spät entstanden. Wenigstens sind einigermaßen sichere Funde erst seit dem Tertiär festzustellen. Bemerkenswerterweise sind solche symbiotisch gewordene Organismen offenbar mehrmals

gewordene Organismen offenbar mehrmals

Literatur.

Thallophyta.

- Atkinson, G. F., Phylogeny and Relationships in the Ascomycetes. Ann. of the Miss. Bot. Garden, 1915, Vol. 2, p. 3/5.
 Bělař, K., Der Formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. u. Fortschr. d. Zoologie, 1926, Bd. 6.
 Berthold, G., Unters. über die Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova acta Leop. Carol. 1878, Bd. 40, S. 107.
 Cayeux, M. L., Les preuves de l'existence d'organismes dans le Terrain précambrien. Bull. soc. géol. de France 1894, III, Vol. 22, p. 197.
 Clint, C., The Life-history and Cytology of *Sphaelaria cirrhosa* var. *aegagropila*. Bull. Assoc. Adv. of Sci., Journ. Scient. Transact, 1926, Vol. 77.
 Föyn, Über Sexualität und Entwicklung mariner Algen. Vortrag auf der 7. Jahresversamml. d. Deutsch. Ges. f. Vererbungswissenschaft in Tübingen, September 1929.
 Gäumann, E., Vergleichende Morphologie der Pilze, Jena 1926.
 Grover, J., and Bullock, W., A Sketch of the Geological History of the Charophyta. Brit. Charophyta, 1924, Vol. 2, p. 72.

1) Vgl. z. B. Jongmans, 1911, S. 6 ff.

- Gruber, E., Ueber Aufbau und Entwicklung einiger Fucaceen. *Bibl. Bot.*, 1896, Heft 38.
- Gruner, J. W., Algae, Believed to be Archean. *Journ. Geol.*, 1923, Vol. 31, p. 146.
- Discovery of Life in the Archean. *Ebenda*, 1925, Vol. 33, p. 151.
- Harder, R., Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten. Im Lehrbuch d. Botanik, begründet von Strasburger usw., Jena 1928.
- Hawley, J. C., An Evaluation of the Evidence of Life in the Archean. *Journ. Geol.*, 1926, Vol. 34, p. 151.
- Jaczewski, A. A. v., Zur Phylogenie der Pilze. *Phytopathologische Zeitschrift*, 1929, Bd. 1, S. 118.
- Jongmans, 1911, s. S. 182.
- Karsten, G., Bacillariophyta, in Engler. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2. Aufl., Bd. 2, S. 104, Leipzig 1928.
- Kniep, H., Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena 1928.
- Knight, M., Studies in the Ectocarpaceae I. usw. *Trans. R. Soc. Edinb.* 1923, Vol. 53, P. II., p. 343.
- Kurssanow, L. J., u. Schemakanova, N. M., Sur la succession des phases nucléaires chez les algues vertes. *Arch. Russ. Protist.*, 1927, Bd. 6, p. 131.
- Kylin, H., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. *So. Bot. Tidskr.*, 1918, Bd. 12, Vol. 1.
- Lignier, O., Végétaux fossiles de Normandie. VI. *Mém. soc. Linn. Normand.*, 1911, T. 24, p. 3.
- Lindenbein, H., Une flore marine sapropelique de l'ordovicien usw. *C. R. Soc. phys. et d'hist. nat.*, Genève 1921, T. 38, p. 60.
- Les protophycées etc. *Bull. Soc. Biol.*, Genève 1921, p. 289.
- Lohwag, H., Die Homologien im Fruchtkörperbau der höheren Pilze. *Biologia generalis*, 1926, Vol. 2, p. 148.
- Meyer, A., Die Zelle der Bakterien. Jena 1912.
- Mez, C., 1918/1925 s. S. 31.
- Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I—III. Jena 1922/3.
- Pia, J., Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. *Abh. d. Zool.-Bot. Ges.*, Wien 1920, Bd. 11, Heft 2.
- Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae verticillatae. *Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererbungsl.*, 1922, Bd. 30, S. 63.
- Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen. *Österr. bot. Zeitschr.*, 1924, S. 174.
- Thallophyta. *Handbuch der Paläobotanik von Hirmer*, München und Berlin 1927.
- Die Anpassungsformen der Kalkalgen. *Palaeobiologica*, 1928a, Bd. I, S. 299.
- Die vorzeitlichen Spaltpilze. *Palaeobiologica*, 1928b, Bd. I, S. 457.
- Pringsheim, N., Über den Gang der morphologischen Differenzierung i. d. Sphaelarienreihe. *Abh. K. Ak. d. Wiss. Berlin* 1873.
- Schmidt, P., Ist eine scharfe Trennung zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen haltbar? *Intern. Rev. f. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 1927, Bd. 17, 274.
- Schussnig, B., Die pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. *Biologia generalis*, 1926, Bd. 2, S. 375.
- Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata*. *Österr. bot. Zeitschr.*, 1928, Bd. 77.
- Die Entwicklungsgeschichte der Siphoneen. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1928, Bd. 46, S. 481.
- Seward, A. C., The Earlier Records of Plant-life. *Proc. Geol. Soc.*, London 1923, Vol. 79, p. 2.
- Skottsberg, C., Några ord om *Macrocystis pyrifera*. *Bot. Notis*, 1903, p. 40.
- Stolley, F., Untersuchungen über *Celosphaeridium* usw. *Arch. f. Anthropologie u. Geologie Schleswig-Holsteins*, 1896, Bd. 1, S. 177.
- Über silurische Siphoneen. *N. Zeitschr. f. Min. usw.* 1893, Bd. 82.
- Svedelius, N., The Seasonal Alternation of Generations of *Ceramium centratum* usw. *Nov. Act. Reg. Soc. Sc. Upsala* 1927.
- Tilden, J. E., Some Hypotheses Concerning the Phylogeny of Algae. *Am. Nat.*, 1928, Vol. 62, p. 137.
- Walcott, D. C., s. S. 31.
- Walton, J., On the Structure of a Middle Cambrian Alga from British Columbia. *Proc. Cambridge Phil. Soc. Biol. Sci.*, 1923, Vol. 1, p. 59.
- White, D., Algas Deposits of Unkar Proterozoic Age in the Grand Canyon, Arizona. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 1928, Vol. 14, p. 597.
- Wilson, M. M., Cytology and Phylogeny of the Siphonaceous Algae I. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 1925, Vol. 50.
- Zimmermann, W., Die Spaltöffnungen der Psilophyta und Psilotales. *Zeitschr. f. Bot.*, 1926, Bd. 19, S. 129.
- Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. *Ebenda*, 1927, Bd. 20, S. 1.

3. Stamm: Kormophyta.

Allgemeines¹⁾.

Kormophyten nennt man Pflanzen, die gegliedert sind: in einen Sproß, d. h. einen meist oberirdischen Trieb, der aus Sproßachse und Blättern besteht, und in eine

Wurzel, welche durch Blattlosigkeit sowie meist durch unterirdische Lebensweise und anatomische Eigentümlichkeiten charakterisiert ist.

Genau besehen trifft diese Definition jedoch nicht für alle in den Verwandtschaftskreis der Kormophyten gehörigen Pflanzen zu. Wir erwähnten diese Tatsache oben schon (S. 31) und geben darum hier nur einen Überblick der als Kormophyten s. l. vereinigten Pflanzen:

- | | | |
|--|---------------|---|
| (+ <i>Thallophyta</i> = Kryptogamen | Pteridophyten | 1. Abt. <i>Bryophyta</i> (Moospflanzen), |
| | | 1. Kl. <i>Hepaticae</i> (Lebermoose), |
| | | 2. Kl. <i>Musci</i> (Laubmoose). |
| | | 2. Abt. <i>Psilophyta</i> , |
| | | (Anhang: <i>Asterophyta</i>), (Anhang: <i>Psilotales</i>). |
| Phanero- gamien | Pteridophyten | 3. Abt. <i>Lycopsida</i> (härlappähnliche Gewächse), |
| | | 4. Abt. <i>Articulata</i> (schachtelhalmähnliche Gewächse), |
| | | 5. Abt. <i>Pteropsida</i> (farnähnliche Gewächse i. w. S.), |
| | | 1. U.-Abt. <i>Filicinae</i> (Farne), |
| | | 2. U.-Abt. <i>Gymnospermae</i> (<i>Pteridospermae</i> , <i>Cycadophyta</i> , <i>Ginkgo- phyta</i> , <i>Cordaitales</i> , <i>Coniferae</i> und <i>Gnetales</i>), |
| | | 3. U.-Abt. <i>Angiospermae</i> (Blütenpflanzen im engeren Sinne). |

Wieweit dieser Überblick der phylogenetischen Gruppierung gerecht wird, hat uns im folgenden zu beschäftigen.

Mit den Kormophyten betritt unsere Darstellung der Phylogenie etwas sichereren Boden dank der reichen paläobotanischen Daten, die nun auch in Hirmers schönem Handbuch (1927) leicht zugänglich geworden sind. Es empfiehlt sich, einige allgemeine Grundlinien der Gesamtentwicklung vor auszuschildern, damit bei der Einzeldarstellung die große Linie der Phylogenie leichter übersehbar bleibt.

Gerade bei den Kormophyten wird es besonders klar, daß wir die Phylogenie der einzelnen Merkmale und der einzelnen Pflanzenteile leichter erkennen können als die phylogenetischen Zusammenhänge der Pflanzensippen. Wir beschränken daher unseren einleitenden Überblick auf die Abwandlung einiger besonders auffälliger Merkmale und Organe. Dabei wählen wir diejenigen Erscheinungsformen, durch die sich ein Baum von den Urkormophyten besonders auffällig unterscheidet.

Mehr und mehr hat sich nämlich in letzter Zeit herausgestellt, daß der ganze Formenreichtum, der die heutigen Kormophyten charakterisiert (also Blätter, Sprosse, Blüten usw., sowie ihre Teile), zurückgeht auf ein einziges Grundorgan, auf das „Telom“ (vgl. S. 65 und Abb. 22), das uns bei den devonischen Rhyniaceen (vgl. S. 105) noch in besonders ursprünglicher Form entgegentritt. Auch die phylogenetischen Wandlungen dieser Organe verliefen weitgehend parallel. Wir können daher die verschiedenen Umbildungsprozesse wie die Änderungen:

1) Wenn die Morphologie der Kormophytengruppen auch in den Grundzügen nicht geläufig ist, der lese zuerst die speziellen Abschnitte, insbesondere über Psilophyten (S. 103).

- a) im allgemeinen Aufbau und in der Organverkettung
 b) in der äußeren Organdifferenzierung (Sproßachse, Blätter usw.)
 c) in der inneren (anatomischen) Organdifferenzierung
 für diese verschiedenen Organe gemeinsam besprechen.

a) Allgemeiner Aufbau und Organverkettung.

Überblicken wir zunächst einmal — möglichst frei von allen theoretischen Vorstellungen und ohne uns um die Beschaffenheit der Organe selbst zu kümmern — wie sich die äußerlich unterscheidbaren Kormophytenorgane miteinander verketteten. Da finden wir 3 Haupttypen¹⁾:

1. Die terminale Verkettung (Abb. 19 a): z. B. die Stellung eines Sporangiums auf seinem Stiel oder die Stellung des Fruchtknotens am Ende der Blütenachse.

2. Die seitliche Verkettung (Verzweigung im üblichen Sinne):

- a) gleichwertiger Elemente
 = Gabelung (Abb. 19 b):
 z. B. Gabeläste der Bärlappe (Abb. 87). Mehrere aufeinanderfolgende Gabelungen können entweder in einer oder in mehreren Ebenen liegen;

- b) ungleichwertiger Elemente in einer Ebene (flächige Verzweigung)

= fiedrige Verzweigung mit wechselständigen Seitenorganen (Abb. 19 c), z. B. die meisten Farnblätter oder

= fiedrige Verzweigung mit gegenständigen Seitenorganen (Abb. 19 d), z. B. Leguminosenblätter (Wicke, Akazien usw.);

- c) ungleichwertiger Elemente in verschiedenen Ebenen („radiäre“ Verzweigung)

= Spiralstellung (Abb. 19 e), z. B. die Blätter des Bärlapps an der Hauptachse (Abb. 87) oder

= Quirlstellung (Abb. 19 f), z. B. die Blätter der Schachtelhalme und anderer Articulaten an der Hauptachse (Abb. 94).

3. Die axilläre Verkettung (Abb. 19 g), z. B. die Stellung der Seitensprosse in den Blattachsen (Phanerogamen) oder die Stellung der Sporangien in der Blattachsel (*Lycopodium* usw.).

Bei den ältesten bekannten Kormophyten herrschen 2 Formen der Organverkettung: die

Terminalstellung und die Gabelung.

Sie sind daher mit allergrößter Wahrscheinlichkeit die ursprünglichen Formen der Organverkettung.

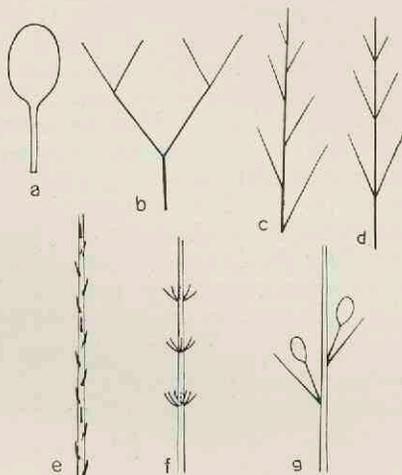


Abb. 19. Schemata der Organverkettung, vgl. Text nebenan. (Original.)

1) Kompliziertere Verkettungstypen, wie mehrfaches Hintereinanderreihen, fingerförmige Verzweigung, Dolden usw. können wir hier außer acht lassen, da es uns nur auf die Grundzüge der Verzweigungsphylogenie ankommt. Diese komplizierteren Verzweigungstypen, die fast ganz auf die Angiospermen beschränkt sind, lassen sich überdies auch meist ohne Schwierigkeiten von den behandelten Grundformen ableiten.

Die Terminalstellung tritt schon besonders ausgeprägt bei den oben erwähnten *Rhynia*- bzw. Psilophytensporangien auf (Abb. 36). Der Sporenbhälter sitzt terminal auf seinem Stiel. Terminale Organverbindung geht hier und in vielen analogen Fällen (z. B. bei der terminalen Verkettung vom Blattstiel mit der Blattfläche) zweifellos auf eine Arbeitsteilung zwischen Stiel und eigentlichem Sporangium zurück. Gerade bei den ältesten Kormophyten ist ja durchweg die Abgrenzung zwischen Stiel und Sporangium viel weniger scharf als bei den späteren; die Arbeitsteilung ist also erst angebahnt.

Gabelig verzweigt sind die Organe nicht nur bei den devonischen Rhytien, sondern sehr häufig auch bei den ältesten Farnen (*Coenopteridales*, S. 187), den ältesten Lycopsiden (S. 129) und den ältesten Articulaten (S. 161), also bei allen altertümlichen Kormophyten. Der gabelige Aufbau zeigt sich hier an Rhizomen, sonstigen Sproßachsen und Blättern.

Heute dagegen ist echte Gabelung auch bei diesen Gefäßkryptogamen nur noch recht selten, z. B. bei den Sprossen der *Psilotales* (Abb. 51) und Lycopodien (Abb. 87), und unter den Phanerogamen ist das *Ginkgo*-Blatt mit seiner Gabelteilung eine auffällige Ausnahme. Für normal wachsende Sproßachsen ist bei Phanerogamen echte Gabelung überhaupt unbekannt. Weitverbreitet ist dagegen auch heute noch der gabelige Wuchs im Reiche der echten Meerespflanzen, vor allem bei den Tangen unserer Meeresküste, ferner bei den Lebermoosen. Das Vorherrschen des Gabelwuchses bei den Tangen weist auf eine besondere Eignung dieses Verzweigungsprinzipes für die Bewohner der Brandungszone hin. Die Gabelung der ältesten Kormophyten deutet dementsprechend auf einen Anschluß dieser Pflanzengruppe an die Meerespflanzen, an die Tange im weitesten Sinne.

Natürlich dürfen wir bei diesen phylogenetischen Beziehungen nicht an die heutigen Tange denken, die in anderen Merkmalen als dem Gabelwuchse selbständig differenziert sind (vgl. z. B. die Chromatophorenfarbe).

Übergipfelung (Abb. 20).

Von der Gabelung lassen sich phylogenetisch die übrigen Formen der Sproßverkettung ableiten. Die Farnblätter sind zum Teil klassische Beispiele für die Entstehung der fiedrigen Verzweigung aus der Gabelung durch „Übergipfelung“ [vgl. Potonié 1912, S. 99 ff. 1)]. Die Ausbreitung der Wedel in einer Ebene macht den Vorgang besonders anschaulich.

Der entscheidende Schritt für die Bildung gefiederter Blätter ist das „Übergipfeln“, d. h. Dominieren je eines Gabelastes über den zugehörigen Schwesterast. Man kann das entwicklungsphysiologisch so ausdrücken: der zur Hauptachse werdende Ast wird gefördert, er erhält „Plustendenz“ gegenüber seinem Schwesterast. Die Regel ist, daß an einem ganzen Blatt abwechselnd der rechte und der linke Gabelast gefördert wird und so übergipfelnd die Hauptachse bildet. Bildlich gesprochen, pendeln die Stoffe der Plustendenz am Vegetationspunkt von rechts nach links („Pendelsymmetrie“ nach Goebel, 1928, S. 252.) Die jeweils zugehörigen Schwesteräste des übergipfelnden Gabelastes stehen dann natürlich gleichfalls abwechselnd rechts und links. Kurz, die ursprüngliche Form der fiedrigen Verzweigung ist wechselständig. Wenn ausnahmsweise jeweils in der Gabelung immer nur der rechte oder der linke Ast Plustendenz erhält, wird das Blatt natürlich stark asymmetrisch. (Vgl. z. B. *Adiantum polyphyllum* bei Goebel, 1928, Fig. 250.)

1) Auf einige weitere Anschauungen Potoniés, insbesondere auf seine fast allgemein abgelehnte „Perikaulomtheorie“ und auf seine Annahme, daß auch die Stammgabelungen ursprünglich alle in ein und derselben Ebene lagen (l. c. S. 136), gehen wir hier nicht ein; für diese Annahmen scheinen mir kaum Anhaltspunkte vorzuliegen. Die Übergipfelungstheorie ist ja auch ganz unabhängig von ihnen.

Die pendelnde Übergipfelung spiegelt sich auch im Verhältnis der „Kata-dromie“ zur „Anadromie“¹⁾ wieder, d. h. in der Anordnung von Fiederästen 2. Ordnung im gesamten fiedrigen Verzweigungssystem. Bei „Katadromie“, sitzt das basale Fieder 2. Ordnung „unten“ (Abb. 20 e), d. h. an der der Hauptachse abgekehrten Seite des Fieders 1. Ordnung. „Anadromie“ ist die entgegengesetzte Stellung: das basale Fieder 2. Ordnung sitzt auf der der Hauptachse zugekehrten Seite (Abb. 20 f).

Die ältesten Farnblätter (genauer gesagt Pteridophyllen vgl. unten S. 196) zeigen in ihrer weit überwiegenden Mehrheit katadromen Aufbau. Er herrscht

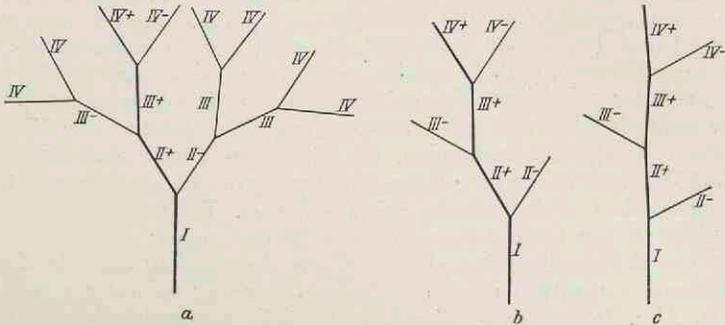


Abb. 20 a—c. Verzweigungstypen bei Pteropsidenblättern.

- a) Dichotome (= gabelige) Ausgangsform.
b) und c) Ableitung der einfachen Fiederung durch Übergipfelung.

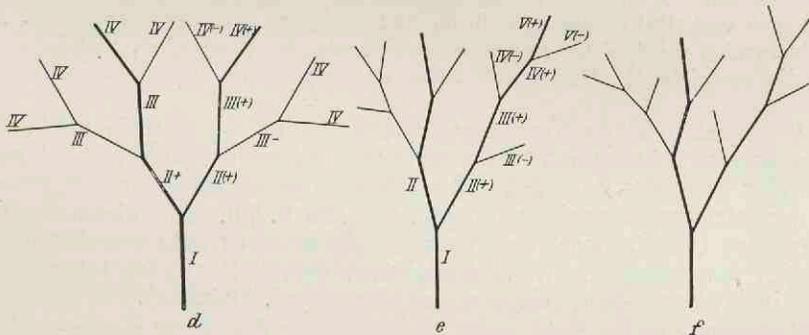


Abb. 20 d—f. Ableitung der Doppelfiederung von der Gabelung.

- d) Dichotome (gabelige) Ausgangsform.
e) Katadromer Aufbau (bei paläozoischen Farnen vorherrschend).
f) Anadromer Aufbau (bei rezenten Farnen vorherrschend).

Die ungleiche Förderung bzw. Hemmung der ehemaligen Gabeläste wird durch + bzw. — angegeben.

auch heute noch bei altertümlichen bzw. wenig veränderten Wedeln von *Dipteris*, *Matonia* usw., nur wird er hier oft durch Torsionen verdeckt (vgl. Posthumus 1929). Im übrigen sind die heutigen Farnwedel vorzugsweise anadrom aufgebaut (vgl. auch Bower 1923, S. 92).

Das Pendeln der Plustendenz beim Übergipfeln erklärt, warum die gefiederten Blätter zunächst katadrom verzweigt waren. Abb. 20 d—f erläutert den Vorgang. Irgendein Seitenfieder 1. Ordnung — sagen wir das mit „II (+)“ beginnende Seitenfieder der Abb. 20 e — hat natürlich in bezug auf die übrigen Glieder des-

1) Diese Bezeichnungen sind wohl von Mettenius eingeführt.

selben Seitenfieders Plustendenz; es ist in unserem Schema (Abb. 20 e) daher auch mit (+) bezeichnet. II (+) ist aber nun selbst ein rechter Gabelast, daher muß in der folgenden Gabelung (III) der linke Gabelast Plustendenz bekommen und die Hauptachse des Seitenfieders 1. Ordnung fortsetzen, während sein Schwesterast mit Minustendenz (III —) zum Seitenfieder 2. Ordnung wird. D. h. das Fieder 1. Ordnung ist entsprechend der Abb. 20 e katadrom aufgebaut.

Der anadrome Aufbau (Abb. 20 f) ist dann eine sekundäre Umbildung, sei es durch Verschiebung der Fiedern, sei es durch Ausfall des basalen Fieders. (Für Einzelheiten sind ausreichende Untersuchungen noch nicht publiziert.) Vom allgemein phylogenetischen Standpunkt aus ist es interessant, daß nur Farne, also sozusagen „Spezialisten“ des Fiederblattes, die Anadromie in starkem Maße ausgebildet haben (vgl. unten Abb. 152). Beim Angiospermenblatt (z. B. bei den Ranunculaceenblättern, (vgl. Schrödinger und Abb. 250 unten S. 419) herrscht dagegen noch der primitivere Verzweigungstyp, die Katadromie, vor¹⁾.

Sehr wahrscheinlich war mit der Erwerbung der Anadromie ein ökologischer Vorteil für das Farnblatt verbunden. Ob wir diesen Vorteil aber mit Potonié (1912, S. 126) einfach in einer stärkeren Annäherung der basalen Fieder 2. Ordnung an die Sonne sehen dürfen, scheint mir zweifelhaft. Ich persönlich möchte den Vorzug mehr in der Gesamtsymmetrie des Blattes sehen; die anadrome Verzweigung bewirkt nämlich eine gleichmäßigere Ausnutzung der Blattfläche als die katadrome, namentlich wenn die Fiederäste schräg aufwärts gerichtet sind (vgl. z. B. Abb. 152). Auch hierfür fehlen jedoch ausreichende Einzeluntersuchungen.

Interessanterweise sind ferner „Pseudoblätter“, wie dorsiventrale Sprosse bei morphologisch altertümlichen Gruppen z. B. bei *Selaginella Braumeri* Bak. durchweg katadrom verzweigt. Solche dorsiventralen Selaginellensprosse haben ja wohl erst verhältnismäßig spät ihren blattähnlichen Charakter erworben. Die dorsiventralen Zweige der Phanerogamen erscheinen plastischer, vielleicht weil hier die ungleiche Entfaltung der Achselknospen so wie so sehr verbreitet ist.

Prinzipiell dieselben Wandlungen, wie sie sich bei der Blattbildung in einer Ebene abspielen, haben nun bei der Sproßentwicklung im Raume stattgefunden. Auch hier leitet sich die Spiralstellung durch Übergipfeln je eines Gabelastes von der gabeligen Verzweigung ab (vgl. Abb. 28 S. 76). Auf diesen übereinstimmenden Gestaltwandel von Blatt und Sproß ist es wohl zurückzuführen, daß sich morphologische Gesetzmäßigkeiten des Blattes in so interessanter Weise in der Sproß-Morphologie widerspiegeln (vgl. Uittien).

Weiterhin liegt es wohl auch klar zutage, daß aus der fiedrig-wechselständigen Verzweigung durch paarweises Zusammenrücken der Seitenorgane die fiedrig-gegenständige Verzweigung hervorgegangen ist²⁾. Damit wird dann die durch das Übergipfeln gestörte Gesamtsymmetrie des betreffenden Organsystems wiederhergestellt. — Die Umbildung eines radiären Organs mit spiralig gestellten Seitenorganen zur quirligen bzw. wirtelständigen Verzweigung ist wieder der parallele Umbildungsprozeß an einem räumlich verzweigten Sproßsystem.

1) Bower (1923, S. 93) hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei ein und derselben Pflanze (z. B. bei heutigen *Trichomanes*- und *Gleichenia*-Arten) Katadromie und Anadromie zusammen vorkommen können. Ich vermag aus dieser Tatsache nur zu entnehmen, daß bei diesen Farnen der phylogenetische Umbildungsprozeß entweder noch nicht beendet ist oder daß er wieder zur ursprünglichen Gestaltung zurückkehrt. Die wohl begründete Tatsache, daß eine phylogenetische Umbildung im oben skizzierten Sinne stattgefunden hat, wird jedenfalls durch solches Zusammentreffen von Katadromie und Anadromie nicht berührt.

2) Im nicht-phylogenetischen Sinne kann man selbstverständlich eine solche Ableitungsreihe auch „umgekehrt lesen“, d. h. man kann mit Goebel (vgl. 1928, S. 280 ff.) die spiralige Stellung von der gegenständigen ableiten.

Dies Zusammenrücken der Seitenorgane, bzw. die Verkürzung des Hauptachsenabschnittes zwischen den Seitenorganen kann dann noch weiter fortgesetzt werden und bei flächig verzweigten Organen zur oder bei räumlich verzweigten Organen zur doldigen Verzweigung führen. Es ist allerdings nicht gesagt, daß jede doldige oder fingrige Verzweigung auf einem solchen Zusammenrücken beruht. Oft sind auch offenbar Fiedern 2. und folgender Ordnung unmittelbar an die Hauptachse herabgerückt. All diese komplizierten Umwandlungen finden sich vorzugsweise bei den Angiospermenblättern. Wiederum wird man jedoch hier für alles Detail eingehendere, phylogenetisch orientierte, Untersuchungen abwarten müssen.

Auch Rückschlagsbildungen kommen vor. So kann z. B. eine sekundäre Terminalstellung durch Verkümmern der Hauptachse auftreten, wie das für manche nur scheinbar terminalständigen Angiospermenblüten charakteristisch ist (sympodialer Aufbau). Ferner sind ja auch Trugdolden-artige Bildungen (Pleiochasien, Dichasien usw.) bekannt, welche sekundär einen gabeligen Wuchs aufzeigen, weil die Hauptachse zwischen gegenständigen Seitenorganen wieder mehr oder weniger verkümmert ist.

Axilläre Verkettung (= Achselverkettung).

Die bisher genannten phylogenetischen Beziehungen sind wohl im großen und ganzen geklärt. Es herrschen im allgemeinen auch wenig Meinungsverschiedenheiten. Am meisten Schwierigkeiten für die phylogenetische Ableitung macht dagegen die Achselverkettung. Um eine ursprüngliche Form der Organverkettung dürfte es sich kaum handeln, sie tritt später auf als die anderen Formen, so daß die Wahrscheinlichkeit ihrer Ableitung von diesen anderen Formen groß ist.

Es gibt zwei bis drei Möglichkeiten, wie solch eine Achselverkettung entstanden sein mag. Abb. 21 erläutert die Möglichkeiten wohl ohne viel Worte. Jeweils das hellgezeichnete Achsenstück wird beim Übergang zur Achselverkettung im Wuchs unterdrückt. Bei Möglichkeit a) befindet sich das unterdrückte Stück an der Basis der Seitenachse. Vielleicht sind beide Möglichkeiten ver-

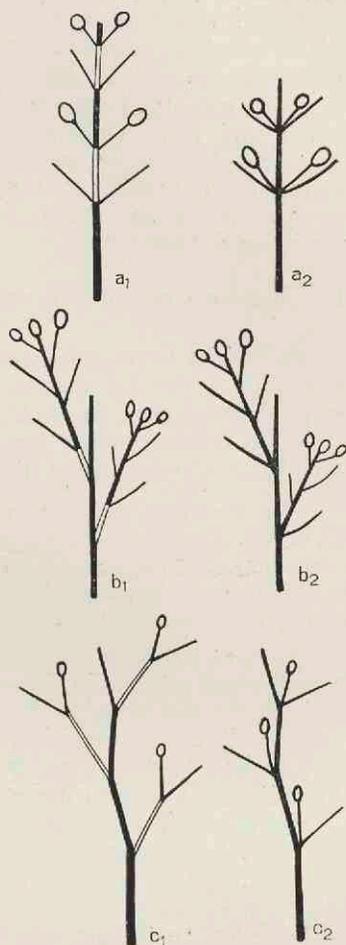


Abb. 21.

Entstehung einer achselständigen (= „axillären“) Verkettung.

a₁ und a₂ durch Zusammenrücken übereinanderstehender Quirle;

b₁ und b₂ durch Verkürzung des basalen blattlosen Stückes eines beblätterten Seitenzweigs;

c₁ und c₂ dgl. für eine dichotome Verzweigung.

Bei den Ausgangsstadien a₁, b₁ und c₁ ist jeweils das wegfallende Stück hell gezeichnet. (Original.)

Hauptachse, bei Möglichkeit b) sind beide Möglichkeiten ver-

Möglichkeit a), d. h. Zusammenrücken zweier übereinanderstehender Seitenorgane dürfte namentlich bei quirlständigen Seitenorganen mit supponierten Quirlen zur Achselverkettung geführt haben (vgl. *Sphenophyllostachys* Abb. 96).

Möglichkeit b) dagegen ist wohl bei spiraliger Stellung der Weg solcher Achselverkettung gewesen. Er führte vermutlich z. B. zur Blattachselstellung mancher Farn- und der Phanerogamensprosse (vgl. Scott 1912).

Möglichkeit c) zeigt schließlich, daß sich für die Urformen der Kormophyten mit ihrer Gabelverzweigung die Möglichkeiten a) und b) nicht allzusehr unterscheiden, ja sogar zusammenfallen, da wir hier nicht zwischen Haupt- und Nebenachsen unterscheiden. Nach der „Reduktionstheorie“ sind auf diese Weise so altertümliche Achselstellungen wie die der Lycoposiden-sporangien entstanden.

b) Äußere Organdifferenzierung: Sproßachse, Blatt, Sporangium, Wurzel usw.

Die reiche Organdifferenzierung, die wir an heutigen Kormophyten gewohnt sind, fehlte den ältesten Kormophyten. Auch sie ist ein klares Beispiel der phylogenetischen Entwicklung.

Einen Ausgangspunkt für unsere Betrachtung liefern wieder die ältesten Landpflanzen, insbesondere die Familie der Rhyniaceen (Abb. 36).

Über die Frage, ob die Rhyniaceen selbst die Ahnen der Kormophyten sind, vgl. S. 108. Für unsere Zwecke genügt es vorläufig, daß nach allmählich allgemein angenommener Überzeugung gerade die fehlende Organdifferenzierung nach Art des Rhyniaceentypus den phylogenetischen Ausgangspunkt für die Morphologie der Kormophyten darstellt.

Was uns bei einer solchen *Rhynia* auf den ersten Blick auffällt, ist die Tatsache, daß die ganze Pflanze aus lauter gleichartigen, ungefähr binsenähnlichen Trieben besteht. Die letzten Auszweigungen dieser Triebe sind entweder fertil, d. h. Sporangien, oder steril, also wohl Assimilatoren.

Auf diese letzten Auszweigungen der Triebe vom *Rhynia*-Typ lassen sich nun weitaus die meisten Organe der Kormophyten zurückführen:

also an sterilen Organen die Sprosse, d. h.

1. Sproßhauptachsen
2. Seitenachsen (Seitenzweige)
3. Blätter;

ferner fertile Organe, wie

4. Sporangien, rein fertile Sporophylle usw. und schließlich gemischte Organe, wie

5. gemischte Sporophylle, Blüten, Blütenblätter usw. Wahrscheinlich sind auch

6. Wurzeln solche abgeleitete Triebe.

Schon bei *Rhynia* stehen die Sporangien und die sterilen Auszweigungen homolog. Wir werden auch bei anderen Kormophyten auf die morphologische Gleichwertigkeit dieser fertilen und sterilen Grundorgane zurückkommen (vgl. z. B. Abb. 134 und 145).

Es ist darum höchst erstaunlich und für eine vergleichende Darstellung sehr störend, daß dies eigentliche Elementarorgan der Kormophyten, das einfache Triebglied, bisher m. W. noch keine gemeinsame Bezeichnung für seine verschiedenen fertilen und sterilen Erscheinungsformen gefunden hat. Eine solche, alle Erscheinungsformen umfassende, gemeinsame Bezeichnung ist aber ebenso notwendig wie die Bezeichnungen „Sporangium“, „Stele“ usw. bei einer vergleichenden Betrachtung der Kormophytenorganisation.

An der üblichen Bezeichnung „Sporangium“ für die fertilen Triebenden wollen wir nicht rütteln. Aber namentlich bei den primitiveren Formen kommen wir in Verlegenheit, wie wir die sterilen „Triebe“ benennen sollen. Wir müssen also nach einer rationellen Nomenklatur suchen, die für alle Kormophyten, mindestens für alle Gefäßpflanzen, brauchbar ist. Ich schlage dafür folgendes vor (Abb. 22):

Telome sind die letzten Auszeichnungen der Triebe bzw. Sprosse, soweit sie (auch nach ihrem Leitbündelverlauf) einachsiger sind. Sie sind die morphologischen Einheiten des Kormophyten sprosses. Jedes Telom endet (begrifflich) an der Vereinigungsstelle mit einem anderen Telom. Die Vereinigung von Telomen nenne ich **Telomstände** („Syn-telome“).

Fertile Telome nenne ich wie üblich **Sporangien**. Für fertile Telomstände, die teilweise als „Sporophylle“ und teilweise als „Blüten“ differenziert sein können, ergibt sich dann ohne weiteres die neutrale Bezeichnung „Sporangienstände“ („Synsporangien“). Für schwächer verzweigte Sporangienstände empfiehlt sich manchmal die Bezeichnung „Sporangiengruppen“, ohne daß damit irgendein prinzipieller Unterschied festgelegt sein soll. „Synangien“ fügt sich als hergebrachte Bezeichnung für eng verwachsene Sporangienstände bzw. Sporangiengruppen ohne weiteres in unser Begriffs- und Nomenklatursystem ein.

Sterile Telome nenne ich „**Phylloide**“¹⁾. Vereinigte Phylloide, aus denen sich sterile Blätter und Sproßachsen herausdifferenzieren haben, sind die **Phylloidstände** („Symphylloide“).

Natürlich gibt es auch „gemischte“ Telomstände, welche sowohl Sporangien wie Phylloide enthalten. Gerade hier zeigt sich durch die gleichartige Stellung von Sporangien und Phylloiden (vgl. z. B. Abb. 134 und 145) die ursprüngliche Homologie dieser beiden Telomgruppen besonders deutlich. Die Farnsporophylle (z. B. Abb. 134) und die Blüten der

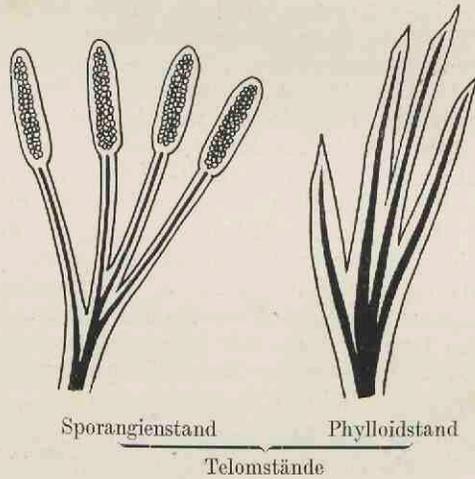
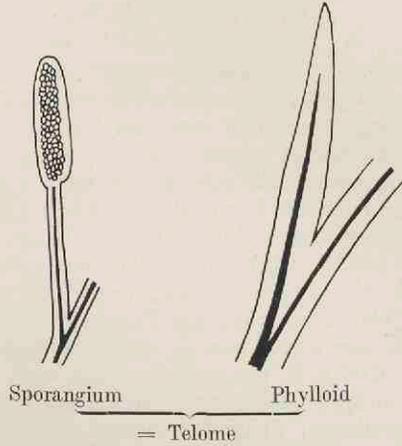


Abb. 22. Telome und Telomstände.
Links fertil, rechts vegetativ. (Original.)

1) Lignier (1910) gebraucht diese Bezeichnung in einem etwas engeren Sinne. Seine Anm. (l. c. S. 43 ff.) läßt aber auch die erweiterte Fassung zu.

Angiospermen sind in ihrer überwiegenden Mehrheit solche „gemischten“ Telomstände. Es kann auch der Sporangienstiel allein Phylloidcharakter annehmen.

Um die Hauptschwierigkeiten dieses gemeinsamen Begriffs- und Nomenklatorsystems vorweg zu erwähnen, sei betont: Es gibt außer diesen Telomen, die schon bei den Urkormophyten selbständige Organe waren, noch eine 2., meist schwächer entwickelte Organgruppe: die „Emergenzen“ der alten Morphologen. Z. B. die Haare, Schuppen, Stacheln (Abb. 246, S. 378) usw. vieler Kormophyten gehören hierher. Es sind das Wucherungen der Epidermis und der obersten Zellen, Gebilde, die sich offenbar meist phylogenetisch ziemlich spät entwickelt haben. Die Abgrenzung der Emergenzen von den Telomen ist nicht leicht, vielleicht sogar prinzipiell unmöglich. Das schadet aber deshalb wenig, weil wir mindestens in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle deutlich sagen können, was ein Telom und was eine Emergenz ist.

Ferner ist namentlich bei den kompliziertesten Formen, z. B. beim Angiospermenlaubblatt mit seinem reich verzweigten Adernetz, das einzelne Telom kaum oder überhaupt nicht mehr zu unterscheiden. Es sind hier sekundäre Umbildungsprozesse dazu gekommen, die (z. B. durch phylogenetische Neubildung von Leitbündeln) die überkommene Grundstruktur umgewandelt haben. Aber auch hier ist es deutlich, daß diese komplizierteren Bildungen phylogenetisch auf klar durchschaubare Telomstände zurückgehen. Ich möchte jedoch selbst gleich hier davor warnen, das Begriffssystem der Telome allzu starr anzuwenden. Man darf z. B. nie vergessen, daß auch das Einzeltelom sehr wohl einem ganzen Telomstand gleichwertig sein kann, indem an diesem weitere Verzweigungen unterblieben. Jeder Telomstand ist ja in der Ontogenie, bevor die Verzweigung einsetzt, ein Telom! Solche Beispiele kennzeichnen die Verwendungsgrenze, die dieses Begriffssystem wie jedes andere auch hat.

Ich habe lange gezögert, bis ich mich entschloß, bei dieser vergleichenden Betrachtungsweise eine „Telom“-Nomenklatur vorzuschlagen. Die morphologische Literatur ist ja überreich an Bezeichnungen. Ich habe mich jedoch deshalb dazu entschlossen, weil der Begriff „Telom“ bereits besteht, ja sich in letzter Zeit immer klarer herausgearbeitet hat und nur eine geeignete Bezeichnung bisher noch fehlte. Wenn man die morphologisch-phylogenetische Literatur, namentlich für die primitiven Pteridophyten, überschaut, so hört man überall die Schwierigkeiten wegen des Fehlens einer kurzen und neutralen Bezeichnung heraus, sei es, daß die Autoren sich mit Umschreibungen behelfen (Kidston und Lang 1921, S. 850 umschreiben z. B. unseren Telombegriff mit „some branches of the thalloid plant body“), sei es, daß man die Gebilde in das Begriffsschema der höheren Pflanzen einpreßte, was natürlich, wie wir oben (S. 21 ff.) für die *Ginkgo*-Blüte sahen, immer bedenklich ist.

Die offensichtliche Homologie, d. h. morphologische Gleichwertigkeit der Telome bei den Rhyniaceen und überhaupt bei den ältesten Kormophyten drückt sich schon in ihrer gleichwertigen Stellung an der ganzen Pflanze aus (Abb. 36). Wenn wir unsere heutigen entwicklungsphysiologischen Erfahrungen auf diese alten Pflanzen übertragen, so dürfen wir annehmen, daß bei den Rhyniaceen bestimmte äußere und innere Faktoren wie Licht, Feuchtigkeit, Temperatur, Ernährungszustand usw. in ihrem Wechselspiel darüber bestimmt haben, ob aus irgendeiner Telom-Anlage ontogenetisch ein Phylloid oder ein Sporangium wurde.

Phylogenetisch differenzierten sich aus den gleichartigen Telomen der Urkormophyten folgende Organe:

1. **Spießachsen.** Sie bilden sich aus den mehr basalen Teilen der Telomstände heraus, meist Hand in Hand mit dem Zurückgehen der gabeligen Ver-

zweigung (analog Abb. 20). Bei der „Übergipfelung“ werden, wie erwähnt, die im Wuchs geförderten Gabeläste zur Hauptachse, an der die nichtgeförderten Gabeläste als Seitenachsen sitzen. Die Hauptachse (wenn sie Blätter trägt = „Sproßachse“) bewahrt dabei ihren radiären Aufbau (im Gegensatz zu den Blättern). Das äußert sich einmal in der äußeren Morphologie, d. h. die Seitenorgane (Seitenzweige, Blätter usw.) sitzen ringsherum und zwar entweder beim primitiveren Bautyp in Spiralen, wie sich das aus dem ursprünglichen Gabelwuchs ergibt, oder bei abgeleiteteren Formen (die übrigens schon recht früh auftreten können) in Quirlen. Ferner behält auch die innere Anatomie der Sproßachsen durchweg den radiären Grundcharakter bei, wenn sie auch reicher differenziert wird als bei den Ausgangsformen (Stele, S. 74)¹⁾.

2. Laubblätter. Sie stellen die letzten Auszweigungen eines Phylloides dar. Aus ihnen hat sich das Blatt bei den Kormophyten auf zwei verschiedenen Wegen gebildet:

Entweder hat sich jedes einzelne Phylloid direkt durch mehr oder weniger flächenförmige Verbreiterung zum ein-nervigen Nadelblatt umgebildet, so wie wir es heute bei den Bärlappen (*Lycopodium*), Schachtelhalmen (*Equisetum*) oder Koniferen finden (= „mikrophyller“ Typ) (vgl. Abb. 23 a—e)²⁾. Meist tragen hier die Sprosse eine große Anzahl solcher Nadelblätter. Oft, z. B. bei Lycopsiden und Articulaten stand jedoch an Stelle eines einfachen Phylloids zunächst ein Phylloidstand (Abb. 23 a). Dies ist ein Zeichen dafür, daß auch ein Nadelblatt („Lycoblatt“) in seiner ursprünglichen Morphologie gleichwertig ist einem reicher verzweigten, zum Sproß werdenden Phylloidsystem.

Oder eine Anzahl von Phylloiden eines Phylloidstandes hat sich zu einem großflächigen Laubblatt vereinigt (= „makrophyller“ Typ) (vgl. Abb. 23 f—i).

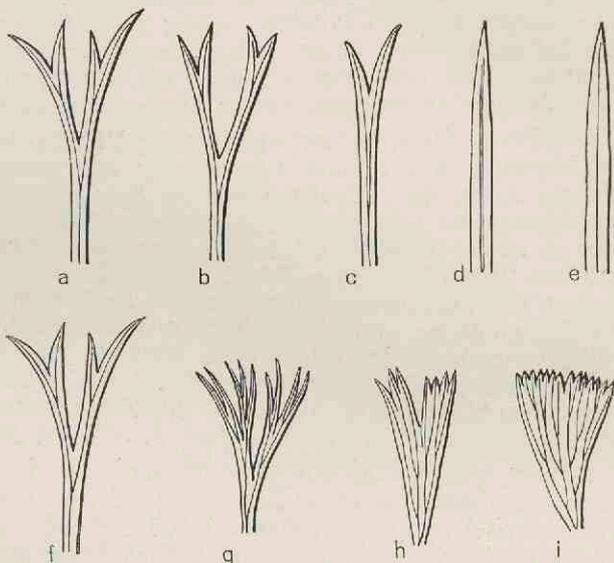


Abb. 23. Blattumbildung.

Obere Reihe (a—e): Mikrophyllie Umbildung = Bildung eines Nadelblattes aus einem Gabelblatt.

Untere Reihe (f—i): Makrophyllie Umbildung = Bildung eines Flächenblattes aus einem Gabelblatt.

Original. (Für f—i unter Benutzung von *Sphenophyllum*-Blättern nach Jongmans, 1911.)

1) Ein Eingehen auf offensichtlich abgeleitete Spezialfälle, wie die Kriechsprosse mancher Kormophyten, „Phyllokladien“ usw., würde hier bei unserem allgemeinen Überblick zu weit führen. Diese sekundären Änderungen bedeuten auch keine prinzipiellen Schwierigkeiten.

2) Tansley (1908) hat wohl zuerst diese m. E. wohlbegründete Auffassung ausführlicher dargestellt. Auch Goebel (1918, S. 914) betont die Gleichwertigkeit mikrophyller und makrophyller Blätter. Über andere Auffassungen vgl. Wettstein 1924

Bei der phylogenetischen Entstehung eines derartigen makrophyllen Laubblattes können wir eine Reihe elementarer Umbildungsprozesse beobachten:

a) Die Verlagerung aller Verzweigungsebenen in eine einzige Ebene. Sie ist natürlich die Voraussetzung für die Entstehung eines großflächigen „typischen“ Blattes. Ähnlich wie bei den Rhyniaceen lagen auch bei den ältesten bekannten Farnen, bei den *Coenopteridales* (vgl. S. 188 und Abb. 118), die Phylloide eines „Blattes“ noch keineswegs in einer einzigen Ebene. Wir können jedoch gerade innerhalb der Ordnung der *Coenopteridales* verfolgen, wie allmählich alle Verzweigungsebenen der Phylloide in eine einzige einrückten. (Vgl. auch die abweichende Gestalt des Ophioglossaceenblattes S. 202.)

b) Das Flächig- und Dorsiventralwerden der Phylloide. Soweit wir beurteilen können, waren die Phylloide der Kormophyten nahezu drehrund und radiär gebaut wie bei *Rhynia*. Auch die *Coenopteridales* hatten noch mehr oder weniger radiäre Phylloide. Später hat sich die radiäre Struktur im Bau der Leitbündel (vgl. unten Stele, „mesarche“ Leitbündel usw. S. 76) des Blattstiels noch sehr lange erhalten. Wir werden so das Flächig- und Dorsiventralwerden an mehreren Stellen besprechen (vgl. z. B. S. 196 ff.).

c) Die seitliche Verwachsung der Phylloide¹⁾. Sie beruht zunächst im wesentlichen auf einer Verwachsung des parenchymatischen Gewebes. Manche Arten der Articulaten-Gattung *Sphenophyllum* (Abb. 23f—i S. 67) illustrieren noch sehr schön eine solche seitliche Verwachsung. Wir finden hier an einem Individuum alle Übergänge von einem noch fast völlig aufgeteilten Blatt bis zu einem Blatt, das nur durch die Aderung und die Ränderkerben die Zusammensetzung verrät. Auch beim heutigen *Ginkgo* sind die Jugendblätter und die Blätter an Wasserschößlingen noch keineswegs völlig verwachsene Phylloide; beim Blatt der Kurztriebe bilden sie jedoch eine geschlossene Blattfläche (vgl. S. 281 und Abb. 99). Schließlich sei auf die rückläufige Entwicklung, d. h. auf die Zerschlitzung bei den „laciniaten“ Mutationen schon hier verwiesen (vgl. S. 395 und Abb. 244).

Wenn auch die Leitbündelsysteme der Phylloide miteinander verwachsen, kann es entweder zu einer Art von Mittelrippe kommen wie bei manchen *Taeniopteris*-Arten (vgl. S. 200 und Abb. 132g) und Angiospermenblättern oder zu den an jüngeren Blättern sehr häufigen Anastomosen.

Streng genommen kann man hier übrigens meist nicht von einer eigentlichen ontogenetischen Verwachsung sprechen, sondern es unterbleibt die Ausbildung einer ursprünglich trennenden Gewebspartie oder die einzelnen Gewebspartien wachsen ungleich rasch (vgl. darüber z. B. Goebel 1922, S. 20).

d) Die S. 60 ff. schon besprochene Übergipfelung einzelner Gabeläste über die anderen.

e) Der Verlust des prinzipiell unbeschränkten Längenwachstums. Dieses blieb ja beim Sproß als Unterscheidungsmerkmal gegenüber dem Blatt erhalten. Der Verlust des prinzipiell unbeschränkten Längenwachstums bedeutet, daß alle Telome eines Blattes relativ rasch ihre Fähigkeit zu weiterer Verzweigung verlieren.

3. Sporangien und Sporangienstände. Ihre ursprüngliche Einzelgestaltung, als gestielte keulenförmige Sporenbehälter, als fertile „Telome“, wird bei den Kormophyten im großen und ganzen beibehalten.

Die phylogenetische Weiterentwicklung erstreckt sich: einmal auf die Stellung, d. h. auf den Zusammenhang mit „Blättern“, auf die „Sporophyll“-bildung. Wir können hier vier verschiedene Hauptstadien unterscheiden:

1) Vgl. hierzu auch Potonié 1912, S. 25 über *Platanus*.

a) Das Urstadium wie z. B. bei *Rhynia* und manchen anderen altertümlichen Kormophyten (*Coenopteridales* usw.). Die ganze Pflanze ist hier gewissermaßen das „Sporophyll“. Die Sporangien sind terminale Auszweigungen, die in Verlängerung des Sporangienstieles geradlinig, „atrop“ in die Luft ragen. Ein solcher altertümlicher Sporangienstand ist meist radiär. — Die phylogenetische Abwandlung besteht nun in einer Bergung der Sporangien bei späteren Formen auf folgenden Wegen:

b) Die Sporangien rücken in die Blattachsen (Abb. 85). Sporophylle mit blattachselständigen Sporangien eignen den Lycopsideen und im weiblichen Geschlecht den meisten Koniferen. Die Sporangien stehen allerdings sehr oft keineswegs genau in der Blattachsel. Z. B. bei altertümlichen Lycopsideen (vgl. *Cantheliophoriden* S. 151) finden wir einen „Sporangiophor“, d. h. einen gemeinsamen Stiel der oberwärts in das Sporangium und unterwärts in das schuppenförmige Blatt ausläuft. Auch für rezente Lycopodien wird ähnliches angegeben (Lang 1908). Diese Sporangienstellung entspricht also noch der in Abb. 21 c₁ gezeichneten Ausgangsform.

c) die Sporangien werden über eine blattrandständige („marginale“) Anordnung auf die Blattfläche, meist die Blattunterseite, verlagert. Die Sporophylle der Farne sind ein klassisches Beispiel hierfür. (Vgl. Abb. 153). Gelegentlich (z. B. von Köhler 1920) ist auch eine rückläufige Verlagerung, von der Blattunterseite nach dem Blattrand, angenommen worden. Zwingende Gründe für diese Annahme sind mir nicht bekannt. Auch andersartige Umwachsungen der Sporangien durch die Sporophylle, z. B. im Fruchtknoten der Angiospermen, sind hierher gehörige abgeleitete Formen.

Diese Sporophyllform entspricht den makrophyllen Laubblättern. Die Stiele der Sporangien haben oft völlig Phylloidgestalt, so daß die Sporangien dann dem Rande eines Laubblattes anzusetzen scheinen (vgl. z. B. Abb. 145).

Die Bezeichnungen „terminale“ und „marginale“ Stellung der Sporangien verdienen wegen der zahlreichen Mißverständnisse eine Erläuterung. Von einer terminalen Stellung reden wir in bezug auf den Stiel des Sporangiums, von einer marginalen Stellung in bezug auf den ganzen Sporangienstand (Sporophyll). Terminale und marginale Stellung schließen sich daher nicht aus. Man vergleiche z. B. *Hostimella pinnata* (Abb. 43), bei der jedes einzelne Sporangium terminal auf seinem Stiel, aber marginal am entstehenden Sporophyll steht.

d) Die Sporangien klappen ein wie eine Mohnknospe gegen den tragenden Stengel oder wie ein Taschenmesser gegen das Heft. Klappen solche Sporangien einzeln ein, so nennt man sie „anotrop“. Entspringen jedoch mehrere Sporangien einem gemeinsamen Stiel, gegen den sie sich von allen Seiten her einschlagen, so spricht man von einem „peltaten“ Sporophyll. Bei diesem peltaten Sporophyll, welches z. B. bei *Equisetum* (Abb. 110) und im männlichen

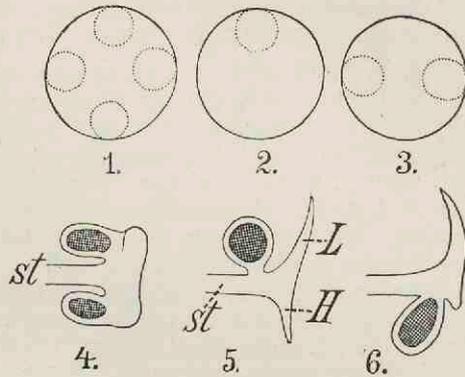


Abb. 24.

Sporophyllabwandlungen. (Nach Goebel.)

- 1 und 4 „peltates“ Sporophyll als Ausgangsform;
2 und 5 Sporangium auf der Oberseite;
3 und 6 Sporangien flankenständig (3) bzw. auf der Unterseite (6).

st = Stiel; L und H aufwärts und abwärts weisender Lappen des Sporophylls.

(Aus Goebel, 1915/18, Fig. 1073.)

Geschlecht bei *Taxus* (Abb. 217) vorkommt, verbreitert sich die Umbiegungsstelle meist zu einem bergenden Schild, an dessen Unterseite die Sporangien hängen (Abb. 241 u. 4).

Übergangsbildungen zu andersartigen Sporangienstellungen mögen nach Art der Abb. 242 und 3 entstanden sein. Doch ist es m. E. nicht wahrscheinlich, daß in der Phylogenie bei jeder Verlagerung der Sporangien auf die Blattober- bzw. Blattunterseite das Stadium des peltaten Sporophylls durchlaufen wurde.

Anatomisch sind die altertümlichen Sporangien, entsprechend ihrer Herkunft als fertile Telome, regelmäßig „eusporangiat“ gebaut, d. h. die Sporangienwand ist, wie bei *Rhynia*, mehrschichtig. Häufig erstreckt sich, wie bei *Rhynia* in den Stiel noch ein Leitbündel. Abgeleitet sind dagegen die „leptosporangiaten“ Formen. Bei ihnen ist die Sporangienwand dünn geworden, die Leitbündel im Stiel sind meist verschwunden. Auf Einzelheiten, sowie auch auf die verschiedenartige Ausgestaltung des Inhaltes, kommen wir bei der Fortpflanzung zu sprechen (s. Tabelle S. 90 ff.).

4. **Wurzeln.** Ihre phylogenetische Ableitung ist am wenigsten klar. Wurzeln fehlen den ältesten Kormophyten, ebenso wie ja auch die Thallophyten, im besonderen die Tange, keine echten Wurzeln besitzen. Wurzeln sind auch bei manchen heutigen Kormophyten, z. B. den *Psilotales*, sowie bei den Moosen, nicht entwickelt. Ferner sind, wie z. B. Goebel (1918, S. 909) betont hat, bei altertümlichen Pteridophyten Wurzeln und Sprosse relativ ähnlich. Wir dürfen wohl annehmen, daß sich die Wurzeln phylogenetisch aus kriechenden Sprossen entwickelt haben, und zwar noch vor der Ausdifferenzierung von Blättern. Nach Bower (1909, S. 216 f.) käme vielleicht auch die Ableitung von einem Haustorialorgan in Frage oder von einem beblätterten Sproß, der sekundär seine Blätter verloren hat. Doch ist das alles sehr hypothetisch und wenig untersucht. Wir wollen uns daher bei Besprechung der Wurzeln weiterhin im allgemeinen recht kurz fassen.

c) Differenzierung des Holzkörpers und der Stele.

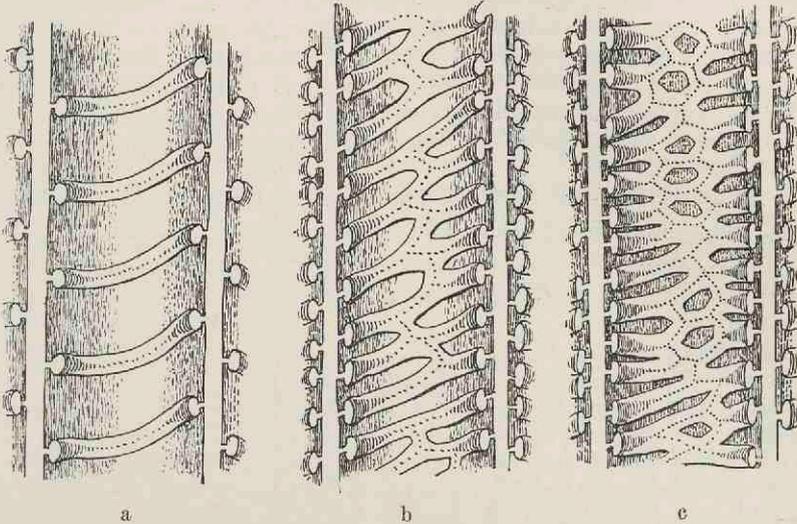
1. **Die Zellelemente, Tracheiden und Tracheen (Gefäße).** Den Moosen fehlen typisch entwickelte tracheidale Zellen. An ihrer Stelle zeigt aber das Stammzentrum des Stämmchens mancher Moose (Abb. 35) langgestreckte dickwandige Zellen, die den Tracheiden in vieler Hinsicht ähneln und ihnen offenbar homogenetisch sind. Wahrscheinlich stehen die Moose hier auf einer primitiven Stufe. Doch macht die Dürftigkeit der bisher bekannten Moosfossilien eine sichere Entscheidung nicht möglich.

Klarer liegen die Verhältnisse bei den Pteridophyten und Phanerogamen, d. h. den „Gefäßpflanzen“. Hier haben wir allgemein im Holzkörper echte Tracheiden bzw. Gefäße, d. h. tote verholzte Zellen, die der Wasserleitung dienen. Ihre Phylogenie zeigt folgende Hauptstufen (Abb. 25):

a) Ring- bzw. Spiraltracheiden. Schon bei den Psilophyten finden wir an den Tracheiden typische innere Wandverdickungen in Form von Spiralen und Ringen. Die Ring- bzw. Spiraltracheiden sind also das älteste bekannte Stadium in der Tracheiden-Phylogenie. (Abb. 25 a).

b) Treppen- und Netztracheiden. Bei den jüngeren Formen treten die Leisten durch häufige Anastomosen miteinander in Verbindung; wir erhalten ein Netzsystem von Leisten, in dem die verdünnten Wandstellen als „Tüpfel“ ausgespart erscheinen (Treppentracheiden, Abb. 25 b). Da die Spiral- bzw. Ringleisten der Wandung im allgemeinen mit einer schmalen Ansatzstelle ansitzen, trifft das gleiche auch für das Netzsystem der „Netztracheiden“ zu.

c) Hoftüpfeltracheiden¹⁾. Im Grunde der gleiche Bau liegt noch vor, wenn die Tüpfel als „Hoftüpfel“ von den verdickten Leisten bzw. Wandpartien überwölbt werden (Abb. 25 c). Die Anordnung der Hoftüpfel entspricht ihrer



Entstehung aus spiralg verlaufenden Zwischenräumen zwischen den Spiralleisten. Die Hoftüpfel liegen nämlich anfangs (d. h. namentlich bei den paläozoischen Gymnospermen) in größerer Zahl in Schrägreihen (Abb. 25 d). Bei den heutigen Gymnospermen ist diese Anordnung jedoch Hand in Hand mit der Reduktion der Tüpfelzahl meist undeutlich geworden (Abb. 25 e). Über Einzelheiten (auch über die „rimes of Sanio“) vgl. Jeffrey (1917) und Bailey (1919). Jeffrey und seine Schüler haben manche erheblich abweichende Meinungen ausgesprochen, die Jeffrey l. c. ausführlich darstellt.

d) Gefäße. Als eine weitere Entwicklungsreihe können wir die Verschmelzung mehrerer Zellen zu sogenannten Gefäßen betrachten, wie

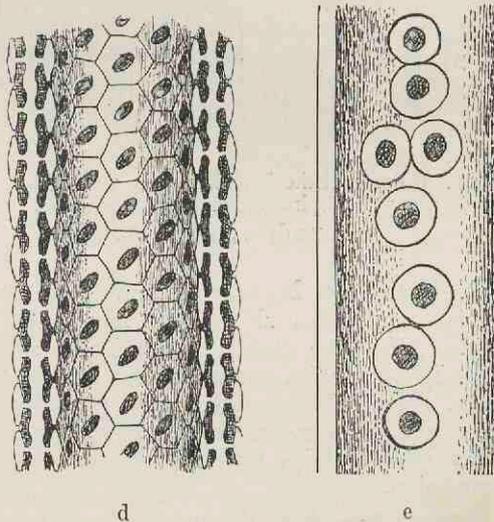


Abb. 25. Tracheidenentwicklung.
a—d) Abwandlung einer Spiraltracheide (a);
durch Anastomosen der Leisten in eine Tracheide
mit Hoftüpfeln vom araukaroiden Typus (b);
e) Tracheide mit abietinoider Hoftüpfelung.

Original (etwas schematisiert), unter Benutzung der ontogenetischen Wandlungsreihe im Längsschliffe von Cordaitenholz. — (Schliffsamml. Heidelb. Nr. 91.)

1) R. Kräusel (1924) beschreibt Holz mit Hoftüpfeln angeblich aus dem Präkambrium. Nach den Angaben des Verfassers scheint die Herkunft des Stückes nicht ganz sicher belegt.

sie¹⁾ für einige heutige Pteridophyten (z. B. *Pteridium aquilinum* Kuhn) und die zuletzt auftretenden Kormophytengruppen der *Gnetales* und Angiospermen charakteristisch sind. Es ist kaum anzuzweifeln, daß die Ausbildung weitungiger Gefäße als Anpassungserscheinung in enger Korrelation steht zum gesteigerten Verbrauch an Wasser und sonstigem Nährmaterial bei den Angiospermen. So haben auch bei den *Quercus*-(Eichen-)Arten die sommergrünen Formen weitere Gefäße als die immergrünen (vgl. Groom 1910, S. 257).

Interessanterweise entwickeln sich also in ein und derselben Tracheide die Hoffüpfel auch ontogenetisch aus Spiralleisten (Abb. 26).

2. Anordnung und Verteilung des Holzkörpers. (Stelärproblem).

Das Stelärproblem ist geradezu ein Musterbeispiel der phylogenetischen Problematik. Auch die Schwierigkeiten, die seinen Lösungen entgegenstanden und entgegenstehen, sind typisch. Einmal war die spezielle Form, in der die

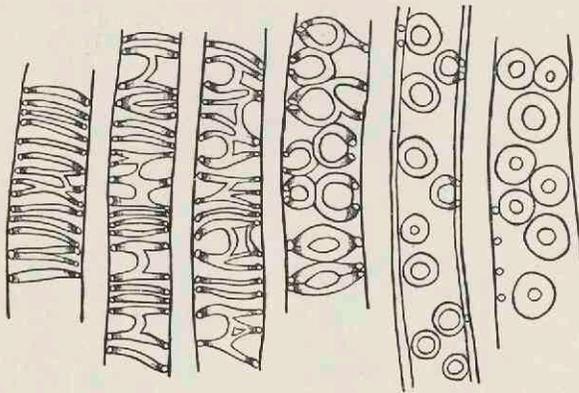


Abb. 26. Ontogenetische Umbildung der Tracheiden. Übergang der Spiralfverdickung in Hoffüpfel. (Alexandrov, 1927, Abb. 3.)

verschiedenen Steläran-sichten oft vorgetragen wurden, zunächst in Einzelheiten bedenklich. Beispielsweise dachte man sich zunächst, wie meist in phylogenetischen Dingen, die Zusammenhänge allzu einfach; man wollte alle Formen gewissermaßen „linear“ in eine Reihe bringen, während man heute klarer erkannt hat, daß mehrere von einem Punkt divergierende Stelärreihen vorliegen. Es ist im Grunde dasselbe, wie wenn man bei

der Phylogenie des Menschen ursprünglich die Ansicht aufstellte, der Mensch stamme „vom Affen ab“, wobei man unter „Affen“ an Vertreter der heute lebenden Affenarten dachte, während man sich jetzt klar ist, daß Mensch und heutige Menschenaffen nur zusammen auf eine gemeinsame Urform zurückgehen können. Solchen Einzelentgleisungen gegenüber wird man natürlich immer versuchen müssen, den wertvollen Kern der Ansichten abzusondern von den weniger integrierenden Zutaten, die der Ausdruck des zeitlich beschränkten Wissens sind.

Ferner ist — gleichfalls eine häufige Erscheinung — die uns interessierende Sachfrage verquickt mit einer ganzen Reihe von anderen sachlichen und nicht-sachlichen Fragen. Auch hier gilt es, die einzelnen Fragen scharf auseinanderzuhalten. Uns interessiert in diesem historisch-phylogenetischen Abschnitt lediglich das „phänotypische“ Bild, welches die Abwandlung der Xylemverteilung im Laufe der Phylogenie zeigt. Damit sind aber sehr oft andere, entwicklungsphysiologische Vorstellungen verquickt worden, z. B. das Problem, ob die einzelnen Gewebspartien immer und auch heute starr determiniert sind (sie sind offenbar nicht starr determiniert) usw. Weiter tritt die Stelärtheorie meist in einem Begriffs- und Nomenklaturgewand

1) Vgl. zu dieser Streitfrage Gwynne-Vaughan 1908, Halft (1910) und Meyer (1929). Wenigstens die Durchbrechung der Tüpfelmembran an den Tracheidenenden scheint heute hier gesichert.

auf, das nicht jedem zusagt; auch die Wahl des Begriffs- und Nomenklatursystems ist eine völlig gesonderte Frage. Und schließlich setzt die Stelartheorie geläufige anatomische Grundkenntnisse voraus, die leider auch nicht in dem Umfange verbreitet sind, wie das einer Erörterung des Problems dienlich ist.

All das führte dazu, daß beispielsweise 1917 ein Gegner der Stelartheorie (Meyer 1917) mit Befriedigung feststellen konnte, daß die „Stelartheorie“ aus den deutschen Lehrbüchern der Botanik „ausgemerzt“ sei, — im gleichen Jahre, in dem die eben entdeckten devonischen Rhyniaceen nach anderer Ansicht sozusagen den Schlußstein zum ganzen Gebäude lieferten. Damit wir nachher hemmungslos nur die Tatsachen zu berücksichtigen brauchen, sei zunächst die Begriffs- und Nomenklaturfrage kurz behandelt.

Der Botaniker ist im allgemeinen gewohnt, auszugehen vom Querschnittsbild der einzelnen „Leitbündel“ (oder „Gefäßbündel“). Bild und Ausdrucksweise des „Leitbündels“ sind uns vom elementaren Anatomieunterricht her vertraut. In den Kräutern, die wir untersuchen, liegen ja die einzelnen Leitbündel wohl abgegrenzt im „Parenchym“. Wie wir sehen werden, bildet aber die Gesamtheit dieser Leitbündel eines Achsenorgans eine phylogenetische Einheit¹⁾. Will man also die phylogenetischen Zusammenhänge anschaulich schildern, muß man zu einem Begriffssystem greifen, das sich aufbaut auf dieser Einheit, auf der Gesamtheit der Leitbündel. Daß man nur die Gesamtheit der Leitbündel einer Achse miteinander vergleichen kann, lehrt bereits der Vergleich von Sproß und Wurzel bei den Angiospermen, da ja hier unverkennbar die Gesamtheit der Leitbündel in der Sproßachse dem einzigen Leitbündel in der Wurzel entspricht. Ein Versuch, die phylogenetischen Zusammenhänge mit einer „Leitbündel-Nomenklatur“ (bzw. Begriffssystem) darzustellen, stößt daher von vornherein auf sehr große Schwierigkeiten. Er ist bezeichnenderweise m. W. auch nie unternommen worden. Nun kennt zwar die deutsche Wissenschaft ein Wort (bzw. einen Begriff) auch für die Gesamtheit der Leitbündel: das von De Bary und Sachs geprägte Wort (bzw. den Begriff) „Zentralzylinder“. Rein beschreibend deckt sich der Begriff „Zentralzylinder“ mit dem von van Tieghem (1886) geprägten Wort „Stele“. Stele wie Zentralzylinder sind die Gesamtheit der Leitbündel eines Organs samt dem dazwischenliegenden — meist parenchymatischen — Gewebe. Die genaue Abgrenzung der „Stele“ nach außen ist hier nicht zu erörtern (vgl. Schoute 1902, Meyer 1917a).

Vom begrifflichen Standpunkt aus wäre daher die Wahl zwischen Zentralzylinder und Stele als Bezugsinheit gleichgültig. Das Wort „Stele“ hat aber vor „Zentralzylinder“ den großen nomenklatorischen Vorzug, daß es sich als griechisches Wort leicht mit Vorsilben („Protostele“, „Eustele“ usw.) verbinden läßt. Trotz der vielen Bedenken (z. B. bei Meyer 1917 a zusammengestellt) hat sich darum die Stelarnomenklatur fast überall bei der Darstellung phylogenetischer Zusammenhänge sowie bei der Schilderung vorgeschichtlicher Pflanzen durchgesetzt. Deshalb werden wir hier gleichfalls von diesem Begriffs- und Nomenklatursystem der „Stele“ Gebrauch machen. Die größte Schwierigkeit bei diesem Entschluß bereitet nur die Fülle der Synonyma (vgl. die in diesem Punkte sehr berechtigte Kritik Meyers 1917 a) sowie die dortige Zusammenstellung der Nomenklatur). Ich habe mich bemüht, die gebräuchlichsten Bezeichnungen auszuwählen, keine neuen Synonyma zu schaffen und nur eine bestehende Bezeichnungslücke durch „Plektostele“ auszufüllen. Im einzelnen steht mein Bezeichnungssystem wohl der in weiten Kreisen bekannten Auswahl der Bezeichnungen von Lotsys „Stammesgeschichte der Pflanzen“ (1909) am nächsten.

Wir wollen uns aber vor allem auch darüber klar sein, daß Begriffe und Worte nur Hilfsmittel sind, um einen Sachverhalt darzustellen, und daß dieser Sachverhalt unabhängig davon bestehen bleibt, welches Begriffs- und Nomenklatur-

1) Das gilt auch meist für die Ontogenie. Vgl. Kostytschew (1920) sowie Eames und Mc Daniels S. 83 ff.

system wir wählen. Wir wollen uns ferner darüber klar sein, daß die Querschnittsbilder, die wir vorzugsweise geben, nur ein ungefähres Bild der räumlichen Anordnung sind, ähnlich wie ein Grundriß. In sehr vielen Fällen reicht der Grundriß zwar völlig aus. Wo es nötig ist, werden wir aber selbstverständlich auch Längsschnitte berücksichtigen.

Die wichtigsten Stelen-Typen sind folgende (Abb. 27):

Protostele (Jeffrey 1897) = Haplostele (Brebner 1902) (Abb. 27 unten). Um einen geschlossenen, im Querschnitt ungefähr kreisrunden, in der Organachse liegenden Tracheidenstrang lagert sich als Zylinder der Siebteil bzw. ein ihm entsprechendes noch wenig differenziertes Gewebe. Sehr oft wird die Protostele (ebenso wie die anderen Stelenformen) außen von einer besonders ausgebildeten Zelllage, von einer Endodermis, umgeben.

Eine solche Protostele herrscht zweifellos bei den ältesten Kormophyten viel stärker vor als heute. So finden wir eine typische Protostele bei den devonischen Rhyniaceen (Abb. 37). Mit mehr oder weniger großer Annäherung ist sie aber auch bei allen anderen Pteridophytengruppen der ältesten Zeit vertreten. Bemerkenswerterweise besitzen ferner auch viele Tange (vgl. oben S. 49) sowie manche Moose (Abb. 35, S. 102) im Prinzip einen ähnlichen geschlossenen Achsenstrang längsgestreckter Zellen. Durchweg handelt es sich dabei um mechanisch wirksame Elemente, denen allerdings nur bei den Gefäßpflanzen (Psilophyten, Pteridophyten s. str. und Phanerogamen) tracheidaler Charakter zukommt. Aber diese Übereinstimmung des Achsenbaues bei den ursprünglichsten Kormophyten und Tangen hat eine hohe phylogenetische Bedeutung. Denn die Tracheiden, die ja zweifellos auch mechanisch wirksame Zellelemente sind, illustrieren in ihrer zentralen Massierung zu einer Protostele das Prinzip der Zugfestigkeit; d. h. eine geschlossene Protostele ist ein Schutz gegen das Zerreißen. Wir dürfen daher die ursprüngliche Protostele als ein Zeichen ansehen für die Herkunft der Landvegetation von Tangen der Meeresbrandung, die besonders der Gefahr des Zerreißen ausgesetzt waren. Die Tracheiden sind wohl sicher aus sklerenchymatischen Festigungselementen tangartiger Pflanzen entstanden.

Ein Vertreter der devonischen Rhyniaceen, nämlich *Rhynia major*, zeigt aber schon eine bemerkenswerte Differenzierung der Tracheiden, die für die Ableitung anderer Stelen bedeutsam ist, nämlich die Differenzierung in „Proto-

Erklärung zu Abb. 27.

1. Protostele als Grundform.
2. (Linke Reihe) = Eustelenreihe.
(Hier kamen zwei verschiedene Paralleltypen zur Darstellung, jeweils in der linken Figurhälfte Stelen mit zentripetalem Holz und in der rechten Hälfte ohne zentripetales Holz.)
3. (Rechte Reihe) = Aktinostelenreihe.
4. (Mitte) = Polystelenreihe.
Protoxylem (soweit ausgeschieden) . jeweils ganz schwarz;
Metaxylem dunkle Netzstruktur;
Siebteil punktiert.

Beispiele:

- Protostele — z. B. Rhyniaceen (S. 105), ursprüngliche Lepidophyten (S. 135), ursprüngliche Farne (S. 187), sowie Jugendstadien heutiger Pteridophyten.
Siphonostele (ektophloisch) (sowie die darüber stehende Übergangsform zur Eustele) — z. B. Lepidophyten (S. 167 und Abb. 63 u. 70), Farne (S. 212 und Abb. 143).
Eustele — z. B. Dikotylen-Sproßachse (S. 338).
Nicht bezeichneter Übergangstyp zur Aktinostelenreihe (rechts unten) — *Coenopteridales*.
Aktinostele — z. B. *Asterocaulaceae*-Sproß und Wurzel der meisten heutigen Phanerogamen.
Plektostele — z. B. *Lycopodium*-Sproßachse (Abb. 89).
Siphonostele (amphiphloisch) sowie Polystele — z. B. viele rezente Farne, insbesondere Leptosporangiaten. — (Original.)

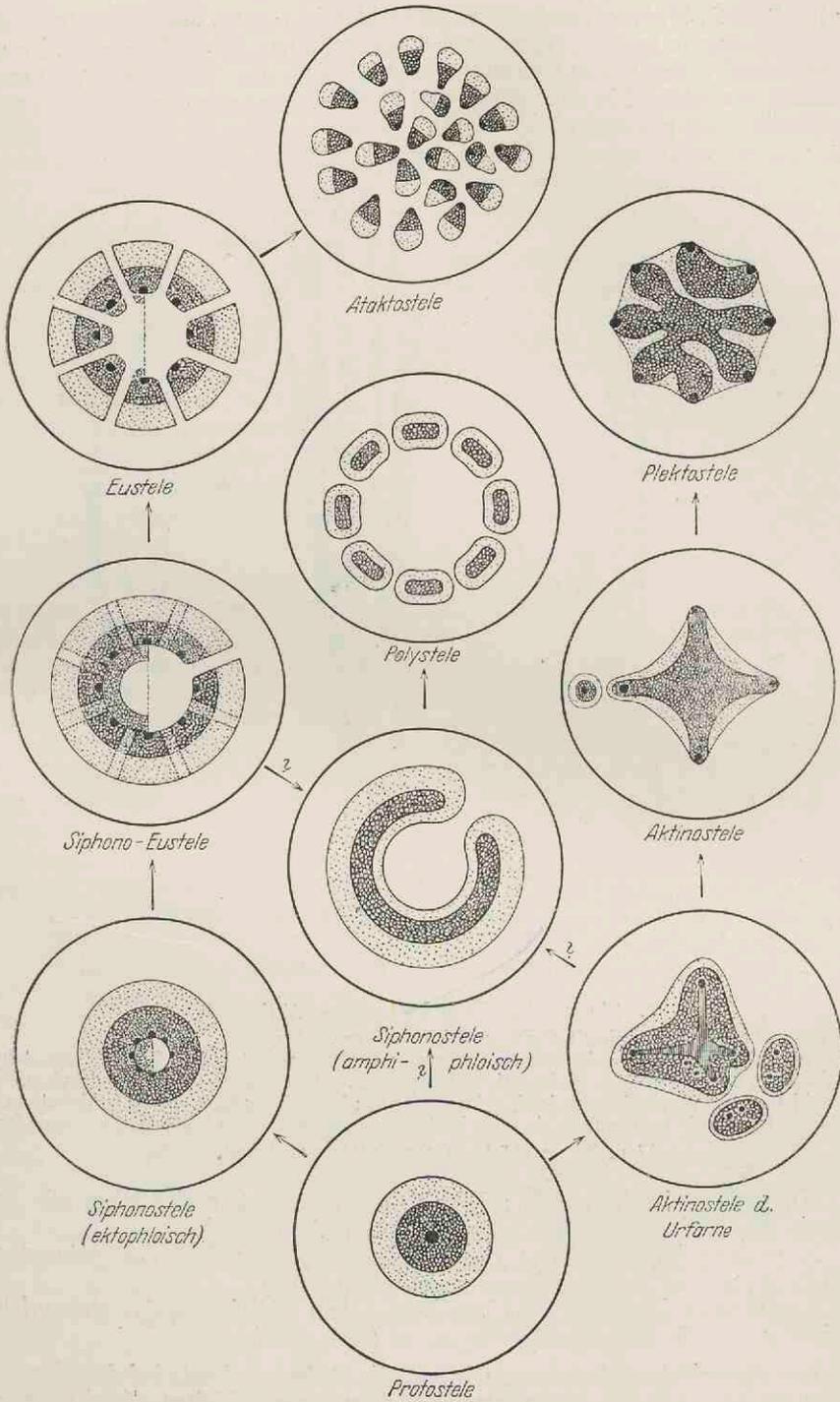


Abb. 27. Die wichtigsten Stelentypen.
 (Erklärung siehe nebenstehend auf S. 74.)

xylem“ und „Metaxylem“. Wir finden hier (z. B. Abb. 39) im Zentrum der Protostele englumigere, ontogenetisch zuerst gebildete Tracheiden, das „Protoxylem“, und außen herum weithumigere Tracheiden, das „Metaxylem“. Vorausgreifend seien gleich hier die 3 möglichen Lagebeziehungen zwischen Protoxylem und Metaxylem geschildert (Abb. 29).

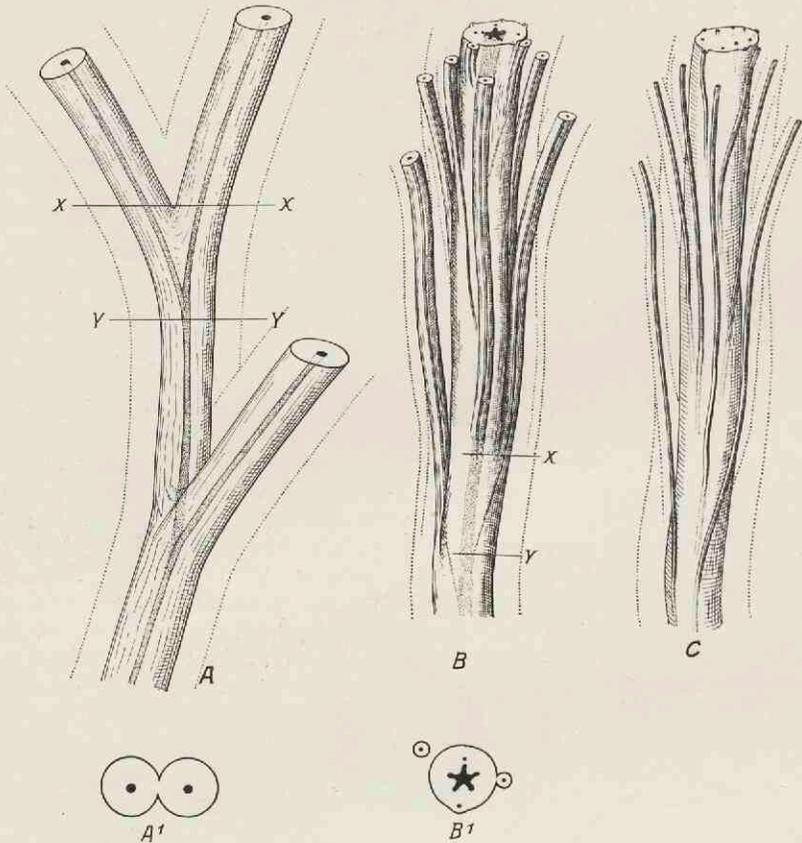


Abb. 28. Stelenverlauf beim Protostelen—Aktinostelen-Typ.

- A Protostele bei typischer Gabelung gleichwertiger Stelen.
 B Übergangsform bei spiraliger Verzweigung; Hauptachsenstelen und Nebenachsenstelen („Blattspurstränge“) noch gleichartig gebaut, d. h. mit Protoxylem und Metaxylem.
 C Aktinostele ebenfalls bei spiraliger Verzweigung; in der Hauptachsenstelen ist das stamm-eigene (zentrale) Protoxylem, in den Blattspursträngen das Metaxylem verschwunden.
 A¹ u. B¹ zugehörige Querschnitte. (Original.)

Mesarches Protoxylem: Das Protoxylem liegt in der Mitte wie bei *Rhynia major*, rings von Metaxylem umgeben (Abb. 29A).

Exarches Protoxylem: Das Protoxylem liegt außen, das Metaxylem schließt gegen das Stammzentrum zu an (Abb. 29B).

Endarches Protoxylem: Das Protoxylem liegt innen, das Metaxylem schließt gegen die Stammpерipherie zu an (Abb. 29C).

Von dieser Protostele können wir nun alle übrigen — heute bei den Kormophyten vorherrschenden — Stelentypen phylogenetisch ableiten. Zwei elementare, in der Regel miteinander verknüpfte Prozesse können wir bei dieser Wandlung allgemein bemerken:

1) die Verlagerung des Xylems peripherwärts,
 2) die Durchsetzung des Xylems mit Gewebe, welches organische Stoffe speichert und leitet, d. h. mit Siebteil oder Parenchym (Mark, Markstrahlen usw.). Namentlich Bower 1920/21, 1923, 1925 sowie Wardlaw 1925 und 1926 haben auf eine phylogenetische Korrelation bei dieser Wandlung aufmerksam gemacht, nämlich daß im allgemeinen diese Unterteilung des Xylems mit einer Dickenzunahme der betr. Organe parallel geht. Wir begnügen uns hier (wie überhaupt im historischen Teil), das phänotypische Faktum dieser Phylogenie festzustellen, ohne die Ursachen näher zu erörtern. Nur sei gleich betont, daß diese Umbildung der Stele Hand in Hand mit einer Größenzunahme der Organe zweifellos zweckmäßig ist. In der Sproßachse bedeutet die Verlagerung des Xylems peripherwärts eine mechanische Aussteifung, d. h. eine Erhöhung der Biegefestigkeit. In den Wurzeln wurde das Xylem den wasseraufnehmenden Teilen genähert. Die Durchsetzung des Xylems mit Gewebe, welches die Assimilate aufnehmen kann, ist ein ernährungsphysiologischer Vorteil.

In drei Hauptreihen hat sich diese Umgestaltung des Stelenbaus abgespielt.

I. Aktinostelenreihe (Abb. 27 rechts und Abb. 28).

Für die verschiedenen Stelenquerschnitte aus der Aktinostelenreihe ist charakteristisch, daß zwar im Zentrum die Tracheiden einigermaßen erhalten bleiben, daß aber vom Rande her sich der Siebteil „eindrängt“, bzw. daß der Holzteil strahlenförmig gegen den Siebteil „vordringt“. Dadurch nimmt der Holzteil Sternform an, bzw. er wird bei der Plektostele sehr stark zerklüftet.

Aktinostelen sind offenbar ein recht altertümlicher Stelentyp. Möglicherweise haben alle Kormophytenklassen einmal die Stufe einer (mindestens schwach entwickelten) Aktinostele durchlaufen, da sie sich immer dann ergibt, wenn sich gleichzeitig mehrere Blattspurstränge einer Protostele anschmiegen. So finden wir denn ausgeprägte Aktinostelen vorzugsweise bei Sprossen altertümlicher Formen mit einigermaßen mikrophyller Belaubung: in der Verwandtschaft (?) der Psilophyten, bei den devonischen Asteroxylaceen, bei den rezenten *Psilotales*, bei manchen Lycopsiden der Vergangenheit und Gegenwart, innerhalb der Articulaten bei den karbonischen *Sphenophyllales* und schließlich unter den Pteropsiden in den Stämmen und Blattstielen mancher fossiler oder rezenter Farne. Die Wurzeln der Kormophyten, die vielfach altertümliche Organisation bewahrt haben, besitzen gleichfalls durchweg eine Aktinostele. Gerade bei den Aktinostelen müssen wir uns aber zum Verständnis des Detailaufbaus auch ein räumliches Bild machen (Abb. 28).

Denken wir uns einen Baum mit zahlreichen steil aufragenden Seitenästen, etwa eine Pyramidenpappel (*Populus nigra* var. *italica*), um uns den Bau einer typisch entwickelten Aktinostele, bzw. ihres Holzkörpers, zu veranschaulichen. Der Pappelstamm in unserem Gleichnis entspricht dem Stelen-Holzteil, der in

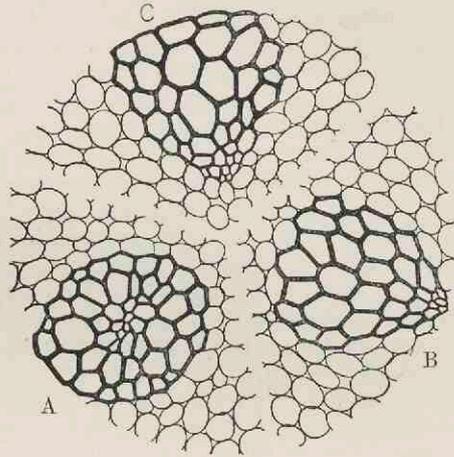


Abb. 29. Drei verschiedene Stengelsektoren mit verschiedener Anordnung des kleinzelligen Protoxylems in den Stelenteilen.

A) mesarch, B) exarch, C) endarch.

(Aus Jeffrey, 1922, Fig. 191.)

der Achse des beblätterten Sprosses zentral liegt; die Seitenäste entsprechen den Seitenstelen (Blattspuren), die zu den meist mikrophyllen Blättern schräg aufwärts ziehen bzw. Seitenwurzeln usw. entlassen. Allerdings verlaufen diese Seitenstelen meist als Rippen ziemlich lang auf der Oberfläche der Hauptstete hin und verstärken sie wie Strebepfeiler eines gotischen Doms, bevor sie mit dieser Hauptstete verschmelzen; diese verschmelzenden Seitenstelen bilden damit die Arme der im Querschnitt sternförmig gestalteten Aktinostete. Die mechanische Verstärkung der Stete wird also durch die Blattspurstränge erzielt.

Die Entstehungsgeschichte einer Aktinostete aus einer Protostete ist ein anatomischer Parallelvorgang zur „Übergipfelung“, d. h. zur Differenzierung von Hauptachse und Seitenorganen aus gleichwertigen gegabelten Trieben. Abb. 28 kennzeichnet wohl diese Umbildung ohne viel Worte.

Interessant ist es dabei, die Wandlung des Protoxylems zu verfolgen. Ausgangspunkt für diese Entstehung der Aktinostete waren offenbar Protostelen mit Protoxylem im Zentrum (vgl. *Rhynia major* Abb. 39). Bei *Asteroxylon*, aber auch bei manchen rezenten Lycopsiden (vgl. unten S. 156), sind die Blattspuren noch ganz genau wie dies Protostete gebaut; auch in den Armen der eigentlichen Aktinostete selbst liegt das Protoxylem zwar ziemlich peripher aber doch allseitig von Metaxylem eingehüllt. Ebenso hatte die Hauptachse ursprünglich wohl auch ihren eigenen zentralen Protoxylemstrang, mit dem die Protoxylemstränge der Blattspuren sich vereinigten. Abb. 28 B repräsentiert diese Ausgangsform mit den zweierlei Protoxylemgruppen im Zentrum und an der Peripherie. Sie ist heute an der Sproßbasis mancher Selaginellen (z. B. *S. spinosa* P. B. nach Gibson) noch zu finden. Im Laufe der Phylogenie aber trat folgende Umbildung ein: In den Seitenstelen verschwand das Metaxylem mehr und mehr, so daß nun das Protoxylem ganz peripher gelagert wurde; z. B. haben die Lycopsiden bis auf kleine Ausnahmen durchweg exarch gelagertes Protoxylem, während es bei *Asteroxylon* noch „mesarch“ liegt. Ferner wird im allgemeinen schon sehr früh das zentrale Protoxylem der Hauptachse morphologisch ersetzt durch Metaxylem. Physiologisch ist es jedenfalls ersetzt durch die Protoxylemstränge an der Stelenperipherie, welche zu den Blättern führen. Die Blätter eilen ja auch in der Ontogenie dem Wachstum der Hauptachse voraus und hüllen sie wie eine Knospe ein. Es ist darum kein Wunder, daß ihr Holzkörper (Blattspurstränge) als Protoxylem vor dem übrigen Xylemgewebe ausdifferenziert wird.

Auch der Siebteil wird verschieden ausgebildet. Bei *Asteroxylon* (S. 114) umzieht er noch wie bei der Protostete das Xylem als geschlossene Partie. Die Aktinostete der Wurzeln, d. h. das sogenannte „radiale“ Leitbündel, besitzt dagegen Siebteile nur noch in den Winkeln zwischen den Xylemstrahlen.

Die ältesten Farne, die *Coenopteridales*, zeigen eine höchst eigentümliche Ausgestaltung der Aktinostete, die wir bei ihnen besprechen. — Eine Fortbildung der Aktinostete mit reicher Unterteilung ist ferner die Plektostete (oder das diaplektische Leitbündel nach Meyer 1926 (Abb. 27 rechts oben). Sie findet sich bei rezenten Formen von *Lycopodium* und auch z. B. bei *Psilotales*, insbesondere der Gattung *Tmesipteris* (Abb. 54). Die steläre Unterteilung geht hier oft noch viel weiter als bei der Plektostete der Abb. 27 rechts oben.

II. Eustelenreihe (Abb. 27, linke Reihe).

Die typische Eustete stellt einen Kreis kollateraler Leitbündel dar, die um ein Mark herumliegen und durch Markstrahlen getrennt werden. Hier ist also das Auftreten von Mark im Zentrum der Protostete charakteristisch, sowie die Durchbrechung des dadurch zylinderförmig gewordenen Holzkörpers durch parenchymatische Gewebsplatten, die sogenannten Markstrahlen. Diese

liegen in der Regel als sogenannte „Blattlücken“ oberhalb des Abgangspunktes der Blattspurstränge. Auch bei Gabelung entstehen „Blattlücken“ (Abb. 65 B).

Der Entwicklungsgang von der Protostele zur Eustele, d. h. die Mark- und Markstrahlbildung („Medullation“) ist uns durch eine ganze Reihe von Zwischenstufen in den verschiedenen Kormophytenabteilungen überliefert. Stadien der beginnenden Markbildung sind einerseits kurze, isodiametrische Tracheiden und andererseits das „gemischte“, d. h. mit Tracheiden untermischte Mark bei paläozoischen Formen (Abb. 66).

Der nächste Schritt ist die Siphonostele; also Mark, aber keine oder wenig Markstrahlen. Auch hier sind die paläozoischen Formen in der Regel durch das „zentripetale Metaxylem“ noch primitiv (Abb. 27 linke Hälfte und Abb. 70). In diesen Siphonostelen liegen am äußeren Rande des Holzzylinders die Protoxylemgruppen der Blattspurstränge; das nach innen entwickelte Metaxylem ist ein Überrest des ursprünglich kompakten Protostelen-Holzkörpers. Auch, wenn dann der Holzzylinder durch Markstrahlen in einzelne Holzteile zerklüftet ist, wenn sich also eine echte Eustele gebildet hat, bleibt bei vielen paläozoischen Formen noch zentripetales Metaxylem an jedem einzelnen Holzteil vorhanden (Abb. 163 und Abb. 173 2). Für die heutigen Eustelen (Gymnospermen und Angiospermen) fehlt jedoch dies zentripetale Holz ganz, es ist physiologisch durch zentrifugales Metaxylem bzw. Sekundärholz ersetzt.

Die Eustelenreihe hat sich in allen 3 bis heute lebenden Kormophytenabteilungen ausgebildet. Zu typischen Eustelen sind jedoch namentlich die Pteropsiden mit makrophyller Belaubung gelangt. Die Lycopside mit ihrem meist mikrophyllen Laub (z. B. die Lepidodendren) haben in der Regel höchstens das Siphonostelenstadium erreicht; nur die verhältnismäßig großblättrigen Sigillarien aus dem Jungpaläozoikum besitzen Eustelen. Die *Equisetales* besitzen zwar im Querschnittsbild auch Eustelen; der Längsschnitt zeigt aber an den Knoten ein etwas komplizierteres, von der Pteropsiden-Eustele abweichendes Bild, wie namentlich Gwynne-Vaughan 1901 und Brown 1920 festgestellt haben (vgl. auch Lotsy Bd. II S. 557). — Die Ataktostele der Monokotylen ist offenbar von Eustelen abgeleitet.

Dem phylogenetischen Verständnis der Eustele bereiten zwei Detailfragen Schwierigkeiten: 1) die Beziehungen der einzelnen Holzteile zu den von ihnen abgehenden Blattspursträngen, 2) die Beziehungen des parenchymatischen Gewebes (Mark und Markstrahlen) zu den früher an ihrer Stelle ausgebildeten Holzteilen.

ad 1) Nur in wenigen Fällen (vgl. z. B. *Lyginodendron* Abb. 162) kann man noch relativ gut den eigentlichen Eustelenkreis als „stammeigene“ Bündel von den Blattspursträngen unterscheiden. Im allgemeinen, namentlich bei den jüngeren Formen, besteht hier eine so komplizierte Verflechtung, daß die Grenze zwischen „stammeigenen“ Bündeln und Blattspursträngen kaum festzulegen ist. Schon Hanstein hat (im „idealistischen“ Sinne) drum die Frage aufgeworfen, ob eine Eustele „eigentlich“ aus „stammeigenen“ Bündeln oder aus Blattspursträngen bestehe. Und diese Frage ist neuerdings sogar als „das Stelarproblem“ bezeichnet worden (vgl. Bertrand 1913, S. 211, und Meyer 1928).

In langen Internodien hat sich bei dieser phylogenetischen Herausbildung eines komplizierten Leitbündelsystems vor allem die Übergangsregion der stammeigenen Stele zu den Blattspursträngen beteiligt. Schon aus diesem Grunde lassen sich die einzelnen Stelenteile hier nicht leicht entweder als „stammeigen“ oder als Blattspurstrang bezeichnen. Ferner wird man auch mit phylogenetischen Neubildungen von Stelenteilen rechnen müssen, zumal diese ja bei Regenerationen, Wundheilungen usw. sicher beobachtet sind. In diesen Punkten stehen also noch Detailfragen offen. Um so schärfer darf man jedoch betonen, daß der Gesamtverlauf der Stelenumbildung bereits heute einwandfrei geklärt ist.

ad 2) Jeffrey hatte ursprünglich (z. B. 1902) von einer Einwanderung („sinking in“) der parenchymatischen Gewebe in den Holzteil, der dadurch zur Eustele zerklüftet wurde, gesprochen. Die Mehrzahl der Stelärforscher hat sich aber der Auffassung Gwynne-Vaughans angeschlossen, daß das Parenchym (evtl. auch Endodermis und Siebteil) innerhalb der Eustele durch Umwandlung von Holzteil entstanden sei. Man muß sich hier daran erinnern, daß, strenggenommen, die phylogenetische Wandlung eine Wandlung der Erbfaktoren ist, welche die Differenzierung der einzelnen Stelengewebe bestimmen. Die Streitfrage betrifft also auch hier wieder entwicklungsphysiologische Einzelheiten. Unter diesem Gesichtspunkt scheint es mir richtiger, von einer Umwandlung der Gewebe zu sprechen (vgl. z. B. Bower 1911 und Bertrand 1913, S. 211).

III. Die Polystelenreihe (Abb. 27, mittlere Reihe)

unterscheidet sich von der Eustelenreihe vor allem dadurch, daß ein Siebteil (meist auch eine Endodermis) nicht nur peripherwärts (d. h. „ektophloisch“), sondern auch zentralwärts (d. h. „amphiphloisch“) ausgebildet wird.

Es ist übrigens umstritten, ob die Eustelen- und die Polystelenreihe durchweg selbständig sind, ob nicht z. B. Polystelen sekundär aus Eustelen durch Neuerwerb des zentralen Siebteils hervorgegangen sind bzw. umgekehrt. (Vgl. auch S. 212).

Auch Kombinationen dieser verschiedenen Stelentypen gibt es. Bei Lycopsiden beispielsweise finden wir manchmal Siphonostelen, die an ihrer Peripherie (wie eine Aktinostele) einen Kranz von Protoxylemstrahlen tragen (Abb. 70). Überhaupt mögen sich diese Reihen parallel mehrmals ausgebildet haben. Das gilt auch für eine weitere Komplikation des Stelärbaus, für das

Sekundärholz,

das durch Kambiumtätigkeit dem Holzkörper außen zugefügt wird. Von Brongniart und seinen Schülern war zwar ursprünglich die Auffassung vertreten worden, das Sekundärholz sei allein für die Phanerogamen charakteristisch. Heute hat sich aber doch wohl allgemein die Solmssche und Williamsonsche Auffassung durchgesetzt, daß auch Vertreter der Lycopsiden und Articulaten in den Lepidophyten (S. 139 und Abb. 70) und in den Calamiten (S. 169 und Abb. 102) solches Sekundärholz ausgebildet haben.

Das Sekundärholz ist offenbar allgemein als eine sukzessive Ausgliederung von zentrifugalem Metaxylem aufzufassen. Abb. 70 zeigt besonders gut die 3 wichtigsten Bestandteile eines „vollständigen“ Holzkörpers: Protoxylem, Metaxylem und Sekundärholz.

Literatur.

Kormophyta. Allgemeiner Teil, a) Vegetative Organe.

- Alexandrov, W. G., Über die Entwicklung der Hoftüpfel usw. *Planta* 1927, Bd. 3, S. 628.
 Bailey, J. W., The Structure of the Wood in the Pineae. *Bot. Gaz.* 1909, Vol. 48, p. 48.
 — Structure, Development and Distribution of So-Called Rims or Bars of Sanio. *Bot. Gaz.* 1919, Vol. 67, p. 449.
 — Some Salient Lines of Specialization in Tracheary Pitting. *Ann. of Bot.* 1925, Vol. 39, p. 589.
 — and Sinnott, E. W., Investigations on the Phylogeny of the Angiosperms; No. 2, Anatomical Evidences usw., *Bot. Gaz.* 1914, Vol. 58, p. 36.
 Bancroft, N., On the Xylem Elements of the Pteridophyta. *Ann. of Bot.* 1911, Vol. 25, p. 745.
 de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane usw. Leipzig 1877.
 Bassler 1919 s. S. 159.
 Benson, M., The Grouping of Vascular Plants. *New Phytologist* 1924, Vol. 20, p. 82.
 Bertrand, P., L'étude anatomique des Fougères anciennes etc. *Progr. r. bot.*, 1913, Vol. 4, p. 182.
 — Contribution au système vasculaire des Fougères etc. *C. R. Ac. Paris* 1920, T. 170, p. 1282.
 — Valeur du métaxylème primaire centripète des végétaux anciens ou primitifs. *C. R. Ac. Paris* 1920, T. 170, p. 1001.

- Bouvrain, G., Sur l'accélération basifuge du développement vasculaire etc. Bull. soc. bot. France 1924, T. 61, p. 293.
- Bower, F. C., The Compar. Examin. of the Meristems of Ferns as a Phylogenetic Study. Ann. of Bot. 1890, Vol. 3, p. 305.
- The Ferns (Filicales) Vol. 1—3. Cambridge (Univ. Press) 1923, 1926, 1928.
- Medullation in the Pteridophyta. Ann. of Bot. 1911, Vol. 25, p. 555.
- Size, a Neglected Factor in Stelar Morphology, Proc. R. Soc. Edinb. 1920/21, Vol. 41, p. 1.
- The Relation of Size to the Elaboration of Form etc. Proc. R. Soc. Edinb. 1923, Vol. 43 p. 117.
- Size, a Factor in the Morphology of Tissues. Flora 1925, Vol. 118/19, p. 47.
- Brebner, G., On the Anatomy of *Danaea* etc. Ann. of Bot. 1902, Vol. 16, p. 517.
- Brown, F. B. G., Scalariform Pitting a Primitive Feature in Angiospermous Secund. Wood. Science 1918, Vol. 48, p. 16.
- Browne, J., The Phylogeny and Inter-Relationship of the Pteridophyta. New Phytologist 1908, Vol. 7, p. 93 ff.
- Browne, J. M. B., Phylogenetic Considerations on the Internodal Vascular Strands of Equisetum. New Phytologist 1920, Vol. 19, p. 11.
- Bugnon, P., Origine, évolution et valeur des concepts de protoxylème et de métaxylème. Bull. soc. linn. de Normandie 1925, Vol. 7, p. 123.
- Campbell, D. H., The Structure and Development of Mosses and Ferns, 3. Aufl., 1918.
- The Eusporangiate Ferns and the Stelar Theory. Am. Journ. of Bot. 1921, Vol. 8, p. 303.
- Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg., 1901, Bd. 59, S. 79.
- Chauveaud, G., Les princip. typ. de structure des plantes vasculaires etc. Actes III. Congr. intern. Bot. 1910, Brüssel 1912, Vol. 2.
- L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. Ann. Sc. nat. 9. sér. Bot. 1911, T. 2, p. 13.
- 1914 s. S. 348.
- La construction des plantes vasculaires relevée par leur ontogénie. Paris 1921.
- Le protoxylème centripète est toujours primaire etc. Bull. soc. bot. France 1923, T. 70, p. 426.
- Mc. Duffie, R. C., Vessels of the Gnetalean Type in Angiosperms. Bot. Gaz. 1921, Vol. 71, p. 438.
- Eames, A. J., u. Mc. Daniels, L. H., An Introduction to Plant Anatomy. New York 1925.
- Eckhold, W., Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Koniferen. Diss. Breslau, 1921.
- Gibson, R. J. H., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella*. Ann. of Bot. 1894, Vol. 8, p. 133, a. 1897, Vol. 11, p. 123.
- Gravis, A., Connexions anatomiques de la tige et de la racine. Arch. Inst. Bot. Univ. Liège 1927, Vol. 6, p. 1.
- Goebel, K. v., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh. 1922, Bd. 1, Heft 1.
- Gothan, W., Ueber die Wandlungen der Hoftüpfelung bei den Gymnospermen im Laufe der geologischen Epochen usw. Sitzber. Ges. Naturf. Freunde 1907, Nr. 2.
- Groom, P., Remarks on the Oecology of Coniferae. Ann. of Bot. 1910, Vol. 24, p. 241.
- Gwynne Vaughan, D. T., Solenostelic Ferns I. Ann. of Bot. 1901, Vol. 15.
- On the Real Nature of the Tracheae in the Ferns. Ebenda 1908, Vol. 22, p. 517.
- Some Remarks on the Anatomy of the Osmundaceae. Ann. of Bot. 1911, Vol. 25, p. 525.
- Halft, Die Schließhaut der Hoftüpfel im Xylem der Gefäßkryptogamen. Diss. Bonn, 1910.
- Hanstein, J., Die Scheitelzellgruppen im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. d. Niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 1868, Bd. 3.
- Hirmer, M., Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena 1922.
- Jeffrey, E. C., The Morphology of the Central Cylinder in Vascular Plants. Rep. of the British Ass. f. Adv. of Science, Toronto 1897, p. 869.
- The Anatomy and Development of the Stem in the Pteridophyta and Gymnosperms. Ann. of Bot. 1901, Vol. 15, p. 779.
- The Structure and Development of the Stem etc. Phil. Trans. R. Soc. London B. 1902, Vol. 195, p. 119.
- The Anatomy of Woody Plants. Univ. of Chicago Press 1917.
- Kidston, R., and Gwynne Vaughan, D. T., On the Fossil Osmundaceae IV. Trans. R. Soc. Edinb. 1911, Vol. 47, p. 455.
- Kidston und Lang, vgl. S. 126.
- Köhler, E., Farnstudien. Flora, 1920, N. F. Bd. 13, S. 311.
- Kostytschew, Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. Ber. d. D. Bot. Ges., 1922, Bd. 40, S. 297.
- Kuhlbrodt, Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates der Moose. Beitr. z. allg. Bot., 1923, Bd. 2, S. 363.
- Kräusel, R., Archaeoxylon Krasseri, ein Pflanzenrest aus dem böhm. Präcambrium. Lotos 1924, Bd. 72.
- Lang, W. H., Preliminary Statement on the Morphology of the Cone of *Lycopodium cernuum* etc. Proc. R. Soc. Edinb. 1908, Vol. 28, p. 356.

- Lignier, O., Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. Bull. de la Soc. Linn. Norm., 1910, T. 6, sér. III, p. 35.
- Mettenius, G., Über einige FarnGattungen IV. Frankfurt 1858.
- Über die Hymenophyllaceae. Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864, Bd. 7.
- Meyer, F. J., Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen usw. Progr. r. bot. 1917, Bd. 5.
- Die Stelärtheorie usw. Beih. Bot. Centralbl. 1917, Bd. 33, Abt. I, S. 129.
- Die diaplektischen Leitbündel der Lycopodien usw. Bot. Jahrb. 1926, Bd. 60, S. 317.
- Die Begriffe „stammeigene Bündel“ usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1928, Bd. 69, S. 237.
- Die Gefäßdurchbrechungen usw. Ebenda 1929, Bd. 71.
- Pax, F., Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart 1890.
- Penhallow, D. P., A Manual of the North American Gymnosperms. Boston 1907.
- Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
- Posthumus, O., On Some Principles of Stelar Morphology. Rec. trav. bot. néerl. 1924, Vol. 21, p. 111.
- Einige Eigentümlichkeiten der Blattform usw. Ebenda 1929, Vol. 25, p. 241.
- Rehfoous, L., Etudes sur les stomates. Thèse Genf 1917; auch Bull. soc. bot. Genève 1917, 2. sér. T. 9, p. 245.
- Phylogénie des stomates. C. R. Soc. phys., Genève 1923, Vol. 40, p. 68.
- Renault, B., Structure comparée de quelques tiges de la flore Carbonifère. Nouv. arch. Mus. Hist. Nat. 1879, T. 2, p. 213.
- Rudolph, K., Die Entwicklung der Stammbildung bei den fossilen Pflanzen. Lotos 1921, Bd. 69, S. 15.
- Sachs, J., Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., Leipzig 1874.
- Schoute, J. C., Die Stelärtheorie. Groningen 1902.
- The Foliar Origin of the Internal Stelar Structure of the Marattiaceae. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1922, p. 402.
- On Whorled Phyllotaxis. Rec. trav. bot. néerl. 1922, Vol. 19, p. 184.
- On the Foliar Origin of the Stelar Structure of the Marattiaceae. Rec. trav. bot. néerl. 1926, Vol. 23.
- Scott, H., On a Palaeozoic Fern, the *Zygopteris Grayi* of Williamson. Ann. of Bot. 1912, Vol. 26, p. 39.
- Ref. über Jeffrey, The Anatomy etc. Science 1918, Vol. 47, p. 94.
- Seybold, Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. Bibl. genetica 1927, Bd. 12, S. 9.
- Sifton, H. B., Some Characters of Xylem Tissue in Cycads. Bot. Gaz., 1920, Vol. 70, p. 425.
- Simon, S., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßbündelverbindungen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1908, Bd. 26, S. 364.
- Sinnott, E. W., Paracetroxylon usw. Rhodora, 1909, Vol. 2, p. 165.
- Tansley, A. G., The Evolution of the Filicinian Vascular System. New Phytol., 1908, Vol. 7.
- The Evolution of Plants. New Phytologist, 1920, Vol. 19, p. 1.
- Thompson, John M. L., New Stelar Facts etc. Trans. R. Soc. Edinb. 1921, Vol. 52, p. 715.
- Thompson, W. P., Independent Evolution of Vessels in Gnetales and Angiosperms. Bot. Gaz. 1918, Vol. 65, p. 83.
- Tieghem, Ph. van, Traité de Botanique, Paris 1891, 2. Aufl.
- et Douliot, H., Sur la polystélie. Ann. Sc. nat. Bot., Sér. 7, 1886, T. 3, p. 275.
- Uittien, H., Über den Zusammenhang zwischen Blattnervatur und Sproßverzweigung. Rec. trav. bot. néerl., 1929, Bd. 25, S. 390.
- Vaughan, s. Gwynne Vaughan.
- Wardlaw, C. W., Size in Relation to Internal Morphology, I and II. Transact. R. Soc. Edinb., 1925, Vol. 53, und 1926, Vol. 54.
- Weinreich, R., Bau und Entwicklung der Wurzeln bei den Osmundaceen in Hinsicht auf ihre systematische Stellung. Bot. Arch. 1925, Bd. 12, S. 5.
- Worsdell, W. C., The Evolution of the Vascular Tissue of Plants. Bot. Gaz. 1902, Vol. 34, p. 216.
- Ziegenspeck, H., Stelärtheorie und serologischer Stammbaum. Bot. Arch. 1925, Bd. 10, S. 4.

d) Fortpflanzung.

Für sämtliche Kormophyten ist der

Generationswechsel

charakteristisch.

Wir stellen, wie üblich, den Generationswechsel eines Farnes in den Mittelpunkt unserer Betrachtungen, und zwar wählen wir einen heute lebenden Farn, etwa einen Wurmfarne unserer Wälder (*Dryopteris filix mas*) als Aus-

gangspunkt. Wir erinnern uns daran, daß seine individuelle Lebensgeschichte, seine „Ontogenie“, in 2 selbständige Lebensabschnitte („Generationen“) zerfällt:

1. den „Sporophyten“ oder die eigentliche Farnpflanze, die sich ungeschlechtlich durch gleichartige Sporen („Isosporie“) vermehrt und
2. den „Gametophyten“ oder das Prothallium, ein kleines zartes „Blättchen“, das die Gameten (Eizellen in Archegonien, und Spermatozoen in Antheridien) erzeugt.

Beide Generationen gehen auseinander hervor und wechseln regelmäßig miteinander ab, indem die Sporen den Gametophyten entstehen lassen und aus der befruchteten Eizelle sich wieder der Sporophyt entwickelt. Wie bei den Phäophyten ist der Gametophyt haploid und der Sporophyt diploid.

Ähnlich wie bei den Phäophyten (S. 49) lassen sich die phylogenetischen Probleme in 2 Gruppen gliedern:

1. Wie ist der Generationswechsel der Farne phylogenetisch geworden?
2. Lassen sich von einem Generationswechsel nach Art der Farne die anderen Fortpflanzungsformen der Kormophyten ableiten?

Die Antworten auf die 1. Frage sind viel umstrittener als auf die 2.

1. Wie ist der Generationswechsel der Farne phylogenetisch geworden?

Wir gehen wieder zu den ältesten Kormophyten, zu den Psilophyten, zurück. Auch sie hatten offenbar bereits einen ähnlichen Generationswechsel wie die heutigen Pteridophyten. Sie waren „isospor“, d. h. sie erzeugten genau wie die Farne in ihren Sporangien nur eine Sorte Sporen, die bei ihrer Reifung noch die Entstehung in Tetraden zeigen (Abb. 41 c). Diese Sporenbeschaffenheit läßt vermuten, daß auch die Psilophyten sporen wie die Sporen der rezenten Farne durch Reduktionsteilung gebildet wurden und so die Gametophyt-Generation einleiteten. Irgendwelche Geschlechtsorgane sind an den gut erhaltenen Psilophytenpflanzen nicht aufgefunden worden. Die allgemein geteilte Auffassung, daß die fossilen Reste der *Rhynia*-Arten usw. nur den Sporophyten darstellen, während der offenbar ziemlich vorgängliche Gametophyt nicht erhalten ist, ist daher wohlbegründet. Es sei gleich erwähnt, daß auch von den echten Farnen bisher niemals Gametophyten (von Sporen und ihren ersten Keimungsstadien abgesehen) fossil überliefert sind.

Die Entstehung des Generationswechsels der Pteridophyten fällt somit weiter zurück, in die Zeit der Eroberung des Landes durch die Pflanze, bzw. in noch ältere Erdperioden, sie fällt in die Periode der Algen und Tange. Wir müssen daher versuchen, den Generationswechsel der Pteridophyten in Verbindung zu setzen mit der Fortpflanzungsweise bei den Algen. Wir wollen dies schwierige Problem Schritt für Schritt in Angriff nehmen.

Keimzellphylogenie (Abb. 30).

Die gemeinsame Grundform der Fortpflanzungszellen bei den Algen (und damit bei den Kormophyten) ist offenbar der Schwärmer (Abb. 30 unten), wie er ja z. B. bei den Flagellaten und einzelligen Grünalgen (etwa den Chlamydomonaden) das ganze pflanzliche Individuum darstellt; bei den meisten anderen Algen, z. B. *Ulthrix* (Abb. 7), werden Schwärmer dagegen nur zur Fortpflanzung gebildet. Wir unterscheiden nach der Art der Fortpflanzung bei den Algen drei verschiedene schwärmerähnliche Keimzellen (Abb. 30):

1. männliche Keimzellen
2. weibliche Keimzellen
3. neutrale Keimzellen oder Schwärmer im eigentlichen Sinne.

Alle 3 Zellen können entweder sehr ähnlich sein — bzw. mindestens sich äußerlich fast völlig gleichen — das dürfte die phylogenetisch älteste Form sein (Abb. 30 unten), oder die Keimzellen zeigen (bei anderen Algen) eine

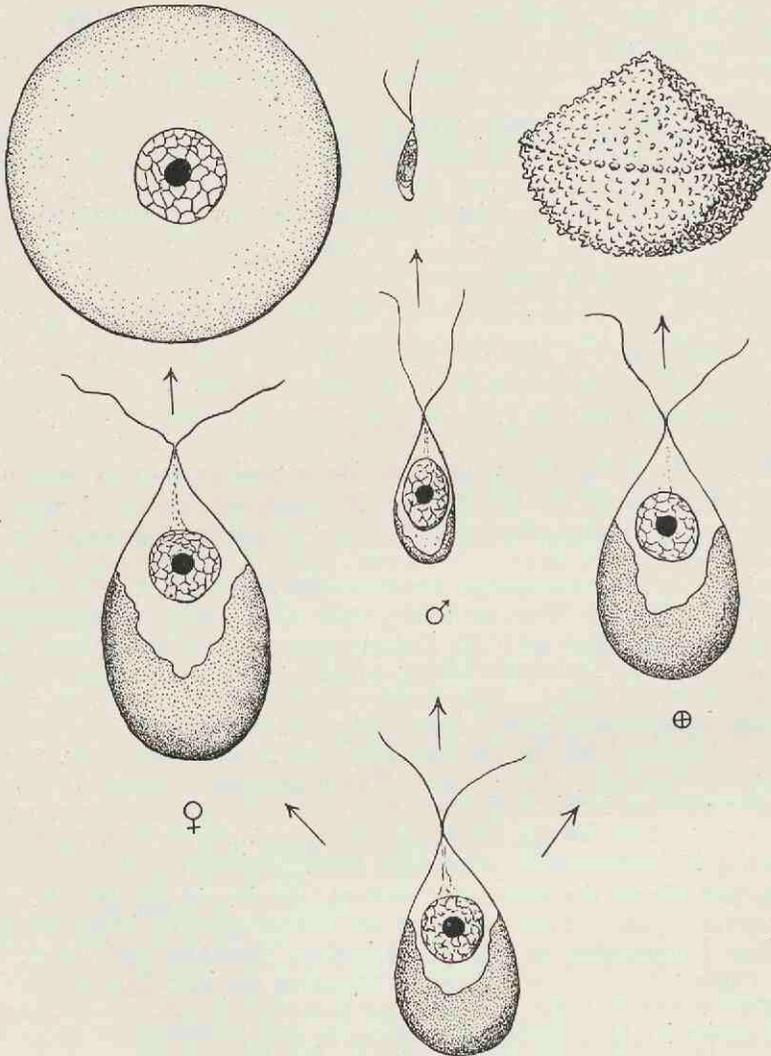


Abb. 30. Keimzellphylogenie.

Untere Reihe: Einheitskeimzelle; gleichgestaltete Schwärmerzellen für beide Gameten und für den ungeschlechtlichen Schwärmer. Beispiel: *Protosiphon botryoides* Klebs.
 Mittlere Reihe: Anisogamie; Keimzellen noch ähnlich gestaltet, aber ungleich groß. Beispiel: *Eudorina elegans* Ehrb.
 Obere Reihe: Oogamie; Keimzellen in Gameten (Ei und Spermatozoon) und ungeschlechtliche Keimzellen (Luftsporen) differenziert. Beispiel: isospore Pteridophyten. — (Original.)

mehr oder minder verschiedenartige Gestalt. Die weiblichen Keimzellen sind hier schon sehr oft infolge reicher Reservestoffe größer und schwerer beweglich (Abb. 30, mittl. Querreihe links) ja sie können unbeweglich, d. h. Eier werden; die in größerer Menge erzeugten männlichen Keimzellen sind dagegen kleiner (Abb. 30, mittlere Querreihe, Mitte), sie verlieren ihre Chromatophoren, be-

halten jedoch meist ihre Eigenbeweglichkeit bei, sie werden zu Spermatozoën. Die ungeschlechtlichen Keimzellen (Abb. 30, mittl. Querreihe, rechts) stehen dagegen in der Größenordnung häufig zwischen beiden Gametensorten, in manchen Fällen (z. B. bei *Dictyota*) haben auch sie ihre Beweglichkeit eingebüßt.

Die Gestalt der Kormophytenkeimzellen ist nun leicht von der der Algen abzuleiten. Die Differenzierung schließt sich den zuletzt geschilderten Zellen an. Durchweg sind bei jenen Landpflanzen sowohl die Eizellen wie die ungeschlechtlichen Keimzellen unbeweglich geworden. Es sind Eier und Luftsporen. Die letzteren besitzen entsprechend ihrer Verbreitung durch den Wind eine derbe Membran. Namentlich die äußerste Membranschicht, die „Exine“ oder das „Exospor“ ist durch starke Kutikularisierung widerstandsfähig geworden. Dagegen zeigen die männlichen Keimzellen, die „Spermatozoën“, noch ausgesprochene Schwärmergestalt; sie erinnern hierdurch, insbesondere durch ihre Fortbewegung mit Geißeln, an die Herkunft der Pflanzen aus dem Wasser.

Auch die Phylogenie der Keimzellbehälter, der Gametangien und Sporangien bereitet keine allzu großen prinzipiellen Schwierigkeiten, obwohl wir noch nicht immer den genauen Weg sehen. Wohl begründet ist jedenfalls die Bowersche (1908) Auffassung dieser Phylogenie als eines Sterilisationsprozesses (vgl. hierzu auch Bower (1928, Abb. 755). Bei primitiven Algentypen z. B. bei *Ulothrix* (S. 41) ist im allgemeinen jede Zelle noch eine potentielle Keimzelle. Bei sehr vielen Algen jedoch ist insofern eine Arbeitsteilung eingetreten, als spezielle Gametangien und Sporangien gebildet werden. D. h. die Mehrzahl der Zellen einer solchen Alge ist steril, hat Ernährungsfunktionen usw.; nur ein Teil der Zellen, diejenigen welche Gametangien und Sporangien darstellen, sind als Keimzellen determiniert. Allerdings sind bei den Algen zum Unterschied gegenüber den Kormophyten durchweg noch alle Zellen eines Gametangiums bzw. Sporangiums fähig, Keimzellen zu werden. Die Wand des Keimzellbehälters besteht daher bei den Algen immer nur aus der gemeinsamen Zellmembran. Bei den Kormophyten ist dagegen — offenbar als Anpassung an die Austrocknungsgefahren des Landlebens — ein weiterer „Sterilisationsprozeß“ eingetreten. Die peripheren Zellen eines solchen Keimzellbehälters werden zu einer zellulären Gametangien- bzw. Sporangienwandung.

Phylogenie des Generationswechsels selbst.

Der Kernpunkt des Generationswechselproblems liegt in der Frage, wie die regelmäßige Verteilung von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Keimzellen auf verschiedenartige Individuen zustande kam. Es ist ja, wie erwähnt, kein Zweifel, daß die Kormophyten mit ihrem Generationswechsel irgendwie an die Fortpflanzungsformen der Algen bzw. der Tange anschließen. Aber die schwierigste und umstrittenste Frage lautet hier:

Hatten die Ahnen der Kormophyten einmal einen Generationswechsel nach der Art des *Dictyota*-Typs (vgl. S. 49 und Abb. 16 A), also mit morphologisch gleichgestalteten Generationen?

Oder waren die Generationen von Anfang an morphologisch verschieden gestaltet?

Heute finden wir ja bei den Kormophyten keine Vertreter des *Dictyota*-Typs mehr. Sondern sowohl bei den Bryophyten, wie bei den Pteridophyten, wie bei den Phanerogamen sind beide Generationen sehr verschieden gestaltet! Und zwar dominiert bei den Bryophyten bekanntlich der Gametophyt, während

bei den anderen Kormophyten ähnlich wie im obigen Farnbeispiel der Sporophyt dominiert (vgl. Abb. 31).

Trotzdem scheint mir die an Pringsheim (1878) und Goebel (1893) anknüpfende und von Lignier (1903), Church (1919) und K. J. Meyer (1922) entwickelte Meinung¹⁾ am wahrscheinlichsten, daß ehemals bei den Ur-Kormophyten die beiden Generationen gleichgestaltet waren, so

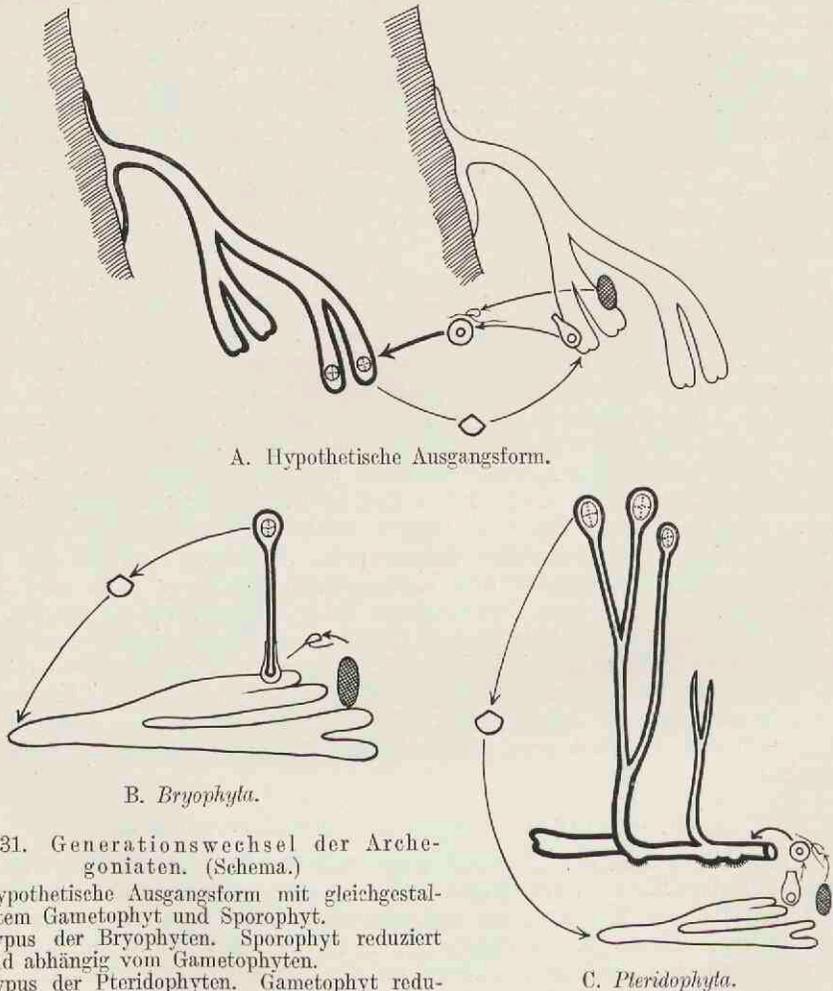


Abb. 31. Generationswechsel der Archeogoniaten. (Schema.)

- A. Hypothetische Ausgangsform mit gleichgestaltetem Gametophyt und Sporophyt.
 B. Typus der Bryophyten. Sporophyt reduziert und abhängig vom Gametophyten.
 C. Typus der Pteridophyten. Gametophyt reduziert.

Gametophyt dünn konturiert, mit Archegonien (flaschenförm.) u. Antheridien (eiförm. schraff.); Sporophyt dick konturiert, mit Tetrads (Sporangien mit Punktchen). — (Original.)

wie es Abb. 31 A schematisch darstellt, und daß sich daraus dann divergierend die beiden Formen des Generationswechsels unter den heutigen Kormophyten entwickelt haben (Abb. 31 B und C). Bei den Pteridophyten und den an sie anschließenden Gruppen gelangte der Sporophyt zum Überwiegen, bei den Moosen der Gametophyt. Die hauptsächlichsten Gründe für diese Ansicht sind meines Erachtens folgende:

1) Es ist allerdings gerade beim Generationswechsel sehr schwer, die phylogenetischen Anschauungen der älteren und vieler neueren Autoren herauszuarbeiten, weil diese zwischen idealistisch-typologischer und phylogenetischer Einstellung hin- und herpendeln (oben S. 11).

1. Auch bei den Algen ist mit sehr großer Wahrscheinlichkeit die Generationswechselphylogenie den gleichen Weg gegangen; es hat sich also auch hier der Generationswechsel mit gleichartigen Generationen umgebildet zu einem Generationswechsel mit verschieden gestalteten Generationen, wie wir das oben bei den Phäophyten und Rhodophyten ausführten (S. 50 und 54)¹⁾.

2. Es ist überhaupt ein allgemeiner Zug in der Phylogenie, daß sich das Undifferenzierte (in unserem Falle die gleichartigen Generationen) ins Differenzierte wandelt.

3. Unter den heutigen Kormophyten haben gerade die Gruppen mit verhältnismäßig altertümlichem Gepräge, also Gruppen, welche sich auch in andern Merkmalen recht wenig gewandelt haben, einen relativ gleichgestalteten Generationswechsel; z. B. ähneln sich bei den *Psilotales* Gametophyt und Sporophyt derart wie bei keiner anderen Kormophytengruppe. Ähnlich haben auch die „primitiven“ *Anthocerotales* mit ihrer an Algen erinnernden Zellstruktur (Pyrenoide!) den größten Sporophyten. Auch die ebenfalls sehr alten *Osmundales* zeigen einen außerordentlich stark entwickelten Gametophyten. Im Gegensatz dazu besitzen die „höchst entwickelten“ Kormophyten, die Angiospermen, auch einen besonders großen Unterschied zwischen beiden Generationen. (Dies Argument ist jedoch nur mit äußerster Vorsicht zu verwenden, vgl. S. 26 und 382).

4. Die Entstehung von Übergangsbildungen zwischen beiden Generationen (vgl. Goebel 1907) bei experimentellen Eingriffen ist am leichtesten verständlich, wenn man annimmt, daß beide Generationen ursprünglich gleichartig waren und daß sie von dieser Zeit her noch gemeinsame Entwicklungspotenzen behalten haben.

5. Die entgegengesetzten Massenverhältnisse bei den Archegoniaten (Dominieren des Gametophyten bei den Bryophyten und Dominieren des Sporophyten bei den Pteridophyten) sind leichter zu verstehen, wenn beide sich divergierend von einer Urform, als wenn sich der eine Typ vom andern aus entwickelt hätten. Der Gametophyt blieb in beiden Fällen wegen der Spermatozoënbefruchtung zunächst erdenahe.

6. Entgegen der früher von Bower (1908) und anderen vertretenen Auffassung (s. unten) gehören die zuerst nachgewiesenen Kormophyten nicht zu den Formen, welche wie die Moose einen dominierenden Gametophyten besitzen, sondern es sind Kormophyten mit einem dominierenden Sporophyten (devonische Rhyniaceen).

Keines dieser Argumente ist zwar absolut beweisend für die Annahme, daß die beiden Generationen ursprünglich ihrer Morphologie nach gleichgestaltet waren. Alle Argumente zusammen machen aber diese Annahme meines Erachtens wahrscheinlicher als die übrigen Ansichten. Doch wollen wir auch die letzteren wenigstens kurz ins Auge fassen.

Die abweichenden Meinungen beziehen sich vor allem auf das Verhältnis des Moosgenerationswechsels zum Farngenerationswechsel. Hier sind 3 andere Auffassungen noch möglich und auch vertreten:

1. Beide Formen des Generationswechsels haben phylogenetisch gar nichts miteinander zu tun, sie sind völlig selbständig entstanden.

2. Der Generationswechsel der Pteridophyten hat sich aus dem der Moose entwickelt.

3. Der Generationswechsel der Moose hat sich aus dem der Pteridophyten entwickelt.

1) Dort auch die Erörterung der weiteren Frage, wie wohl ein Generationswechsel mit gleichgestalteten Generationen entstanden sein mag.

ad 1. Gegen diese Auffassung spricht die große Übereinstimmung in vielen Einzelheiten, wie Archegonien- und Antheridien-Bau, Zytologie usw. Die fast allgemein geteilte Voraussetzung unserer Betrachtungen, die Annahme irgendwelcher phylogenetischer Beziehungen, ist daher gut gesichert.

ad 2. Diese Auffassung wurde von Bower (1908)¹⁾ und R. Wettstein (z. B. 1924) vertreten und in ihren vielgelesenen Werken weit verbreitet. Nach ihr war der Sporophyt sehr klein, noch kleiner als bei den Moosen, er bestand entweder nur aus der befruchteten Zygote oder aus einem wenigzelligen Gebilde, wie wir es bei manchen Grünalgen (*Coleochaete*) als Abkömmling der Zygote finden. Im Laufe der Phylogenie nahm dieser „postsexuelle“ Abschnitt des Entwicklungssystems zu, er wuchs zunächst zu einem stattlicheren Körper, dem wenig gegliederten Sporophyten der Lebermoose oder zu der gestielten Kapsel der Laubmoose heran, bis er dann schließlich Selbständigkeit gewann und den Gametophyten überflügelte — ein Stadium, das die Pteridophyten kennzeichnet. Die weitere Entwicklung des Sporophyten bis zum Stadium der Samenpflanzen entspricht dann der allgemein geteilten und unten entwickelten Auffassung.

Das Hauptbedenken gegen diese sehr verbreitete Auffassung ist paläobotanischer Natur: die Moose sind — wie oben erwähnt — nach unseren heutigen Kenntnissen nicht vor den Pteridophyten nachweisbar. Ferner können sich auch heute noch die Moose fast nur in geographischer Abhängigkeit von den übrigen Kormophyten, in Wäldern usw. entfalten. Daher ist es unwahrscheinlich, daß die Moose vor den übrigen Kormophyten entstanden sind.

ad 3. Die Ableitung der Moose von den ältesten Pteridophyten, etwa von den Psilophyten, hat vor allem Campbell (1905 und 1925) für wahrscheinlich gehalten. Die bisherigen Fossilfunde sprechen insofern zugunsten von Campbells Annahme, als die Moose erst relativ spät auftreten.

Die entscheidende Frage lautet m. E. auch hier: Wie sahen die gemeinsamen Ahnen der Moose und Pteridophyten aus? Betrachten wir zunächst die Punkte, in denen die Campbellsche Auffassung mit der hier vertretenen übereinstimmt! Auch Campbell nimmt wohl an, daß sich die fraglichen Ahnen der Moose und Pteridophyten von tangartigen Vorfahren mit gleichgestalteten Generationen herleiten. Die Psilophyten, die Campbell neuerdings als Ahnen für die Moose heranzieht, sind ja wohl die tangähnlichsten Pteridophyten, die wir kennen. Ferner bestreitet auch Campbell kaum, daß die Kormophytenahnen ursprünglich gleichgestaltete Generationen hatten. Der Moos-Sporophyt ist auch für ihn reduziert. Das Vorhandensein von Spaltöffnungen an der Mooskapsel wird als ein Anzeichen für die Reduktion während des Landlebens aufgefaßt.

Zum Unterschied gegenüber der oben vorgetragenen Ansicht nimmt jedoch Campbell an, der bei den Moosen reduzierte Sporophyt sei einmal größer als der zugehörige Gametophyt gewesen, er hätte Tracheiden usw. besessen, so wie wir das heute für die Pteridophyten kennen und für die Psilophyten annehmen. Für eine solche Annahme sehe ich aber derzeit keine zwingenden Gründe. Auch die „Columella“ in manchen Moos- und Psilophyten sporangien (vgl. S. 109) dürfte wohl eher eine Konvergenzerscheinung als ein Anzeichen sehr enger Verwandtschaft sein.

2. Lassen sich von einem Generationswechsel nach Art der Farne die übrigen Formen der Fortpflanzung bei den Kormophyten ableiten?

Im idealistisch-morphologischen Sinne hat bekanntlich Hofmeister diese Fragen in seinen berühmten „Vergleichenden Untersuchungen“ (1851) be-

1) Bower rückt allerdings neuerdings (z. B. 1928, S. 264 ff.) selbst von dieser Auffassung ab.

jaht. Diese Hofmeistersche Homologiereihe wurde wohl ziemlich allgemein anerkannt (vgl. S. 11) und seit dem Sieg des Deszendenzgedankens durchweg im phylogenetischen Sinne ausgedeutet.

Es sind 5 Hauptentwicklungsstufen, auf denen sich die Abwandlung des Generationswechsels verfolgen läßt und die man kurz folgendermaßen charakterisieren kann (ausführlichere Darstellung in der Tabelle S. 90 ff.):

1. Stufe: Isospore Pteridophyten, z. B. *Dryopteris filix mas* (vgl. S. 82 und 215). Der Gametophyt ist nicht geschlechtsdifferenziert und entwickelt sich völlig unabhängig vom Sporophyten.

2. Stufe: Heterospore Pteridophyten, z. B. *Hydropterides* und *Selaginella* (vgl. S. 221 und Abb. 86). Der Gametophyt ist geschlechtsdifferenziert und dementsprechend sind auch die Sporen schon in ♀ „Makro-“ und ♂ „Mikrosporen“ differenziert. Beide Sporenarten entwickeln sich zwar außerhalb des Sporangiums zum Gametophyten, aber im wesentlichen mit den von der Mutterpflanze gelieferten Reservestoffen.

3. Stufe: Gymnospermen mit Spermatozoënbefruchtung, z. B. *Cycadeen* (vgl. S. 263 und Abb. 184). Die Makrospore entwickelt sich innerhalb des Makrosporangiums (Samenanlage) und auf der Mutterpflanze zum Gametophyten; die Mikrosporen keimen noch unmittelbar im Makrosporangium und bilden noch Spermatozoë.

4. Stufe: Gymnospermen mit Pollenschlauchbefruchtung, z. B. *Pinus*. Die Mikrosporen gelangen zwar noch wie auf Stufe 3 unmittelbar bis an die Makrosporangien; sie keimen hier aber zu einem Pollenschlauch, der an Stelle von Spermatozoë nur ihre Kerne, die „generativen Kerne“ zur Eizelle überträgt.

5. Stufe: Angiospermen. Die Mikrosporen keimen bereits auf dem zur Stempelnarbe umgebildeten Teil des Sporophylls und treiben einen Pollenschlauch durch den Griffel hindurch bis zu den auch während der Bestäubung im Fruchtknoten eingeschlossenen Makrosporangien.

Diese Entwicklung ist allerdings in verschiedenen Reihen parallel vor sich gegangen. So wurde die Heterosporie mindestens 3mal (heterospore Lycoposiden, Articulaten und Pteropsiden), die Gymnospermie mindestens 2mal (Lepidocarpaceen und eigentliche Gymnospermen) erworben.

Der Sinn der Abwandlung war aber der gleiche. Die Abwandlung läuft nämlich in allen Reihen hinaus auf eine gesteigerte Fürsorge für die Nachkommenschaft. Sie ist also eine auffällige Parallelerscheinung zur Wirbeltierphylogenie mit ihren Endgliedern, den Vögeln und Säugetieren. Die Gametophyten, die noch auf der 1. Stufe, bei den isosporen Pteridophyten sich völlig unabhängig vom Sporophyten entwickeln, werden zunächst (namentlich im weiblichen Geschlecht als „Makrosporen“) reichlich mit Reservestoffen versehen und dementsprechend unbeweglich. Die jungen Sporen dagegen, aus denen sich die männlichen Gametophyten entwickeln, die „Mikrosporen“, behalten viel mehr den Charakter der einsortigen (isosporen) Sporen, sie bleiben klein und beweglich. Die Abhängigkeit des Gametophyten verstärkt sich bei Pflanzen mit Samenbildung (Gymnospermen und Angiospermen) noch mehr; hier macht der Gametophyt auch seine weitere Entwicklung, die Bildung des Prothalliums usw. auf dem Sporophyten und innerhalb des Sporangiums durch. Er und der junge Sporophyt werden so bis zur Samenreife unmittelbar vom Sporophyten ernährt. Hüllbildungen wie die Integumente und der Fruchtknoten treten in steigendem Maße auf.

| | 1. Isosporie | 2. Heterosporie |
|---|---|--|
| Ältester derzeit bekannter Vertreter: | Psilophyten in Unter- und Mitteldevon. Bis zum Mitteldevon Isosporie allein herrschend. | Seit Oberdevon verschiedene Pteridophyten, z. B. die Lycopside <i>Cyclostigma</i> (S. 130). |
| Sonstige wichtige Ordnungen und Familien: | Isosporie herrscht bei den ältesten Ordnungen sowohl der Pteropsiden (z. B. der <i>Primofilices</i>), wie der Articulaten und wohl auch der Lycopsiden. Heute noch bei der Mehrzahl der Farne (<i>Filicinae</i> excl. <i>Hydropterides</i>), ferner bei den <i>Psilotales</i> (S. 118), bei <i>Lycopodium</i> (S. 157) und bei <i>Equisetum</i> (S. 179) vorhanden. | Abgesehen von devonischen Vorläufern ist Heterosporie im Karbon bei Lycopsiden (S. 152) fast vorherrschend vertreten, vereinzelt auch bei den Articulaten vertreten (Abb. 109 a). Heute noch bei einigen Lycopsiden (<i>Isötes</i> und <i>Selaginella</i> S. 156), sowie in der Pteropsidenabteilung der <i>Hydropterides</i> (S. 221). (Es ist also die Organisationsstufe der Heterosporie in allen 3, heute vertretenen Pteridophytenabteilungen erreicht worden.) |
| Morphologie der Sporangienstände bzw. Sporophylle und Sporangien: | Nur eine Sorte Sporangien, die zwar auf der Unterseite oder in Achseln von Sporophyllen (S. 69) geborgen sein können, die aber immer im Stadium des Sporenstäubens offen daliegen. | Sporangienstände bzw. Sporophylle besitzen eine ähnliche Morphologie wie die isosporen Pteridophyten. Sporangien geschlechtlich differenziert in Mikrosporangien und Makrosporangien. |
| Morphologie der ungekeimten Sporen: | Nur eine Sorte Luftsporen mit kutinisiertem Exospor (äußerste Wandschicht). | Mikrosporen sind im Prinzip fast der unveränderte Typ der Isosporen, vielleicht im allgemeinen etwas kleiner. Makrosporen werden als große reservestoffreiche Sporen in geringer Zahl oder in Einzahl in je einem Makrosporangium gebildet. Sonst ist ihr Bau aber ganz ähnlich wie der der Mikrosporen. |
| Verbreitung der Sporen und entsprechende Einrichtungen an den Sporangien: | Sporen werden aus den Sporangien entleert. Hierzu haben die Sporangien meist besondere Öffnungen und oft (z. B. bei den Farnen) Vorrichtungen zum Ausschleudern der Sporen („Exothecium“ S. 220). Sporenverbreitung durch den Wind, selten durchs Wasser (letzteres ein sicher abgeleiteter Fall). | Alle Sporen werden vor der Keimung aus den Sporangien entleert. Die Mikrosporangien haben dazu manchmal noch Vorrichtungen zum Ausschleudern der Sporen, die Makrosporangien jedoch seltener. Sporenverbreitung durch den Wind, relativ häufig auch durch das Wasser. Im letzteren Fall besitzen die Makrosporen häufig Stacheln zum Auffangen der Mikrosporen (s. Abb. 77 a). |

| 3. Gymnospermie mit Spermatozoënbefruchtung | 4. Gymnospermie mit Pollenschlauchbefruchtung | 5. Angiospermie |
|---|--|---|
| Seit Oberdevon spärlich vertreten, z. B. durch die Pteridosperme <i>Eospermopteris</i> (S. 252). | Durch die (seit dem Perm und Altmesozoikum sicher nachgewiesenen) Koniferen und die nur rezent bekannten <i>Gnetales</i> vertreten. | Sicher vertreten nur durch die seit der Unterkreide zur Herrschaft kommenden Angiospermen (über die <i>Caytoniales</i> vgl. S. 273). |
| Vertreten durch die im Karbon und Perm herrschenden Gymnospermen (wie die Pteridospermen und Cordaiten S. 247 und 286) ferner durch die heute noch lebenden Cycadophyten und Ginkgophyten; auch die samentragenden Lycopsiden (<i>Lepidospermae</i> S. 152) aus dem Karbon gehören wohl sicher hierher. | | |
| Sporangien differenziert in Mikro- und Makrosporangien. Die Mikrosporangien sind während des Stäubens immer frei. Auch die Makrosporangien sind mindestens mit ihrem Mikropylenteil den Mikrosporen direkt zugänglich. Nach der Bestäubung werden die Makrosporangien oft (z. B. bei den Koniferen) zwischen verwachsenden Sporophyllen geborgen (S. 229 ff., sowie Abb. 159, 209 und 213). | <div style="border: 1px solid black; padding: 5px; margin: 5px auto; width: fit-content;"> phylle gliedern sich in einen Mikrosporen-aufnehmenden Teil („Narbe“), einen Pollenschlauch-leitenden Teil („Griffel“) und das eigentliche Gehäuse der Makrosporangien („Fruchtknoten“). </div> | Mikrosporangien im Prinzip wie bei den Gymnospermen (Einzelheiten S. 236). Die Makrosporangien sind auch während der Bestäubung durch „verwachsene“ Makrosporphylle („Fruchtblätter“) geborgen (S. 330). Diese Makrosporo- |
| Mikrosporen sind im Prinzip fast der unveränderte Typ der Isosporen, vielleicht im allgemeinen etwas kleiner. Makrosporen werden als große reservestoffreiche Sporen in Einzahl oder höchstens in recht geringer Zahl in einem Makrosporangium ausgebildet. Sie bleiben im Makrosporangium während ihrer ganzen Weiterentwicklung; dementsprechend ist ihre Eigenmembran rückgebildet, d. h. das Exospor fehlt ganz oder doch fast ganz. | | Mikrosporen werden durch den Wind oder durch Insekten auf die „Narbe“ des Makrosporphylls gebracht. Dort keimen sie als Pollenschlauch aus, ohne vorher den Makrosporangien durch einen Pollinationstropfen usw. genähert zu werden. Der Bau der Makrosporangien ähnelt meist dem der Gymnospermen, doch fehlt regelmäßig die Pollenkammer. |
| Nur die Mikrosporen werden aus den Sporangien entleert und nur die Mikrosporangien besitzen Einrichtungen zum Ausstreuen der Sporen („Exothecien“ und „Endothecien“ Abb. 185, 198 und 220). Die Mikrosporen werden durch den Wind (selten durch Insekten) an die Spitze der Makrosporangien gebracht, dort meist in einem „Pollinationstropfen“ (Abb. 160, S. 233) aufgefangen und ins Innere gesogen. Die Makrosporangien sind als bergende Hülle (bzw. als Nährgewebe) ausgebildet und hierzu noch durch besondere Hüllen, die „Integumente“ (die späteren Samenschalen) verstärkt. Die Integumente lassen am apikalen Ende des Sporangiums eine kleine Öffnung, die „Mikropyle“ frei. Am Scheitel des eigentlichen Makrosporangiums („Nucellus“) befindet sich eine Pollenkammer, welche die Mikrosporen aufnimmt und den Zugang zur Makrospore bildet (Abb. 184, S. 264). | Pollenkammer meist stark reduziert. | |

| | 1. Isosporie | 2. Heterosporie |
|--|--|--|
| Keimung der Sporen zum Gametophyten: | Keimung der Sporen außerhalb des Sporangiums und (nach Sprengung der Sporenmembran) zu einem vom Sporophyten unabhängigen, zellulären Gametophyten („Prothallium“). Autotrophe oder mykotrophe Ernährung des Gametophyten. Die von der Mutterpflanze erhaltenen Nährstoffe genügen nur für die allererste Gametophytenentwicklung. | Keimung der Sporen außerhalb des Sporangiums, aber größtenteils innerhalb der Sporenmembran, die nur an einer Stelle zum Aus-(bzw. Ein-)tritt der Spermatozoen gesprengt wird. Entwicklung des Gametophyten im großen und ganzen durch die von der Mutterpflanze erhaltenen Nährstoffe. Zellwandbildung im weiblichen Gametophyten oft eingeschränkt oder mindestens verspätet (d. h. nach zahlreichen Kernteilungen). |
| Beschaffenheit der Gametangien: | Typische Archegonien und Antheridien (vgl. Abb. 53, S. 121). | Archegonien im Prinzip wie bei den isosporen Pteridophyten; Antheridien reduziert, so daß ihre Wandungszellen von den sterilen Prothalliumzellen nicht mehr mit Sicherheit zu unterscheiden sind. |
| Übertragungsweise der männlichen Keimzellen zur Befruchtung: | Spermatozoen schwimmen durch eine außerhalb des Sporophyten erzeugte Flüssigkeit (Regenwasser, Tümpelwasser usw.) nach den Archegonien. Sie dringen durch den Archegonienhals bis zur Eizelle und verschmelzen mit dieser. | |
| Erste Embryonalentwicklung: | Embryo entwickelt sich wie der Gametophyt unabhängig vom Sporophyten. | |

Die Differenzierung der Sporen in Makro- und Mikrosporen ist auch außerdem eine interessante Parallelumbildung zur Differenzierung der isogamen Gameten in Eizellen und Spermatozoen. Diese Parallelentwicklung ist für allgemeine phylogenetische Fragen bedeutungsvoll (vgl. S. 416).

Bemerkenswerterweise bildete sich die Heterosporie und Samenfortpflanzung nur in den Pteridophytenreihen mit ihren vom Gametophyten unabhängigen Sporophyten aus. Nur hier war ja die Entstehung großer Pflanzen möglich.

Wegen der Ableitung der Moose sei auf S. 87 verwiesen.

Embryonalentwicklung des Sporophyten.

Auch dies ontogenetische Merkmal spielt bei vergleichend-phylogenetischen Betrachtungen häufig eine gewisse Rolle. Allerdings hat man den Embryonal-

| 3. Gymnospermie mit Spermatozoönbefruchtung | 4. Gymnospermie mit Pollenschlauchbefruchtung | 5. Angiospermie |
|---|--|--|
| Makrosporen keimen noch innerhalb des Makrosporangiums. Sie entwickeln (im Prinzip wie bei den heterosporen Pteridophyten) ein zelluläres Prothallium, bei dem die Zellwandbildung manchmal verzögert, jedoch immer vor der Befruchtung, auftritt. (Uebergangsbildungen der <i>Gnetales</i> vgl. S. 312 und Abb. 224). Mikrosporen keimen innerhalb des Makrosporangiums zu einem Pollenschlauch, wobei meist wenige sterile Zellen entstehen (vgl. auch Abb. 186, S. 266). | Makrosporen keimen zu einem skernigen „Embryosack“ (S. Abb. 227), der zunächst keine Zellwände im Innern enthält. Auch der Eikern liegt frei in ihm. | |
| Der Pollenschlauch dringt lediglich als Haustorium und Befestigungsorgan in die Sporangienwandung. | Der Pollenschlauch bringt die männlichen (unbegleiteten) Keimzellen bzw. Sexualkerne bis in die Eizelle. | die männlichen (unbegleiteten) Sexualkerne (generative Kerne) direkt |
| Typische Archegonien mit einem allerdings reduzierten Hals am Scheitel des Prothalliums. Antheridien wie bei den heterosporen Pteridophyten auf fertile Zellen reduziert. Homologisierung der sterilen Zellen mit den entsprechenden Zellen (Prothallium bzw. Antheridienwandungszellen) bei den isosporen Pteridophyten sehr schwer bzw. unmöglich. | | Sowohl die Archegonien wie die Antheridien sind auf freie Kerne reduziert: d. h. einer der Kerne des skernigen „Embryosacks“ repräsentiert den Eikern, 2 Kerne der keimenden Mikrospore repräsentieren die ♂ Gameten, die „generativen“ Kerne. |
| Spermatozoön werden aus dem Pollenschlauch entleert und schwimmen in einer, vom Makrosporangium produzierten Flüssigkeit zum Archegonium, wo sie (wie bei den isosporen Pteridophyten und den Bryophyten) durch den Hals vordringen und mit der Eizelle verschmelzen. | Der Pollenschlauch entleert die Keimzellen bzw. die Sexualkerne direkt in die Eizelle. Zell- bzw. Kernverschmelzung findet in üblicher Weise statt. | Der Pollenschlauch entleert die beiden „generativen“ Kerne in den Embryosack. Doppelte Befruchtung: d. h. der eine „generative“ Kern verschmilzt mit dem Eikern; der andere dagegen mit dem sek. Embryosackkern, dem Ausgangspunkt des nach der Befruchtung sich entwickelnden Prothalliums. |

Embryo entwickelt sich wie der Gametophyt innerhalb des Makrosporangiums (Samenanlage), ja meist noch ziemlich weitgehend im Zusammenhang mit dem mütterlichen Sporophyten. Die Integumente um die Makrosporangien werden zur Samenschale, in der der Embryo meist eine Ruhezeit durchmacht. Das weibliche Prothallium, manchmal auch die Sporangienwandung werden Nährgewebe, das allerdings, wenigstens bei den Angiospermen, im reifen Samen schon aufgebraucht sein kann.

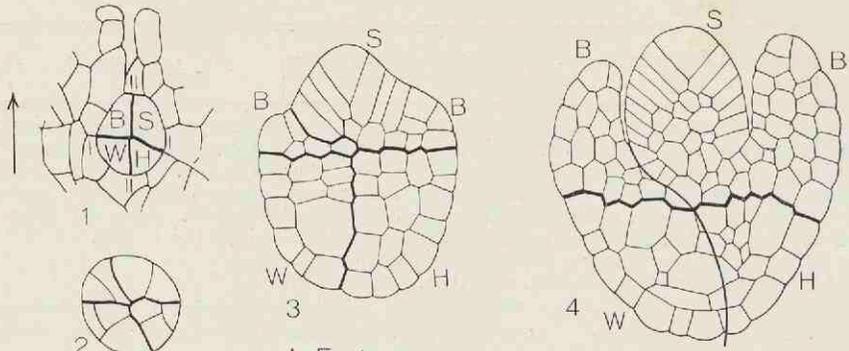
stadien in der Botanik wohl nie die gleiche Bedeutung beigemessen wie in der Zoologie (vgl. auch S. 386 f.).

Für eine vergleichend-phylogenetische Betrachtung der Embryonalentwicklung müssen wir zweierlei auseinanderhalten:

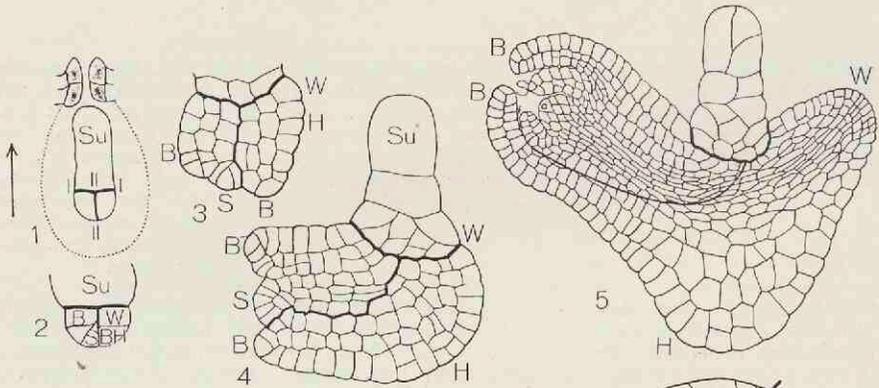
1. Die Abwandlung der Symmetrieverhältnisse, d. h. vor allem die Lage der polar differenzierten Hauptachse eines Kormophyten (Sproßpol und Gegenpol, z. B. Wurzelpol).

2. Die Lage der künftigen Organbezirke am Embryo.

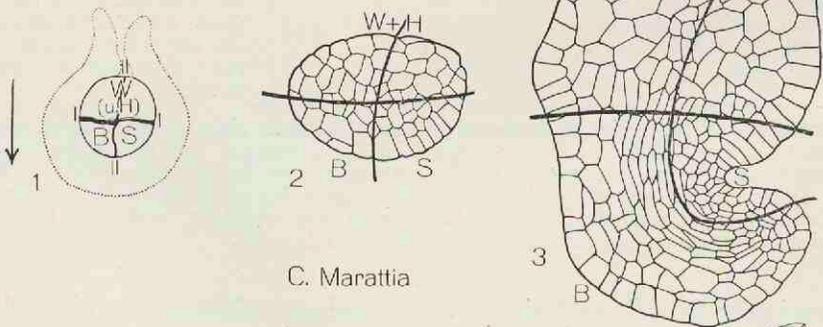
Fossile Embryonalentwicklung ist praktisch genommen unbekannt, infolgedessen sind wir ganz auf die rezenten Formen angewiesen. Die Art und Weise der Embryonalentwicklung ist im allgemeinen erblich festgelegt und für die einzelnen Gruppen sehr charakteristisch. Wir kennen allerdings einige Pteridophyten



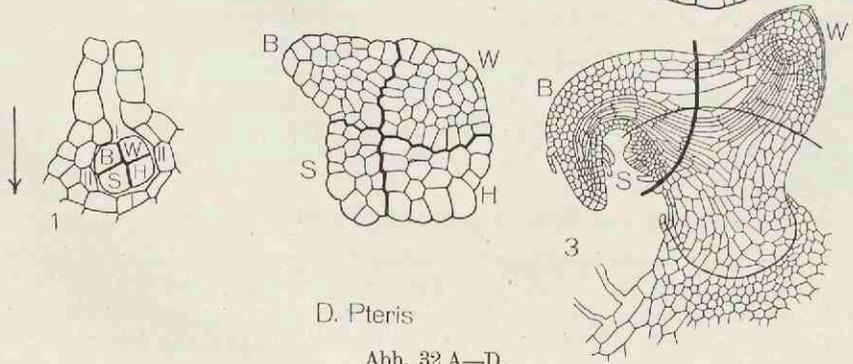
A. Equisetum



B. Selaginella



C. Marattia



D. Pteris

Abb. 32 A—D.

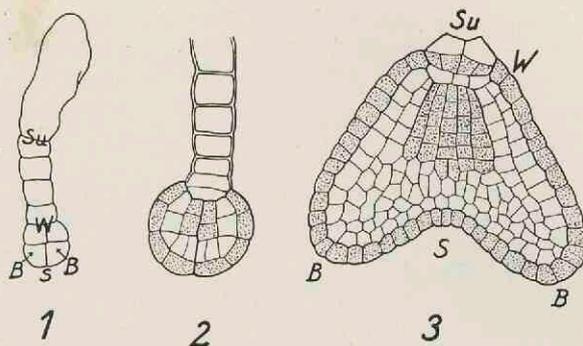


Abb. 32. E. Capsella

Abb. 32. Vergleichende Embryonalentwicklung der Pteridophyten und Angiospermen.

A. *Equisetum arvense* L. Nach Sadebeck (1900).

Exoskopische Lage; da der Archegonienhals nach oben schaut, ist der Sproßpol von vornherein richtig orientiert.

B. *Selaginella Martensii* Spring. Nach Bruchmänn (1909).

Endoskopische Lage; da der Archegonienhals nach oben schaut, ist der Sproßpol zunächst verkehrt orientiert und muß sich geotropisch aufkrümmen.

C. *Marattia Douglasii* Bak. Nach Campbells (1918, Fig. 153 und 154).

endoskopische Lage; da der Archegonienhals nach unten schaut, ist der Sproßpol von vornherein richtig orientiert.

D. *Pteris aquilina* = *Pteridium aquilinum* Kuhn. Nach Hofmeister (1852).

Querlage; da der Archegonienhals nach unten schaut, ist der Sproßpol zunächst quer orientiert und muß sich geotropisch aufkrümmen.

E. *Capsella bursa pastoris* Med. Nach Hanstein (1870).

Endoskopische Lage.

Die Archegonien (in 1 jeweils gezeichnet oder punktiert) sind durchweg gleichsinnig orientiert, die Embryonen stehen dementsprechend durchweg in homogenetischer Stellung.

Die allgemeine natürliche Orientierung der Archegonien ist links durch einen Pfeil wiedergegeben.

Die 1. Teilungswand (I—I) ist jeweils durch einen dicken Strich, die 2. Teilungswand (II—II) durch einen dünneren Strich wiedergegeben.

S = Sproß; B = Blatt; W = Wurzel; H = Haustorium; Su = Suspensor.

(z. B. *Marsilia* nach Leitgeb 1878), bei denen äußere Faktoren wie Schwerkraft und Licht die Gestalt, insbesondere die Symmetrieverhältnisse entscheidend bestimmen können (s. unten S. 96). Sicher ließen sich entsprechend dem verbreiteten hohen Regenerationsvermögen pflanzlicher Zellen auch bei den anderen Kormophyten die Embryonen experimentell in Entwicklungsbahnen lenken, wenn der Stand unserer experimentellen Technik tiefere Eingriffe erlaubte. Leider sind wir aber noch nicht so weit. Doch müssen wir die hohe entwicklungsphysiologische Plastizität namentlich der jungen Pflanze im Auge behalten, wenn wir Entwicklungstypen vergleichend besprechen. —

1) Symmetrieverhältnisse, insbesondere die polar differenzierte Hauptachse.

Diese Hauptachse, die an einer Blütenpflanze mit ihrem Sproß- und Wurzelpol meist leicht erkennbar ist, ist bei sämtlichen Kormophyten vorhanden. Bemerkenswerterweise ist allerdings nur der Sproßpol bei Pteridophyten und Phanerogamen übereinstimmend organisiert. Denn den Pteridophyten fehlt im allgemeinen eine in der Verlängerung des Sprosses antagonistisch wachsende Hauptwurzel. Die Wurzeln der Pteridophyten (vgl. z. B. das Schema Abb. 114) entstehen ja im allgemeinen als Seitenorgane der Hauptachse, unter-

mischt mit Seitensprossen und Blättern. Trotzdem besitzt auch ein Pteridophyt und ähnlich ein Bryophyt prinzipiell genau wie die Phanerogamen einen Gegenpol zum Sproßpol; denn sobald der Sproßpol seine Organisation irgendwie erkennen läßt, können wir auch immer feststellen, daß der Gegenpol — mag er eine Wurzel entwickeln oder einen „Suspensor“ oder ein „Haustorium“ —, irgendwie anders organisiert ist.

Diese Hauptachse einer Kormophytenpflanze wird nun in der Ontogenie sehr früh herausdifferenziert. Ihre Lage ist als „primitive spindle“ der Terminologie Bowers (1922) bereits durch die erste Teilung einer Zygote festgelegt (Abb. 32). Sie steht nämlich durchweg senkrecht auf der ersten Zellwand. Durchweg charakterisiert also die Lagebeziehung der beiden ersten Zellen den Sproßpol und den Gegenpol, und die Lage dieser „primitive spindle“ ist wiederum (wenigstens bei ungestörtem Entwicklungsgang) durch autonome Symmetriebedingungen, also wohl vor allem durch die Lagebeziehungen zum Archegonium, festgelegt. Selbst bei *Marsilia* liegt die Lage der ersten Querwand und damit die Achse der künftigen Pflanze autonom fest. Aber aus der physikalisch oberen Zelle wird hier der Sproß, aus der physikalisch unteren die Wurzel; es ist also nur die polare Differenzierung, welche durch die Schwerkraft bestimmt wird.

Hinsichtlich der Lagebeziehungen zwischen Embryo und Gametophyt hat Bower (1922) folgende 3 Haupttypen aufgestellt:

| | Vorkommen bei | Beschreibung | Regelmäßige Orientierung der Archegonien | Lage der entwickelten Organe des Sporophyten |
|--|---|--|--|--|
| 1. Exoskopische Lage (Abb. 32 A) | Bryophyten, <i>Ophioglossales</i> , <i>Psilotales</i> , <i>Equisetales</i> , <i>Isoëtes</i> . | Sproßpol schaut von vornherein gegen den Archegonienhals. | Archegonienhals meist aufwärts, auf der Oberseite des Gametophyten. | Von vornherein im allgemeinen normal, Wurzel muß darum z. B. bei <i>Ophioglossales</i> das Prothallium durchbohren. |
| 2. Endoskopische Lage (Abb. 32 B u. C) | <i>Marattiales</i> , Mehrzahl der <i>Lycopodiales</i> , Phanerogamen. | Sproßpol schaut vom Archegonienhals weg, gegen das Gametophytinnere. | Hals bei <i>Marattiales</i> meist abwärts; bei <i>Lycopodiales</i> und Phanerogamen wechselnd. | Bei <i>Marattiales</i> von vornherein normal, Sproß durchbohrt das Prothallium, bei vielen <i>Lycopodiales</i> muß die inverse Lage des Sprosses durch geotropische Krümmungen ausgeglichen werden (vgl. Abb. 32 B). |
| 3. Querlage (Abb. 32 D) | <i>Osmundales</i> , <i>Filicinae leptosporangiateae</i> . | Hauptachse mit Sproßpol liegt quer zur Archegonienlängsachse. | Hals meist abwärts. | Sproß kommt seitlich aus dem Archegonium heraus und durch geotropische Orientierung in die richtige Lage. |

Wir sehen aus dieser Übersicht, daß die Lagebeziehung zwischen polarer Hauptachse und Archegonienachse von Gruppe zu Gruppe wechselt. Dagegen stimmt die Lage der Hauptachse (worauf Goebel besonderen Nachdruck gelegt hat) von vornherein weitgehend mit der künftigen normalen Orientierung des Sprosses überein. Schaut der Archegonienhals aufwärts, so wächst in der Regel der Sproß in der gleichen Richtung, schaut der Archegonienhals dagegen abwärts, wie bei den *Marattiales*, so wächst der Sproß von vornherein in der entgegengesetzten Richtung.

Ausnahmen kommen selbstverständlich vor. Ein Teil von ihnen ist sogar phylogenetisch besonders interessant. Einmal ist interessant, daß auch bei den Phanerogamen, bei denen ja die Lage des Archegoniums (bzw. des ganz

entsprechend orientierten Eiapparates) für die Sproßorientierung gleichgültig ist, die endoskopische Orientierung der *Marattiales* herrscht. Ferner scheint mir bedeutungsvoll, daß bei den leptosporangiaten Farnen und *Osmundales* eine offensichtlich abgeleitete Querlage des Embryos entsteht. Diese eigenartige Orientierung des Embryos steht sicher in korrelativer Beziehung zur zarten Beschaffenheit des Gametophyten. Eine Versenkung des Embryos ins Innere des Gametophyten zur besseren Ernährung (sei es mit Hilfe der Wurzel wie bei den meisten *Marattiales*, sei es mit Hilfe eines „Suspensors“ wie bei den *Lycopsida* und Phanerogamen) ist nicht möglich. Die abgeleitete Querlage des Embryos deutet also darauf hin, daß auch die zarte Beschaffenheit des Gametophyten abgeleitet ist und daß die massigen Gametophyten einen ursprünglicheren Zustand darstellen (s. S. 87).

Von Bower (z. B. 1923, S. 300 ff.) wird der Suspensor besonders stark zur Homologisierung herangezogen. Ich muß mich mit einem kurzen Hinweis auf diese Ansicht begnügen, da es mir weder erwiesen erscheint, daß die als Suspensor bezeichneten Gebilde homolog im phylogenetischen Sinne sind, noch daß allgemein das Vorhandensein eines Suspensors ein primitives Merkmal darstellt. Das fast immer herangezogene einzige Argument: der Suspensor finde sich vorzugsweise bei Pflanzen, die auch sonst primitiv sind, ist ja, wie immer wieder betont werden muß, allein kein sehr sicheres Argument. Überdies stoßen wir gerade hier auf eine ganze Reihe sehr bedenklicher Ausnahmen: die *Psilotales* besitzen keinen Suspensor, während er für die Phanerogamen sehr charakteristisch ist. — Ein gesicherter Kern dieser Bowerschen Ansicht liegt vielleicht in der Annahme, daß sowohl für die *Lycopsida* wie für den Formenkreis der *Marattiales* (zu dem wohl auch die Phanerogamen gehören) die Ursprünglichkeit eines, wohl selbständig erworbenen, Suspensors wahrscheinlich ist.

2) Die Lage der künftigen Organbereiche am Embryo.

Schwieriger als diese allgemeinen Symmetrieachsen lassen sich die einzelnen Embryoteile miteinander vergleichen und für die phylogenetischen Beziehungen verwerten.

Es ist, wie Abb. 32 zeigt, nur eines sicher, daß die entsprechenden Organe aus ganz verschiedenen Keimbezirken entstehen.

Vielleicht erschweren unbewiesene Voraussetzungen (z. B. daß die ersten Teilungswände bei allen Formen homologe Abschnitte trennen) die phylogenetische Auswertung der Embryogenie. Möglicherweise liefern die allgemeinen Symmetrie- und Lagebeziehungen der Organanlagen (ohne Rücksicht auf das Zellteilungsschema) ein leichter vergleichbares Bild, wie z. B. Goebel (1918, S. 989 ff.) in einem ähnlichen Fall ausgeführt hat. Jedenfalls steht eine solche Auffassung in besserer Übereinstimmung mit den neueren entwicklungsphysiologischen Anschauungen. Doch fehlt es noch an einer eingehenderen Analyse. (Einzelfragen vgl. die analogen Darlegungen S. 333).

Zusammenfassend lassen sich also bei der Phylogenie der Kormophyten folgende Hauptlinien verfolgen:

1. Eine Herausdifferenzierung von mannigfaltig gestalteten äußeren Organen; von Hauptachsen (wie den Baumstämmen), von Blättern, Blütenorganen und Wurzeln aus einem gleichartig thallos gebauten, gabelig verzweigten Körper;

2. Im Inneren eine reiche Gewebsdifferenzierung, die sich vor allem in der Umbildung der Stele, des Holzkörpers zeigt,

3. Eine zunehmende Differenzierung der mit der Fortpflanzung zusammenhängenden Organe, die zu einer vermehrten Fürsorge der Nachkommen-

schaft führt, wie sie sich namentlich bei den zuletzt auftretenden Samenpflanzen, den Angiospermen, zeigt¹⁾.

Diesen Punkten wollen wir nun bei der Einzelbetrachtung vor allem unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Literatur: Kormophyten. Allgemeiner Teil, b) Fortpflanzung²⁾.

- Bower, F. O., The Primitive Spindle as a Fundamental Feature in the Embryology of Plants. Proc. R. Soc. Edinb. 1922, Vol. 43, p. 1.
- Studies in the Morphology of Spore Producing Members V. Phil. Transact R. Soc. London B. 1903, Vol. 196, p. 191.
- The Ferns (Filicales). Vol. I—III. Camb. Univ. Press. 1923, 1926, 1928.
- Bruchmann, H., Vom Prothallium . . . einig. Selaginella-Arten. Flora, 1909, Bd. 99, S. 12.
- Buder, J., Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatsh. f. d. naturw. Unterricht, 1916, Bd. 9.
- Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreich. Ber. d. D. Bot. Ges., 1916, Bd. 34, S. 559.
- Campbell, The Structure and Development of Mosses and Ferns. 2. Aufl. 1905; 3. Aufl. 1918, New York and London.
- The Relationships of the Anthocerotaceae. Flora 1925, Vol. 118/19, p. 62.
- Čelakovský, L., Über die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen. Sitz.-Ber., Math.-nat. Kl., K. Böhm. Ges. d. Wiss., 1874.
- Über den dreifachen Generationswechsel im Pflanzenreich. Ebenda 1877, S. 151.
- Church, A. H., Thalassiphyta and the Subaerial Transmigration. Oxford Bot. Mem. 1919, Nr. 3, Univ. Press.
- Claussen, P., Fortpflanzung im Pflanzenreiche. Kultur der Gegenwart, 1915, Bd. IV₁, S. 479.
- Coulter, J. H., The Evolution of Sex in Plants. Univ. of Chicago, Sci. Ser. Vol. 1, 1916.
- Davis, B. M., The Origin of the Sporophyte. Am. Naturalist, 1903, Vol. 37, p. 411.
- Fritsch, F. E., Thalassiphyta and the Algal Ancestry of the Higher Plants. New Phytologist, 1921, Vol. 20, p. 165.
- Goebel, K., Archegonienstudien I. Flora, 1892/93, Bd. 76, S. 92.
- Experimentell-morphologische Mitteilungen. Sitz.-Ber. d. Bayer. Akad. d. Wiss., München, math.-phys. Kl., 1907, Bd. 37, S. 119.
- Hanstein, J., Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Bot. Abh., 1870, Bd. 1.
- Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw., Leipzig 1851.
- Land, W. J. G., A Suspensor in Angiopteris. Bot. Gaz., 1923, Vol. 75, p. 421.
- Leitgeb, H., Zur Embryologie der Farne. Sitz.-Ber. Akad. Wien Math.-Nat. Kl. I, 1878, Bd. 77.
- Lignier, O., Equisetales et Sphénophyllales etc. Bull. Soc. Linn. de Normandie, 1903, Sér. 5, Vol. 7, p. 93.
- Meyer, K. J., Die Entstehung der Landvegetation. Moskau 1922 (russ.).
- Pringsheim, N., Über den Generationswechsel der Thallophyten usw. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin, Dez. 1876, S. 869.
- Über die Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, S. 1.
- Renner, O., Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Centralbl., 1916, Bd. 36, S. 337.
- Sadebeck, E., Equisetales. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1900, Bd. 1, IV, S. 520.
- Wettstein, F. v., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererbungsl. 1924, Bd. 33, S. 1.

1. Abt.: Bryophyta (Moose)³⁾.

Die allgemeine Einordnung der Moose in die Phylogenie der Kormophyten haben wir bereits oben (S. 87) beim Generationswechsel erörtert, da diese Fragen unlösbar miteinander verbunden sind. Obwohl es mir wahrscheinlich ist, daß die Moose sich als eigentliche Landpflanzen erst nach den Pteridophyten herausgebildet haben, bespreche ich die Moose hier traditionsgemäß vor den übrigen Kormophyten. Denn auch die heutigen Moose zeigen noch so viel „ursprüngliche“ Merkmale, d. h. Merkmale, die das Werden der Land-

1) Die Parallele mit der tierischen Phylogenie, bei der auch die Säugetiere die zuletzt auftretende Gruppe darstellen, ist augenfällig.

2) Literatur über „a) vegetative Organe“ s. S. 80.

3) Als Ergänzung für meine kurze Darstellung der Probleme der Moosphylogenie sei auf Goebel (1910 und 1918), Schiffner (1917) und Wettstein (1924) verwiesen.

vegetation, den Übergang vom Wasser aufs Festland, charakterisieren, daß ihre Besprechung am Anfang der Kormophyten auch sachlich begründet ist.

Die übliche Gliederung der Moose in *Hepaticae* (Lebermoose) und *Musci* (Laubmoose) kennzeichnet zweifellos 2 phylogenetisch zu sondernde, wenn auch vielleicht nicht ganz einheitliche, Gruppen. Stark umstritten ist die Frage: Welche dieser beiden Gruppen ist die ältere? d. h. präziser gefragt: in welcher Gruppe finden sich besonders viel ursprüngliche Merkmale? Die Antwort ist wegen der spärlichen Funde fossiler Moose und wegen der „Spezialisationskreuzungen“ nicht leicht und stark umstritten.

Diejenigen, welche die Lebermoose „für primitiver“ halten, können anführen, daß die ältesten sicher bekannten Moose Lebermoose (Abb. 33) aus dem Karbon sind (vgl. unten S. 100). Ferner herrscht bei den Lebermoosen noch die thallose, gabelig verzweigte Tracht (vgl. Abb. 34 a) vor. Allerdings zeigen die Lebermoose auch ebenso unbestreitbar ab-

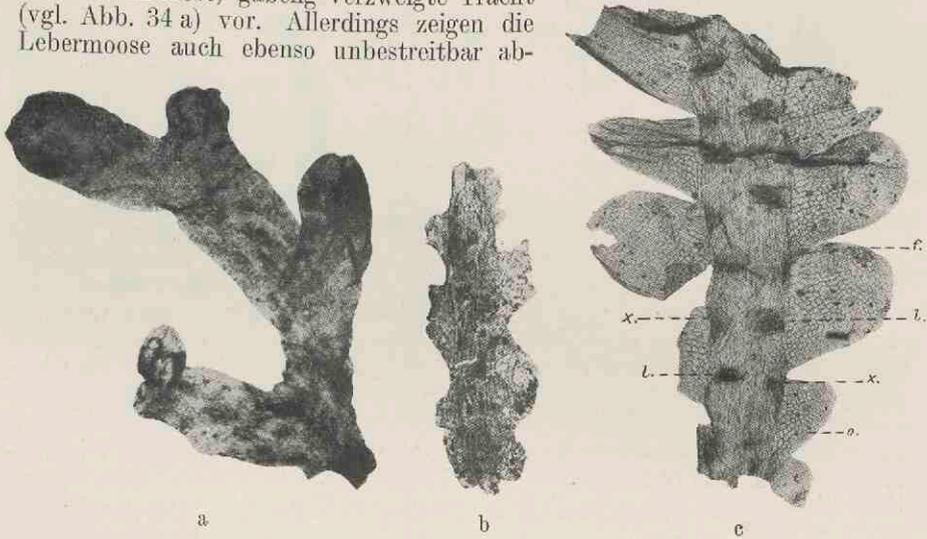


Abb. 33. *Hepaticites*-Arten. (Ob.-Karbon.)

- | | |
|--------------------------------------|-----------------|
| a) <i>H. Willsi</i> Walton | thallos. |
| b) <i>H. lobatus</i> Walt. | thallos-folios. |
| c) <i>H. Kidstoni</i> Walt. | folios. |

(Aus Walton, 1925.)

geleitete Züge. So besitzen manche Lebermoose, und gerade thallose Formen wie die *Marchantiales*, eine Gewebedifferenzierung, z. B. in ihren Luftkammern, wie sie kaum bei anderen Kormophyten und jedenfalls nicht bei Laubmoosen erreicht wird. Ferner muß man die relativ schwach gegliederten Sporophyten der Lebermoose (bei der oben [S. 85] gemachten Annahme eines ursprünglichen gleichartigen Generationswechsels) als abgeleitet betrachten.

Kurz, man muß wohl schon hier betonen, daß beide Hauptgruppen der Moose sich selbständig nach verschiedenen Richtungen hin differenziert haben. Wenn wir also, wie üblich, unsere Betrachtung der Moose mit den Lebermoosen beginnen, so soll damit keineswegs die starke Differenzierung einiger Merkmale bei ihnen überschen werden.

Hepaticae (Lebermoose).

Karbonische Lebermoose sind erst vor wenigen Jahren genauer von Walton (1925 und 1928) nach strukturbietendem Material aus dem Oberkarbon

beschrieben worden (Abb. 33). Sie werden meist in der wohl unnatürlich großen Gattung „*Hepaticites*“ zusammengefaßt. Im ganzen besehen sind diese karbonischen Lebermoose noch primitiver als die meisten heutigen; insbesondere fehlen noch histologische Differenzierungen wie Luftkammern (unten S. 101). Bemerkenswert ist jedoch, daß diese Gattung „*Hepaticites*“ doch schon eine große Anzahl der heutigen Gestalten enthält. Neben thallos organisierten Formen wie *H. Willsi* und *metzgerioides* finden sich auch schon an die komplizierteren Jungermanniaceen mahnende, d. h. in Blatt und Achsen gegliederte, Pflanzen vor wie *H. Kidstoni*. Auch Zwischenformen zwischen diesen beiden Typen sind in *H. lobatus* (Abb. 33 b) aufgefunden.

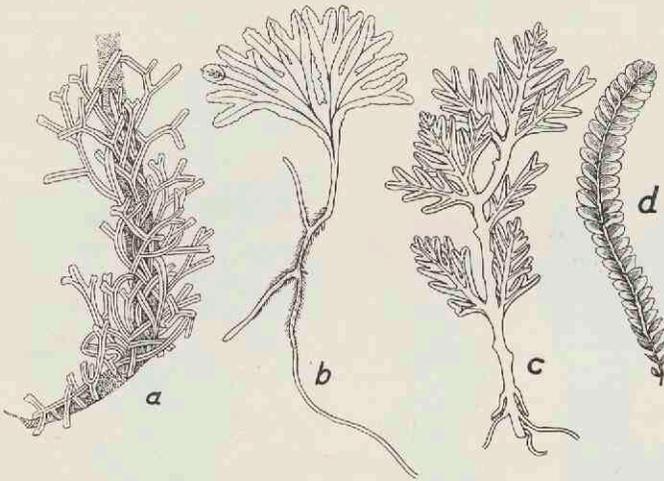


Abb. 34. Gestaltung der Lebermoosform.

- a) *Metzgeria* sp. reine Dichotomie.
 b) *Blyttia decipiens* } Übergangsformen zur fiedrigen Verzweigung.
 c) *Aneura eriocaulis* }
 d) *Plagiochila asplenoides*, typisch fiedrige Verzweigung.
 [Nach Lotsy (1909) Fig. 84; Goebel (1918) Fig. 509 und 512,
 und Harder (1928) Fig. 93.]

Diese Gestaltungsfülle deutet darauf hin, daß sich

entweder die Lebermoose schon während einer längeren (dem Oberkarbon vorangehenden und durch Fossilfunde nicht belegten) Epoche herausdifferenziert haben,

oder daß sich die Lebermoose in der Zeit des Oberkarbons sprunghaft entwickelt haben. Wir werden dieser schwer entscheidbaren Alternative auch später noch bei anderen Pflanzengruppen begegnen.

Geschlechtsorgane und Sporophyten sind bei den karbonischen Lebermoosen noch nicht aufgefunden. Doch wird man den Autoren, die sich mit diesen Fossilien eingehender beschäftigt haben (vgl. z. B. Walton l. c. und Troll), beipflichten dürfen, daß dies lediglich auf Rechnung der unvollkommenen Erhaltung zu setzen ist.

Lebermoose mit Luftkammern sind als *Palaeohepatica* aus dem Keuper beschrieben. Einen großen Reichtum von Lebermoos-Formen, die mit heutigen Gattungen übereinstimmen, haben aber erst die Einschlüsse im Bernstein (Oligozän) überliefert.

Damit sind die wesentlichsten Daten der Paläobotanik für die Lebermoosphylogenie wiedergegeben. Suchen wir das Bild nun etwas durch die Betrachtung der rezenten Formen zu ergänzen!

Auch die heutigen Lebermoose bewahren unzweifelhaft eine Anzahl Merkmale, die auf ein Wasserleben der Vorfahren, auf einen Tangcharakter hinweisen. Dahin ist zunächst die durchgängig hygrophytische Lebensweise der Lebermoose zu rechnen. Wer Lebermoose sammeln will, muß sie — von wenigen Ausnahmen abgesehen — in feuchten Wäldern suchen.

Dann ist auch noch ein großer Teil der heutigen Lebermoose durch einen (im ganzen) tangartigen Habitus ausgezeichnet. Echte Wurzeln fehlen z. B. ganz allgemein; wie die Tange verankern sich die Lebermoose durch einzellige oder höchstens aus Zellreihen bestehende Rhizoide. Weiter sind eine ganze Reihe von Lebermoosen nicht in Sproßachse und Blätter gegliedert, sondern gabelig-thallos. Wir haben einen echten Thallus, der flächenförmig unter gabeliger Verzweigung dahinkriecht. (Abb. 34 a). Ein mechanischer Mittelstrang ist selten und dann nur schwach ausgebildet. Die Lebermoose wachsen ja nicht mehr in der Brandungszone, die sie mechanisch stark beansprucht. Spezifische Landcharaktere, wie der Transpiration dienende Spaltöffnungen¹⁾ und wasserleitende Tracheen bzw. Tracheiden, fehlen ganz. Dazu kommt noch, daß einzelne Formen, die meisten Anthocerotaceen, in ihrer Zytologie ein ausgesprochenes Algenmerkmal, nämlich ein bis wenige Chromatophoren mit Pyrenoiden besitzen.

Diese primitiven Merkmale schließen natürlich nicht aus, daß sich andere Merkmale der Lebermoose im Laufe der Phylogenie höher differenziert haben. Und zwar können wir im Aufbau zwei Richtungen bzw. Reihen der Höherdifferenzierung erkennen.

In der einen Reihe blieb der äußere thallose Habitus erhalten, dafür differenzierte sich das Gewebe sehr stark. Das ist der Fall bei den *Marchantiales*. Sie sind durch die Herausbildung besonderer Assimilationsorgane: der Luftkammern oder Atemhöhlen, die vielfach ein fädiges Assimilationsgewebe enthalten, charakterisiert.

Ob diese Atemhöhlen tatsächlich als eine völlige Neubildung aufgefaßt werden müssen, ist mir allerdings nicht ganz sicher. Erinnern wir uns, daß auch bei den Algen die Oberfläche des Thallus vielfach von assimilierenden Haaren eingenommen wird. *Chorda tomentosa* sei als Beispiel angeführt. Nun läßt sich bei den Marchantiaceen ontogenetisch verfolgen (vgl. Goebel 1918, S. 899 f.), daß die Atemhöhle an Keimlingen zunächst eine flache Mulde ist, daß also das Assimilationsgewebe hier zunächst oberflächlich liegt, wie bei den genannten Algen. Die Hypothese (mehr ist es allerdings nicht), daß die Ontogenie in diesem Falle die Phylogenie widerspiegelt, daß also bei den Ahnen der Marchantiaceen die Assimilationshaare oberflächlich lagen und mit dem Übergang zum Landleben in die Atemhöhlen verlagert wurden, läßt sich wohl kaum ganz von der Hand weisen.

Die höchst eigentümlichen schirmförmigen Träger der Geschlechtsorgane, die Marsupien usw., welche manche Marchantiaceen besitzen, sind jedoch zweifellos phylogenetische Neuerwerbungen dieser Reihe. Für ihr genaueres Studium muß auf die Spezialwerke (vgl. z. B. Goebel, 1918) verwiesen werden.

In der 2. Reihe, die zu den foliosen *Jungermanniales* führt, fehlt die komplizierte Gewebedifferenzierung. Dagegen wandelt sich hier die äußere Gestalt sehr stark. Der Thallus differenziert sich zum Kormus, d. h. es tritt eine Arbeitsteilung in Sproßachse und seitlich ansitzende Blätter auf. (Abb. 34). Die oben geschilderten karbonischen Belege (Abb. 33 c) zeigen uns, daß die Kormus-Bildung schon sehr früh auftrat. Sie mag übrigens parallel in verschiedenen Reihen vor sich gegangen sein.

Goebel hat mehrfach darauf hingewiesen, daß wir eine solche Reihe, wie die Differenzierungsreihe der Lebermoose von thallosen zu foliosen Formen, auch in umgekehrter Richtung lesen können. Vom Standpunkt der „Idealistischen“ Morphologie (die übrigens Goebel prinzipiell ablehnt) ist es auch schwer, sich für eine bestimmte heutige Lebermoosform als Ausgangspunkt zu entscheiden. Es

1) Ausnahme: der *Anthoceros*-Sporophyt, mit Spaltöffnungen.

ist ferner unbedingt zuzugeben, daß wir auch vom phylogenetischen Standpunkt in Einzelfällen gelegentlich eine phylogenetische Rückdifferenzierung in den thallosen Zustand annehmen dürfen, ja müssen; z. B. ist bei den Rafflesiaceen unter den Angiospermen eine solche Rückdifferenzierung sicher eingetreten. Aber das sind doch Ausnahmen, denen wir vielleicht vereinzelte Lebermoosfälle (z. B. *Zoopsis* und Verwandte¹⁾ zurechnen dürfen. Für die Kormophyten als Gesamtheit ist die phylogenetische Entwicklung vom dichotom sich gliedernden Thallus zum foliosen Aufbau sehr gut gesichert, da die ältesten Formen durchaus thallos sind oder doch durch ihren dichotomen Aufbau dahin konvergieren. Wir haben daher keinerlei Grund, diese Entwicklungsrichtung für die Lebermoose — wenigstens ihrer Mehrzahl nach — anzuzweifeln.

(Wegen des Problems der korrelativen Merkmale vgl. S. 382). Analoge Schlüsse sichern auch unsere anderen Ableitungen.

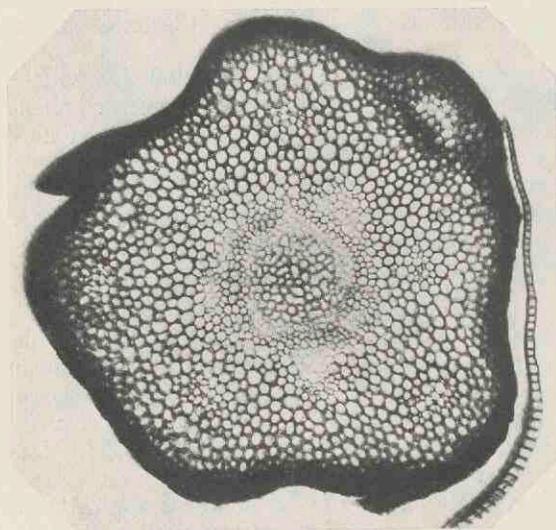


Abb. 35. *Polytrichum formosum*.

Stämmchen eines rezenten Laubmooses (quer).

Protostele mit einem „Holzteil“, der aus den zentral gelegenen dunkelwandigen „Hydroiden“ besteht und einem „Siebteil“, der aus den darum liegenden zartwandigen „Leptoiden“ besteht.

(Original.) Vergr. 96mal.

Die Columella besteht, namentlich im unteren Teil, aus langgestreckten, inhaltsarmen Zellen; sie hat völlig den Charakter einer einfachen Stele, wie der Achsenstrang im Gametophyten der Laubmoose.

Der Gametophyt bei den *Anthocerotales* ist dagegen relativ unbedeutend differenziert. Beide Generationen sind sich also ziemlich ähnlich. Campbell sieht in der eingesenkten Lage der Geschlechtsorgane, die sich gleichfalls bei den (viel ursprüngliche Charaktere aufweisenden) Marattiaceen vorfindet, ein weiteres ursprüngliches Merkmal der *Anthocerotales*.

Die übliche Gruppierung der Lebermoose in:

- I. *Anthocerotales* = stark entwickelter Sporophyt.
- II. *Marchantiales* = reiche Gewebsdifferenzierung im Gametophyten.
- III. *Jungermanniales* = weitgehende morphologische Gliederung erreicht.

1) Vgl. Goebel 1893 und 1918, S. 695 ff.

entspricht also wohl den phylogenetischen Beziehungen. Wir können auch einzelne Merkmale mit guten Gründen als primitiv oder abgeleitet bezeichnen. Jede der Gruppen enthält aber primitive und abgeleitete Merkmale gemischt, so daß die Bezeichnung einer der heutigen Gruppen als Ausgangsform für die anderen kaum möglich ist.

Musci (Laubmoose).

Phylogenetisch brauchbare Daten sind hier noch spärlicher als bei den Lebermoosen. Sichere fossile Reste kennen wir erst aus dem Tertiär¹⁾. Es ist unter anderem sehr erstaunlich, daß die Gattung *Sphagnum* sogar erst seit dem Diluvium bekannt ist. Ob das Fehlen der Laubmoose in den älteren Schichten für eine späte phylogenetische Entstehung oder für eine große Vergänglichkeit der alten Formen²⁾ spricht, ist sehr schwer zu entscheiden. Jedenfalls wird man die für die *Musci* charakteristische Ausbildung der Mooskapsel mit ihrem Öffnungsmechanismus sowie auch die regelmäßig deutliche morphologische Gliederung des Gametophyten in Sproßachse und Blatt als ein gegenüber den *Hepaticae* abgeleitetes Merkmal bezeichnen dürfen.

Interessant ist das Auftreten einer Art Protostele, d. h. eines Gewebes längsgestreckter Zellen („Hydroiden“), die an Tracheiden anklagen, im Inneren mancher Moos-Stämmchen. (Vgl. Abb. 35, sowie Tansley and Chick und Waenker von Dankenschweil.) Auf weitere Einzelheiten verzichten wir in Anbetracht der großen phylogenetischen Unsicherheit.

Literatur. Bryophyta.

- Brotherus, V. F., Musci. In Engler, A., Die natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., Leipzig 1924 und 1925, Bd. 10 u. 11.
- Campbell, D. H., The Structure and Development of Mosses and Ferns. 2. Aufl., New York 1918.
- The Relationships of the Anthocerotaceae. Flora, 1925, Vol. 118/9, p. 62. (Vgl. das Referat von Ziegenspeck im Bot. Echo = Beibl. z. Bot. Arch. S. 75).
- Goebel, K., Archegoniatenstudien. Flora, 1893, Bd. 77, S. 82.
- Archegoniatenstudien XIII und XVII. Ebenda 1910, Bd. 101, S. 43 und 1927, Bd. 122, S. 33.
- Organographie der Pflanzen II. Jena 1918.
- Kuhlbrod, H., Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose. Beitr. z. allgem. Bot. 1922, Bd. 2, S. 363.
- Mielinski, K., Über die Phylogenie der Bryophyten. Bot. Arch. 1926, Bd. 16, S. 23.
- Ruhland, Musci (Allg. Teil) in Engler, Natürl. Pflanzenfam., 2. Aufl., Leipzig 1924, Bd. 10.
- Schiffner, V., Die systematische und phylogenetische Forschung in der Hepaticologie. Progr. r. bot. 1917, Bd. 5, S. 387.
- Tansley, A. G., and Chick, Notes on the Conducting Tissue-System in Bryophyta. Ann. of Bot., 1901, Vol. 15, p. 1.
- Troll, W., Bryophyta, in: M. Hirmer, Handbuch der Paläobotanik. München und Berlin 1927, Bd. 1, S. 137.
- Waenker von Dankenschweil, H., Beiträge zur Anatomie der Laubmoose. Diss. Freiburg i. Br., 1915.
- Walton, J., Carboniferous Bryophyta I and II. Ann. of Bot., 1925, Vol. 39, p. 563, und 1928, Vol. 42, p. 707.
- Weyland, H., Beiträge zur Kenntnis fossiler Moose. Senckenbergiana, 1925, Bd. 7, S. 8.

2. Abt.: Psilophyta³⁾

(mit Anhang: *Asterophyta* und *Psilotales*).

Von dieser ältesten Landpflanzengruppe aus dem Obersilur bis Mitteldevon wissen wir erst seit kurzer Zeit, seit wenig mehr als 10 Jahren

1) Die paläozoischen und mesozoischen „*Muscites*“-Arten (seit dem oberen Ob.-Karbon) sind für eine phylogenetische Betrachtung als paläobotanische Problematika wegen ihrer schlechten Erhaltung unbrauchbar (vgl. auch Walton, 1928).

2) Letzteren Standpunkt hat vor allem Weyland (1925) vertreten.

3) φλόξ = nackt, weil die Pflanze — wie *Psilobum* — nackte, d. h. blattlose Triebe besitzt.

genaueres (Kidston und Lang). Die Bedeutung der Psilophyten für unsere phylogenetischen Anschauungen ist aber ganz außerordentlich groß, weil wir hier eine ausgesprochene Ausgangs- und Mischgruppe für die übrigen Pteridophyten haben. Einerseits vermitteln die Psilophyten nämlich zwischen Algen und Kormophyten, andererseits zwischen den einzelnen Kormophytenstämmen selbst. Ja, sogar die Moose zeigen einige Beziehungen zu ihnen.

Die größte Bedeutung für all diese Fragen, insbesondere für die Geschichte der Eroberung des Landes durch die Pflanze, kommt nach unseren heutigen Kenntnissen der Familie der *Rhyniaceen* zu; hier finden wir am meisten primitive Merkmale. Keine andere Pflanzengruppe können wir annähernd mit ähnlichem Recht als Urform für irgendwelche später daraus entwickelte Formen ansprechen.

Die sonst meist zu den Psilophyten gerechnete Familie der *Asteroxylaceen* wird anschließend als besondere Ordnung unter den Asterophyten behandelt. Ihre schon jetzt bekannten Unterschiede gegenüber dem Typus der Psilophyten, den *Rhyniaceen*, scheinen mir allzu groß, um die übliche enge Vereinigung der Rhyniaceen mit den Asteroxylaceen zu gestatten. Solange jedoch über die Beschaffenheit der Fortpflanzungsorgane bei den Asteroxylaceen noch Zweifel herrschen können, und solange wir über etwa vermittelnde Formen, wie über die Psilophytaceen, nichts Sicheres wissen, möchte ich mich begnügen, die problematische Stellung der Asteroxylaceen durch ihre Behandlung als Anhang (S. 114) zu den Psilophyten anzudeuten. In gleicher Weise werden die heute lebenden *Psilotales*, die manche Merkmale der Psilophyten besonders rein überliefern, und deren verwandtschaftliche Beziehungen ebenfalls problematisch sind, in einem Anhang (S. 118) berücksichtigt.

1. Fam.: **Rhyniaceae.**

Rhynia.

Wir kennen zwei einander sehr nahestehende Arten (*Rh. major* und *Rh. Gwynne-Vaughani* Kidst. und Lang) von einem schottischen Fundort des oberen U.- bzw. unteren M.-Devon (Oldred)¹⁾. Die Rhynien besiedelten hier in dichten Scharen einen etwas anmoorigen Standort. Von ihrem Vorkommen machen wir uns am besten ein Bild, wenn wir an einen dichten Binsenbestand auf einem Flachmoor oder am Rande eines Tümpels denken.

Allgemeine Morphologie.

Denn binsenähnlich war die Gesamtracht der Rhynien (Abb. 36). Die ganze Pflanze war höchstens $\frac{1}{2}$ m hoch. Stielrunde nackte Triebe, also noch sehr primitive „Telome“ ohne Blätter, ohne deutliche Sonderung von Haupt- und Nebentrieben²⁾ ragten in die Luft. Zum Unterschied gegenüber Binsen sind aber diese *Rhynia*-Triebe wiederholt gabelig oder „dichotom“ verzweigt. Natürlich fehlt bei diesen „Ur-Landpflanzen“ Blütenbildung völlig. Die Gesamtracht von *Rhynia* war also noch ausgesprochen thallophtisch.

Anatomic. Auch im Inneren der Triebe fehlt noch die reiche Gliederung, die wir von heutigen Landpflanzen her gewöhnt sind. Wir haben bei den Rhy-

1) Rhynie bei Aberdeenshire. Die als strukturbietende Fossilien glänzend erhaltenen Pflanzen liegen im mittl. Oldred. Die Parallelisierung dieser Landfazies mit dem marinen Devon ist allerdings noch umstritten (vgl. Stolley 1925 und Kräusel 1926). Daher die Unsicherheit, ob man von U.- oder M.-Devon sprechen soll.

2) Höchstens *Rhynia Gwynne-Vaughani* hat etwas kürzere und deutlich seitlich gestellte Triebe, die aber im Prinzip noch wie die anderen Triebe gebaut sind.

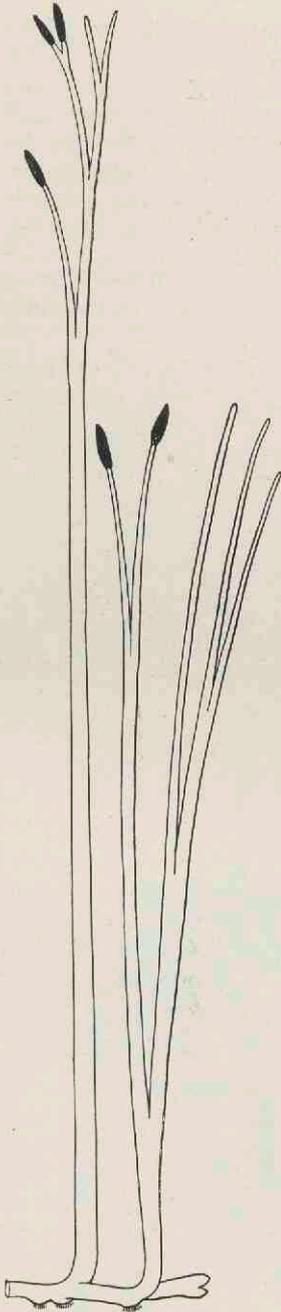


Abb. 36. *Rhynia major* Kidst. und Lang. — (M.-Devon.)

Rekonstruktion einer Pflanze mit fertilen und sterilen Telomen sowie mit einem kriechenden Rhizom.

[Nach Kidston und Lang 1921, IV, Taf. 1 (wenig modifiziert).]

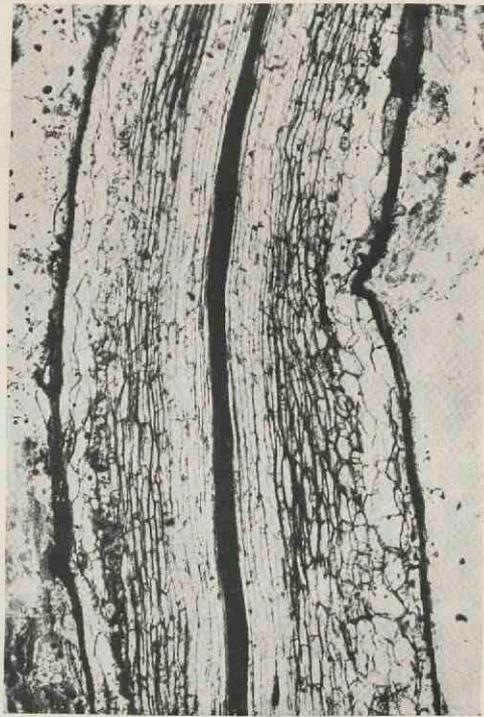
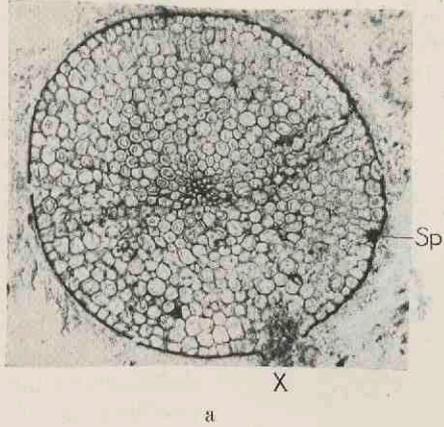


Abb. 37. *Rhynia Gwynne-Vaughani*.

Telom: a) quer, b) längs. — (M.-Devon.)

St. = Protosteles (wenig zelliger Holzteil; Siebteil gegenüber der Rinde kaum abgegrenzt).

Sp. = Spaltöffnung, wenig eingesenkt.

X = angemerterter Teil der Epidermis.

(Original.) Vergr. 30mal.

niaceen eigentlich nur zwei Gewebssorten: Xylem und dünnwandiges, parenchymatisches Gewebe.

Die Achse des ganzen Triebes wird eingenommen vom Xylem, d. h. von einem geschlossenen Strang Ring- bzw. Spiraltracheiden (Abb. 37, vgl. auch die ähnlich gestalteten Tracheiden Abb. 48). Bei der kleineren Art: *Rh. Gwynne-Vaughani* sind alle Tracheiden ganz gleichartig (Abb. 38 a), bei der größeren Art: *Rhynia major* können wir jedoch im Zentrum, ein etwas englumigeres, zuerst gebildetes Protoxylem, von einem erst später, an älteren Trieben herausdifferenzierten Metaxylem unterscheiden (Abb. 38 b).

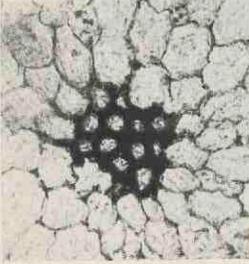


Abb. 38 a.

Rhynia Gwynne-Vaughani Kidst. und Lang.

(M.-Devon.)

Protostele (quer).

Holzteil aus wenigen (etwa 13) Tracheiden bestehend.

(Original, Schiffsammlung Heidelberg 368/67.)

Vergr. 200mal.

Der Holzteil besitzt also Protostelencharakter. Rund um das Xylem herum liegt dünnwandiges Gewebe. Scharfe Grenzen sind in ihm nicht zu beobachten; die innerste Gewebspartie mag jedoch als Siebteil bezeichnet werden, d. h. die Zellen sind längsgestreckt wie Siebröhren. Wahrscheinlich hat sich hieraus phylogenetisch der Siebteil nach Art der heutigen Kormophyten herausgebildet. Der *Rhynia*-„Siebteil“ wird wohl auch, wie der Siebteil bei den heutigen Kormophyten, organische Stoffe geleitet haben. Aber er entbehrte doch noch aller spezifischen Eigentümlichkeiten, wie Siebplatten usw.

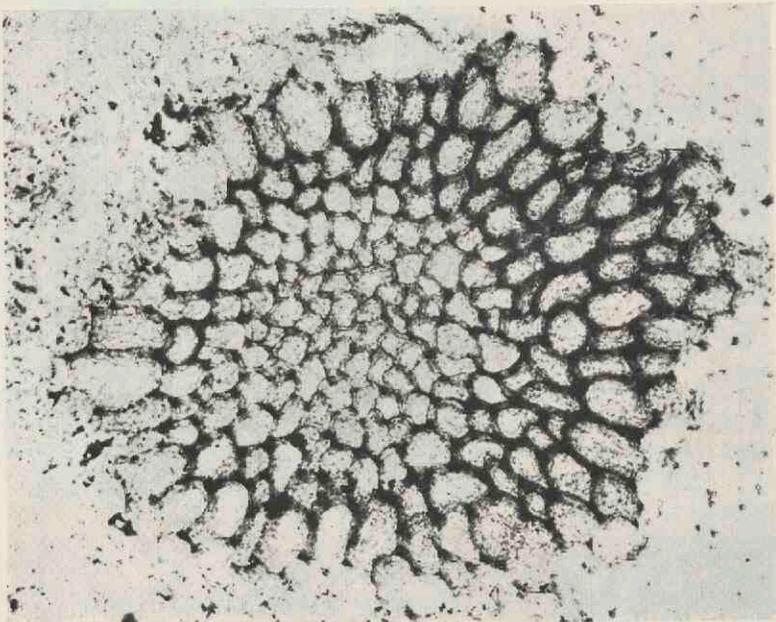


Abb. 38 b. *Rhynia major* Kidst. und Lang. — (M.-Devon.)

Protostele (quer).

Holzteil aus zentralem oder „mesarchem“ (dünnwandigem) Protoxylem und peripherem (dickwandigem) Metaxylem bestehend.

(Original, Schiffsammlung Z. 58) — Vergr. 200mal.

Auch die Epidermis ist gegenüber der Rinde nur durch ihre Lage und den dichten Zusammenschluß der Zellen sowie auch durch die eingelagerten, schwach eingesenkten Spaltöffnungen charakterisiert. Die Schließzellen (Abb. 39 A) zeigen noch einen recht einfachen Bau. Er entspricht dem auch noch recht einfach funktionierenden „Archetypus“ (Fl. Kraus, vgl. Zimmermann 1927).

Namentlich am basalen Teil der Triebe hat man lenticellenartige Wucherungen beobachtet. Ob ihnen eine phylogenetisch hohe Bedeutung zukommt (vgl. hierüber Kidston und Lang (1921, S. 848) möchte ich sehr bezweifeln.

Wir kennen von *Rhynia* aber nicht nur die fertigen vegetativen Organe, sondern auch den Vegetationspunkt. Es hat sich hier (übrigens auch bei anderen altertümlichen Kormophyten) die für manche Anschauungen überraschende Tatsache ergeben, daß der Scheitel eines solchen Vegetationspunktes nicht von einer einzigen großen Scheitelzelle eingenommen wird. Sondern es finden sich (ähnlich wie bei manchen heutigen Lycopsiden und eusporangiaten Farnen, sowie bei den Phanerogamen) eine größere Anzahl von Initialzellen. Die große Scheitelzelle, z. B. bei leptosporangiaten Farnen, ist also offenbar eine abgeleitete Einrichtung (vgl. S. 201).

Sporangien. Die Enden der Triebe sind teilweise fertil, d. h. keulenförmige Sporangien. Die Sporangienwandung ist mehrschichtig (außen eine derbwandige Epidermis, innen eine Art Tapetenschicht). Wir haben also einen ausgesprochen eusporangiaten Typ. Irgendeine präformierte Oeffnungsstelle, wie bei den Farnsporangien, ist nicht nachzuweisen. Die Sporen liegen vielfach ihrer Bildung entsprechend noch in Tetraden beisammen (vgl. das gleiche Bild von *Hornea*, Abb. 41 c). Wie oben (S. 83) erwähnt, dürfen wir annehmen, daß aus diesen Sporen eine vergängliche Gametophytgeneration hervorgegangen ist.

Basalorgane. Eigentliche Wurzeln fehlen. Kriechende Rhizome von ähnlichem Bau wie die Lufttriebe (allerdings ohne Spaltöffnungen und mit vereinfachter Stele) verankerten die Pflanze (Abb. 36). Von diesen Rhizomen und den basalen Teilen der Lufttriebe gingen feine Rhizoide aus, die wohl die Verankerung verstärkten und der Wasseraufnahme dienten.

Goebel 1923 (S. 1607) und andere Autoren haben die Frage aufgeworfen, ob nicht *Rhynia* statt primitiv stark abgeleitet sein könne. Diese Frage verdient

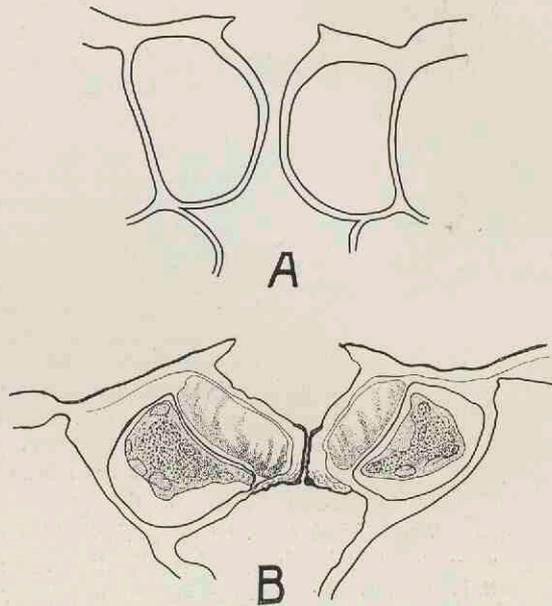


Abb. 39.

Spaltöffnungen der *Psilophyta* im Querschnitt.

- A. von *Rhynia major*, Wände ziemlich gleichmäßig dick.
 B. von *Asteroxylon Mackiei*, Wände nach innen sehr stark verdickt.

(Nach Zimmermann 1926/27, Abb. 4 B u. F.)

natürlich eine sehr ernsthafte Berücksichtigung. Sie verdient es um so mehr, als wir wiederholt auf *Rhynia* als einen „Urtyp“ zurückgreifen. Es handelt sich um eine ganze Reihe von Einzelproblemen:

1. Hat man ein Recht, die sogenannten „primitiven“ Eigenschaften von *Rhynia* ganz allgemein als primitive Kormophytenmerkmale anzusprechen — selbst wenn sie gerade bei *Rhynia* als Reduktionserscheinung auftreten sollten?

Folgende Eigenschaften z. B. sollen primitiv sein:

- a) Das Fehlen einer Differenzierung in Blatt und Sproßachse;
- b) die gabelige Verzweigung der Telome;
- c) die Protostele mit Spiraltracheiden und kaum differenziertem Siebteil;
- d) die Terminalstellung der Sporangien homolog den „Phylloiden“.

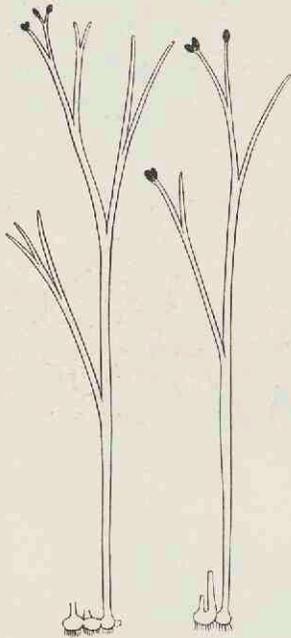


Abb. 40. *Hornea laquearia*
Kidst. u. Lang. (M.-Devon.)

Rekonstruktion einer Pflanze mit fertilen und vegetativen Telomen sowie mit Basalknollen.

(Aus Kidston u. Lang, 1921, IV, Taf. II.) Vergr. ca. $\frac{3}{5}$ mal.

Natürlich läßt sich diese Frage nicht durch Betrachtung von *Rhynia* allein lösen. Wenn wir aber die Gesamtheit der Kormophyten, der fossilen und der rezenten, überblicken, so finden wir unverkennbar, daß gerade die genannten Eigenschaften bei den altertümlichen Formen im gehäuften Maße auftreten; d. h. in den altertümlichen Kormophytengruppen herrscht eine Konvergenz auf den *Rhynia*-Typ hin. Einzelbeispiele werden wir z. B. bei den altpaläozoischen *Primojilices*, *Hyeniales* und Protolpidodendraceen, demnach in allen Pteridophytenabteilungen, kennen lernen. Selbst wenn wir also *Rhynia* selbst als abgeleitet betrachten müßten, hätten wir doch ein Recht, die genannten Merkmale als primitive Kormophytenmerkmale anzusprechen.

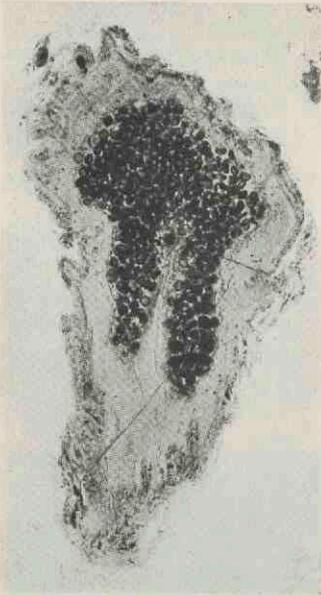
2. Sind gerade bei *Rhynia* diese Eigenschaften primitiv, oder ist *Rhynia* etwa erst wieder sekundär zu dieser Ursprünglichkeit zurückgekehrt? Diese Frage ist natürlich weitgehend unabhängig von der ersten. Oben (S. 24) habe ich schon erwähnt, daß ein solcher phylogenetischer Umweg in Einzelfällen durchaus vorgekommen sein mag. Für *Rhynia* ist mir das aber wegen des hohen Alters und der einzigartigen Häufung ursprünglicher Eigenschaften äußerst unwahrscheinlich.

3. Ist *Rhynia* selbst der wirkliche Ahn für die „abgeleiteteren“ Kormophyten? Hinsichtlich dieser Frage kann man tatsächlich etwas skeptisch sein. Gewiß sind die Rhyniaceen die ältesten derzeit gut bekannten Kormophyten. Aber fast gleichzeitig, noch im M.-Devon, treten wesentlich kompliziertere Formen, z. B. *Asteroxylon*, auf. Es ist mit unseren allgemeinen phylogenetischen Anschauungen kaum zu vereinbaren, daß in dieser kurzen Zeitspanne eine derartige Umwandlung vorgekommen ist, selbst wenn man annimmt, daß im Mitteldevon als Folge der Eroberung des Landes „explosionsartig“ neue Typen entstanden sind. Überdies deuten auch einige Merkmale von *Rhynia*, wie die Tracheiden und die Spaltöffnungen auf eine ziemlich lange Geschichte als Landpflanze hin. Kurz es mag sein, daß *Rhynia* selbst als ein konservativer Typ ins Mitteldevon hineintrage, wie in die heutige Zeit etwa *Ginkgo*.

Andere Rhyniaceen.

Hornea (Abb. 40).

Von den übrigen Psilophyten ist am besten bekannt *Hornea Lignieri* Kidst. und Lang vom gleichen Fundort wie *Rhynia*. Dieser Psilophyt ähnelt *Rhynia* sehr stark, namentlich auch in seinem thallosen, blattlosen Habitus. Als Unterschied besitzt er statt der Kriechsprosse ein mehr knolliges Rhizom, und vor allem erstreckt sich in seine Sporangien ein steriler Achsenstrang ähnlich der Moos-Columella (Abb. 41).



a



b

Abb. 41 a und b. *Hornea Lignieri*.

- a) Sporangium längs; die dicke Sporangienwandung und die zentrale Columella sind hell, die Sporenmasse dunkel.
b) Doppelsporangium quer.

Vergr. 30mal.

(Original, Schiffsammlung Z Nr. 18 und Heidelb. Bot. Inst. No. 23.)

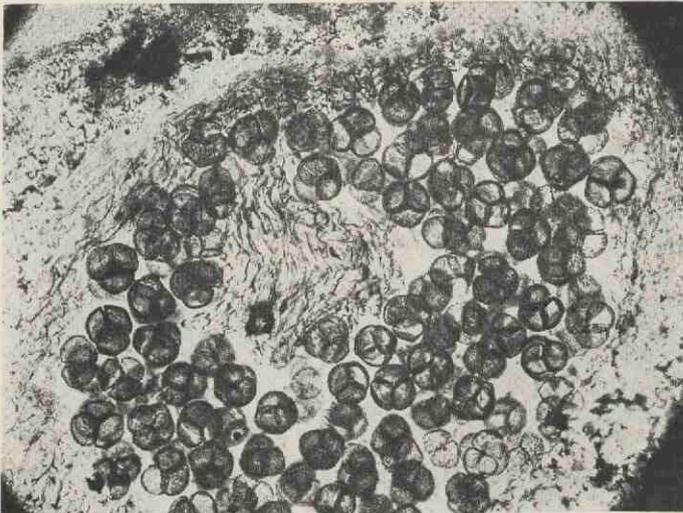


Abb. 41 c.

Hornea Lignieri. Ein Sporangium der Abb. 41 b stärker vergrößert. Sporen in Vierergruppen (die 4. Spore jeder Gruppe meist von den 3 anderen überdeckt). Sporenmembran mit warziger Skulptur. In der Mitte des Sporangiums die Columella. Vergr. 104mal. (Original.)

Die Unterschiede sind sicher bemerkenswert, sie scheinen mir aber nicht so groß, um — bei der heute doch sicher erst recht provisorischen Gruppierung der Psilophyten — bereits die Aufstellung einer eigenen Familie zu rechtfertigen. Auch scheint es mir gewagt, allein aus der Columella direkte phylogenetische Beziehungen zu den Moosen erschließen zu wollen. Es sind übrigens auch schon im U.-Devon von Norwegen ähnliche Sporangien mit Columella von Halle (1916) beschrieben worden.

Hostimella.

Auch *Hostimella* Stur, namentlich aus dem böhmischen und englischen Oldred, möchte ich vorläufig in Uebereinstimmung mit Lang (1926) als eine besondere Psilophytengattung aufrechterhalten, denn die Zugehörigkeit von *Hostimella* zu *Asteroxylon*-Arten (s. unten S. 118), welche Kräusel und Weyland (1926) vertreten, scheint mir

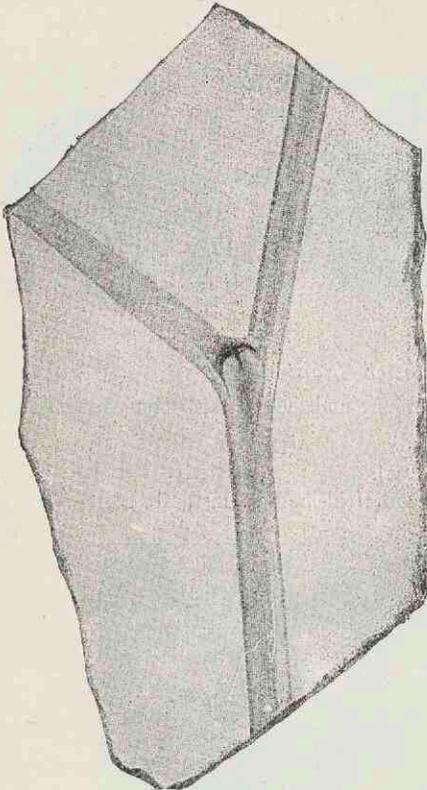


Abb. 42. *Hostimella hostimensis* Pot. u. Bertr. var. *typica*. (M.-Devon, Böhmen.) Gabelung eines Telomstandes mit „Knospen“.

(Aus Potonié 1921, S. 113, Fig. 70).



Abb. 43. *Hostimella pinnata* Lang. Teil eines Sporangienstandes (in den Sporangien eine Columella?). M.-Devon.

(Aus Lang 1926, Fig. 69.) Vergr. 2,5mal.

mindestens nicht für alle bisher beschriebenen Formen wahrscheinlich, geschweige denn gesichert.

Hostimella hostimensis, der Prototyp dieser Gattung, aus dem böhmischen Oldred hat nach der Beschreibung von Potonié und Bertrand (1903) gabelig verzweigte, nackte Triebe. Es ist also hierin ein typischer Psilophyt. Aber einige andere Merkmale sind schon stärker abgeleitet und im Hinblick auf die Weiterentwicklung der Kormophyten bemerkenswert.

Einmal finden wir bei *Hostimella* an der Gabelstelle zweier Triebe regelmäßig oder mindestens sehr häufig „Knospen“ (Abb. 42). Man hat jedoch

wohl noch niemals ausgetriebene „Knospen“ beobachtet; die Bezeichnung „Knospe“ ist also wohl irreführend. Könnten nicht die „Knospen“ wasser-aufnehmende Organe nach Art der „Ligula“ bei den Lycopsiden (S. 127) sein? Eine sichere Antwort wäre wegen der Entstehung solcher Organe sehr interessant; doch reichen die bisherigen Angaben zur Entscheidung nicht aus.

Ferner finden wir öfters bei *Hostimella* schon die Andeutung einer Übergipfelung eines Gabelastes, so daß der andere Ast seitenständig am Hauptast wird. Diese Übergipfelung scheint an den fertilen Teilen die Regel zu sein, wenigstens bildet Lang (1925) als Fruktifikation von *Hostimella pinnata* Lang (Abb. 43) einen regelrecht gefiederten Sporangienstand mit seitenständigen Sporangien ab. Der undifferenzierte Sporangienstand beginnt hier zum Sporophyll zu werden.

Taenioceras
(*Haliserites*).

*Haliserites*¹⁾ aus dem U.-Devon hatte — wie sein Name andeutet — gleichfalls einen sehr tangähnlichen thallophytischen Habitus, (Abb. 44). Es waren, vielleicht noch im Wasser (offenbar Süßwasser) wachsende Pflanzen, die sich allerdings durch echte Tracheiden bereits als Gefäßpflanzen dokumentierten. Im übrigen sind sie recht schlecht erhalten. Das Gleiche gilt von den anderen ihnen ähnlichen Formen, insbesondere den ober-silurischen Resten, die vielleicht teilweise den Psilophytaceen zuzurechnen sind. Für eine Vertiefung der phylogenetischen Kenntnisse wäre natürlich gerade die Erforschung dieser unterdevonischen und silurischen Psilophyten besonders wichtig.

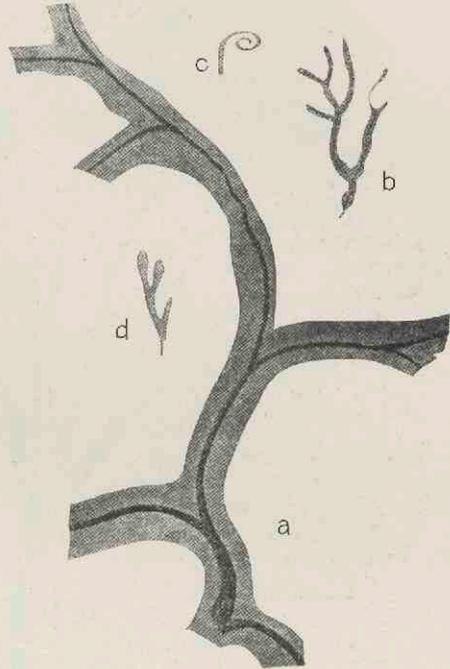


Abb. 44. *Haliserites Dechenianus* Goepp.
(U.-Devon.)

- a) älterer, b) junger Telomstand.
c) eingerolltes junges Telom. d) Sporangien.
ca. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.
(Aus Pia, 1926, Abb. 111.)

2. Fam.: Pseudosporochneaceae.

Die einzige aus Abdrücken einigermaßen bekannte Art: *Pseudosporochmus Krejčí* Potonié und Bernard aus dem Ob. M.-Devon von Böhmen (Abb. 45) zeigt bereits in ihrer äußeren Morphologie eine höhere Differenzierung als die Rhyniaceen, eine Differenzierung, die auf die jüngeren Pteridophyten hinweist.

Einerseits war nämlich *Pseudosporochmus* ein kleines Bäumchen von 2 bis 3 m Höhe. Ein von der Krone abgesetzter Stamm bildete sich dadurch aus, daß (mindestens am fertigen Stamm) die ersten Verzweigungsstellen relativ hoch über dem Boden (1 m und mehr) lagen, und daß dann gleich eine Reihe von Gabelästen nahezu von einem Punkt ausgingen.

1) Von *Haliseris*, einer Braunalge.

Als zweite „Neuerung“ bemerken wir Ansätze zu einer Blattbildung: Die letzten, durchweg gabeligen Auszweigungen verbreitern sich zu schmalen Blättchen oder vielleicht auch zu Sporangien¹⁾ (Abb. 45 rechts unten). Auch die

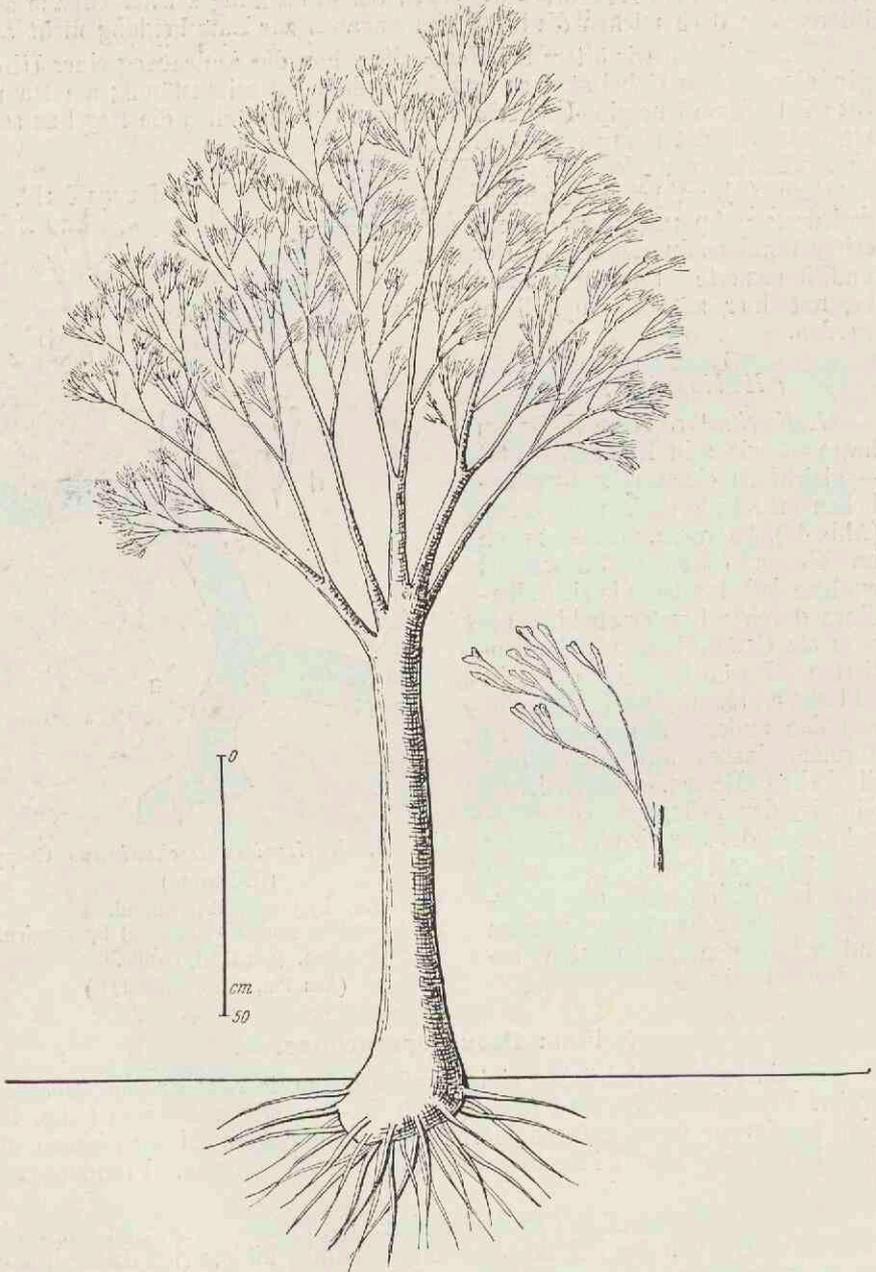


Abb. 45. *Pseudosporochnus Krejčii* Potonié und Bertr. (Ob. Mitteldevon.)
Rekonstruktion nach Potonié und Bertrand 1903 sowie nach Material des Bot. Inst.
Tübingen. Rechts unten ein Phylloidstand in natürl. Größe. — (Original.)

1) Potonié und Bertrand (1903) haben die Möglichkeit ausgesprochen, die letzten Auszweigungen von *Pseudosporochnus* seien Sporangien. Obwohl bisher keine Sporen nach-

Holzanatomie scheint etwas komplizierter zu sein als bei den Rhyniaceen; doch erlaubt der ungünstige Erhaltungszustand hierüber bisher keine sichere Entscheidung.



Abb. 46. *Asteroxylon Mackiei*
Kidst. u. Lang. (M.-Devon.)
(Rekonstruktion.) Oben rechts ein
Sporangienstand. $\frac{3}{5}$ nat. Größe.
(Nach Kidston und Lang, 1921,
IV, Taf. II.)

Es gibt übrigens noch eine größere Zahl ähnlicher Formen, die man mit *Pseudosporochnus* in engere Beziehungen bringen kann. Wir verweisen hier nur auf die als Ausgangsgruppen der Articulaten und Pteropsiden behandelten *Hyeriales* (S. 160) und *Primofilices* [vgl. insbesondere die *Cladoxylales* S. 185; sowie die Gattungen *Milleria* und *Aneurophyton* (S. 194)], vorzugsweise devonische oder höchstens unterkarbonische Formen.

3. Fam.: Psilophytaceae.

Diese Familie unterscheidet sich von den Rhyniaceen im wesentlichen durch dornähnliche Auswüchse der Oberfläche. Auch bei einer *Rhynia-*

gewiesen sind, mag diese Vermutung für einen Teil der Auszweigungen zutreffen. Ganz allgemein, d. h. für sämtliche Auszweigungen, ist sie aber kaum zutreffend. Die Übereinstimmung der letzten Auszweigungen von *Pseudosporochnus* mit Blattbildungen ist so groß (wie ich mich auch an Originalmaterial überzeugt habe), daß wir auch bei *Pseudosporochnus* im Gegensatz zu den Literaturangaben sicher einen Teil der Endverzweigungen als sterile Phylloide betrachten dürfen. Man vergleiche z. B. mit *Pseudosporochnus* (Abb. 45) die Blätter der *Hyeriales* (S. 161 und Abb. 92) sowie der *Cladoxylales* (S. 186 und Abb. 116).

Art: *Rh. Gwynne-Vaughani* kommen wenigstens kleine analoge lentizellenartige Höcker vor. Man hat solche Bildungen mit der Phylogenie der Blätter in Verbindung gebracht, doch scheint mir eine solche Deutung gewagt und höchstens für einzelne Ausnahmefälle möglich (vgl. oben S. 65 ff.). Im allgemeinen ist der Aufbau der Vertreter dieser Familie noch recht wenig bekannt. Ihre Fortpflanzungsorgane haben große Ähnlichkeit mit denen der Rhyniaceen.

1. Anhang: **Asterophyta**¹⁾.

Familie der **Asteroxylaceae**.

Als Typus betrachten wir die bestbekannte Form: *Asteroxylon Mackiei* Kidst. und Lang vom gleichen Fundort wie *Rhynia*, aber aus etwas älteren

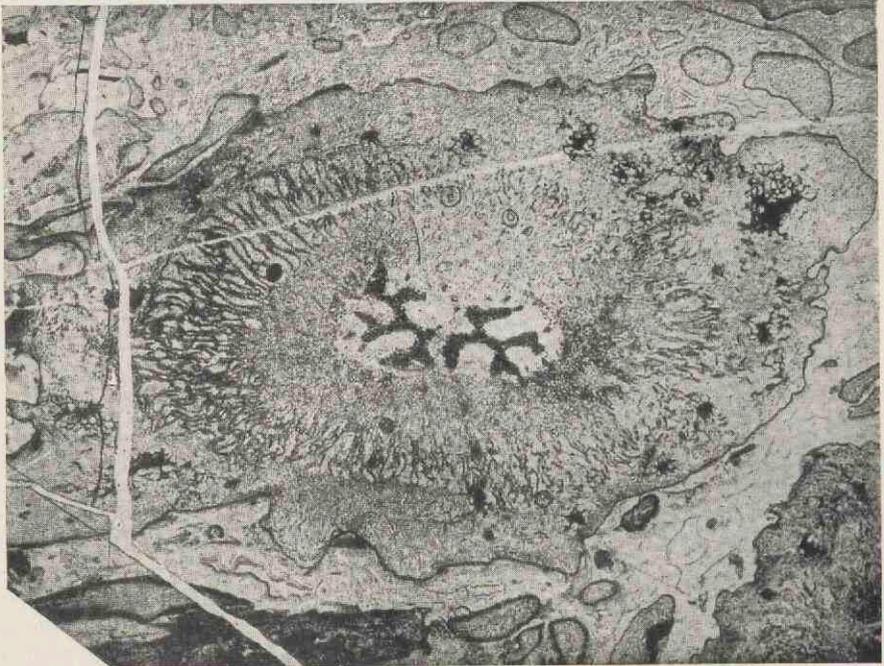


Abb. 47 a. *Asteroxylon Mackiei*.

Luftsproß (quer). Xylem in Gabelung, bzgl. Einzelheiten vgl. Abb. 47 b.

(Aus Kidston und Lang 1920 III, Taf. XIII, Fig. 96, Taf. 13). Vergr. 8,5mal.

(ebenfalls mitteldevonischen) Schichten. Die Gattung *Asteroxylon* ist in vieler Hinsicht schon wesentlich höher differenziert als *Rhynia*. Und doch können wir ihre Merkmale durchaus auf diejenigen von *Rhynia* phylogenetisch zurückführen.

Eine höhere Differenzierung zeigt schon die **allgemeine Morphologie** der oberirdischen Organe. Die Luftsprosse waren dichtbeblättert und hatten das Aussehen eines Bärlapps (*Lycopodium*) aus unseren heutigen Wäldern, d. h. zahlreiche kleine Blättchen saßen dicht gedrängt ungefähr spiralförmig an gabelig verzweigten Hauptachsen (Abb. 46).

Auch die **Anatomie** von *Asteroxylon* bietet ein komplizierteres Bild als bei *Rhynia*.

1) Diagnose der Abteilung *Asterophyta* vorläufig gleich der Familie *Asteroxylaceae* Hirmer.

a) Blätter.

An den Blättern sind die relativ zahlreichen Spaltöffnungen (vgl. Zimmermann, Abb. 2, Taf. I) bemerkenswert. Aber auch der Bau der Spaltöffnungen selbst ist wesentlich komplizierter als derjenige von *Rhynia*, wie besonders der Vergleich der Querschnittsbilder zeigt (Abb. 39). Insbesondere klingt die stark verdickte Bauchwand der Schließzellen einerseits an die Spaltöffnungsgestaltung vieler rezenter Formen, (vor allem der Angiospermen), andererseits aber auch an die Lycopsiden (vgl. Abb. 67 S. 142) an.

b) Stamm.

Die Gewebesonderung in Rinde und Stele ist viel ausgeprägter als bei den Rhyniaceen. Auch die Rinde selbst (vgl. Abb. 47 a und b) ist recht kompliziert gebaut. Große Luftkammern oder „Interzellularen“ finden sich in ihr. Man spricht hier — wie bei der ähnlichen Rinde heutiger Selaginellen — von einem „Trabekulargewebe“. Entsprechend der äußeren Morphologie ist aber insbesondere die

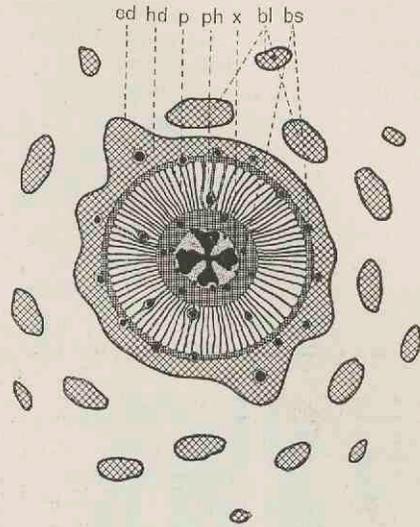
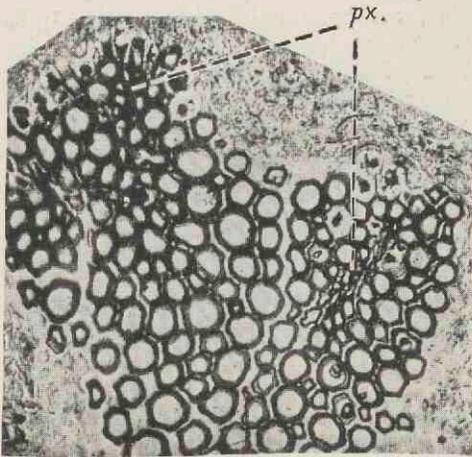


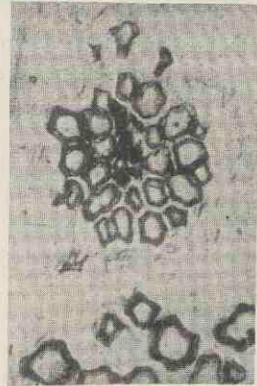
Abb. 47b. *Asteroxylon Mackiei*, vgl. 47a, etwas schematisiert.

- ed = Epidermis.
 hd = Außenrinde.
 p = Innenrinde mit Trabekulargewebe.
 ph = Phloëm.
 x = Xylem.
 bl = Blätter.
 bs = Blattspurstränge.

(Aus Pia 1926, Fig. 110 C.)



c



d

Abb. 47c und d. *Asteroxylon Mackiei*.

- c) Peripherie des Xylems mit dem mesarchen Protoxylem (px), sowohl in den Strahlenden der Aktinostele wie
 d) in den Blattspursträngen nach ihrer Loslösung.

(Aus Kidston und Lang, 1921, Taf. X, Fig. 74 und 80.) Vergr. 92mal.

Stele durch eine reiche Gliederung ausgezeichnet. Im Querschnitt des Holzkörpers (Abb. 47) sehen wir eine typische Aktinostele. Wie bei vielen altertümlichen Formen sind die von dieser Aktinostele zur Blattbasis ausstrahlenden Blattspurstränge radiär, d. h. „mesarch“ gebaut (Abb. 47 c u. d). Dementsprechend wird auch das Protoxylem in den Strahlen des sternförmigen Holzteiles noch allseitig von Metaxylem umhüllt. Im Längsschnitt erkennen wir die Tracheiden des Holzkörpers als typische Ring- bzw. Schraubentracheiden (Abb. 48) genau wie bei den Rhyniaceen. Der Siebteil umzieht den Holzteil noch als geschlossener Mantel.

Die allgemeine phylogenetische Ableitung der Gestalt und Anatomie von *Asteroxylon* aus dem *Rhynia*-Typ haben wir oben (S. 77 f.) schon besprochen. Ich möchte daher hier nur noch meine Auffassung zusammengefaßt wiederholen, daß ich auch für *Asteroxylon* die Differenzierung der Triebe in Sproßachsen und Blätter durch „Übergipfelung“ für äußerst wahrscheinlich halte, und daß sich meines Erachtens die Ableitung einer Aktinostele vom *Asteroxylon*-Typ dann von selbst ergibt (vgl. Abb. 28).

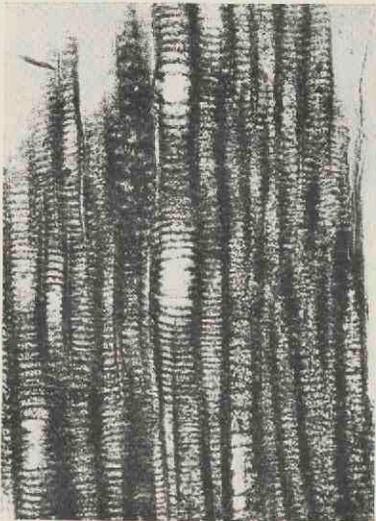


Abb. 48. Ring- bzw. Spiraltracheiden von *Asteroxylon Mackiei*. Orig. Vergr. 120mal, Schlißsamm. Z. 12.

Den allmählichen ontogenetischen Aufbau des Stelensystems bei *Asteroxylon* vom Protoxylem aus kann man sehr schön an Querschliffen durch die Knospen verfolgen. Schliffe in Höhe des Vegetationspunktes zeigen bereits kleine wohl ausgebildete Blätter um den Vegetationspunkt (Abb. 49 a), so daß also der zarte Vegetationspunkt schon hier wie bei den Knospen der meisten heutigen Kormophyten von Blättern eingehüllt war. Auch bei *Asteroxylon* besaß übrigens der Vegetationspunkt nicht nur eine, sondern zahlreiche Scheitelzellen¹⁾. Etwas tiefer geführte Schliffe (Abb. 49 b) zeigen in der Stammachse die Anlagen der Protoxylemstränge als isolierte Inseln, welche wegen des großen Plasmareichtums ihrer Zellen durch dunkle Farbe auffallen (Abb. 49 b). Noch weiter abwärts finden wir die Tracheiden dieser Protoxylemzellen

ausgebildet, so daß sie die zugehörigen Blätter rechtzeitig mit Wasser versorgen können. Das Vorseilen des Leitsystems der Blätter vor demjenigen der Achse wird notwendig, da die Blätter ja den Vegetationspunkt, wie wir sahen, im Wachstum überholen. Erst danach bilden sich die Metaxylemelemente rings um die Protoxyleminsel aus und versorgen wohl in erster Linie die Hauptachse selbst mit Wasser.

Die **Basalorgane** von *Asteroxylon* sind wie bei *Rhynia* Kriechspore, „Rhizome“; in Aufbau und Anatomie gleichen sie noch völlig denjenigen von *Rhynia*. Wir lernen hier bereits eine später noch wiederholt auftretende Gesetzmäßigkeit kennen, daß nämlich die unterirdischen Organe konservativer sind als die Luftspore.

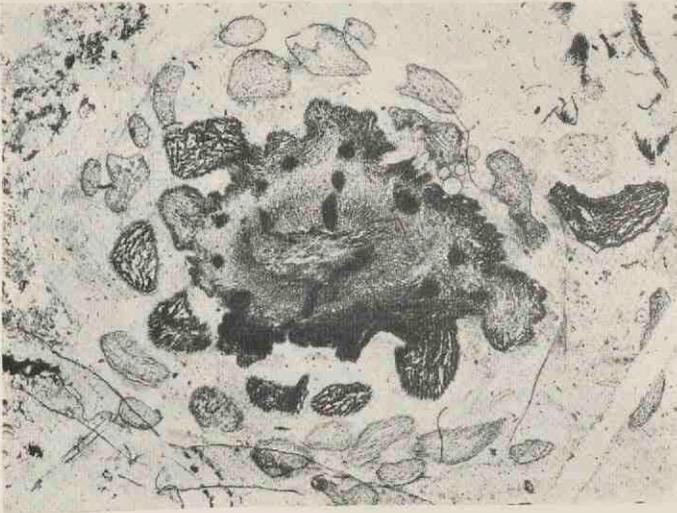
Sporangien sind nicht im unmittelbaren Zusammenhang mit den geschilderten Sprossen gefunden worden. Nur im selben Gesteinsblock wie *Asteroxylon* fand man — vielleicht zugehörige — gabelige und blattlose Spor-

1) Die gut erhaltenen Zellkerne sind bei Zimmermann, 1926/27, Phot. 3, Taf. I, wiedergegeben.

angienstände, deren Endverzweigungen wieder wie bei *Rhynia* in Sporangien ausliefen. Die einzelnen Sporangien sind höher differenziert als diejenigen von *Rhynia*; sie besitzen bereits am apikalen Ende eine dünne Stelle, an der sie



a



b

Abb. 49 a u. b. *Asieroxylon Mackiei*. 2 Querschliffe durch Knospen in verschiedener Höhe. a) in Höhe des (verdoppelten) Vegetationspunktes, umgeben von einem dichten Blattkranz. b) ca. 4 mm darunter. Protoxylem und Blattspurstränge differenzieren sich (als dunkle Gewebspartien) heraus.

Original. Vergr. 14mal. Schiffsammlung Z. Nr. 93.

zur Entleerung der Sporen aufplatzen (Abb. 50). Um diese „Dehiscenzstelle“ herum befindet sich ein Ring besonders dickwandiger Zellen, der offenbar als „Annulus“ ähnlich wie bei den Farnsporangien das Zerreißen des Sporangiums an der vorgezeichneten Stelle bewirkte.

Wenn auch der endgültige Beweis fehlt, daß die geschilderten Sporangien zu *Asteroxylon Mackiei* gehören, wird man diese von den Entdeckern Kidston und Lang gemachte Annahme der Zusammengehörigkeit für recht wahrscheinlich ansehen dürfen. Für unsere phylogenetischen Fragen ist die sichere Entscheidung nicht allzu wesentlich; denn, daß die Sporangien in den Formenkreis der *Psilophyta*—*Asterophyta* gehören, ist sicher, wenn vielleicht auch noch eine neue, bisher unbekannt Formengruppe vorliegen könnte.

Asteroxylon elberfeldense ist eine ähnliche Form. Auch hier nehmen die Entdecker Kräusel und Weyland einen Zusammenhang nackter Sporangien-

stände mit beblätterten Sprossen an. Im übrigen gab es offensichtlich im Devon noch eine Reihe ähnlich gestalteter Pflanzen von Bärlapptracht, die größtenteils in der *Asteroxylon* wohl nahestehenden Gattung *Thursophyton* untergebracht wurden.

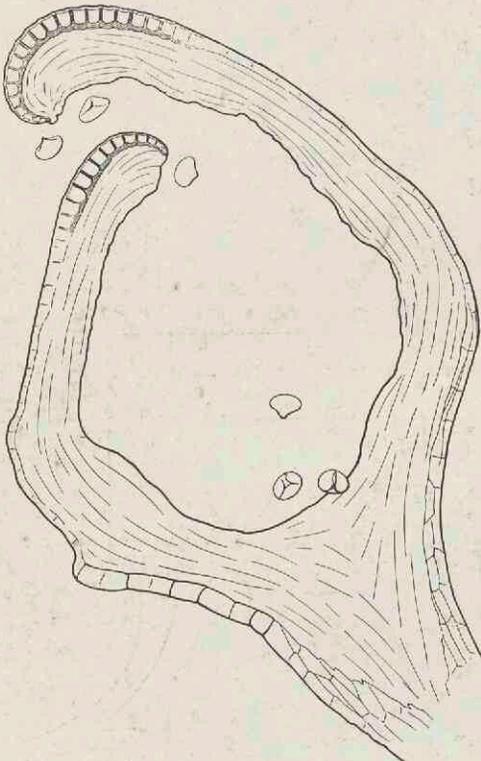


Abb. 50. *Asteroxylon Mackiei*.

Geöffnetes Sporangium (längs).

An der Spitze die Rißstelle des Sporangiums, in der Nachbarschaft der wandige „Annuluszellen“ sowie einige Sporen.

Original. Schiffsamml. Tüb. Bot. Inst. Nr. 26.
Verg. 90mal.

2. Anhang: Psilotales.

Die *Psilotales* sind ziemlich kleine, heute in den Tropen (und Subtropen) lebende Pflanzen. Sie sind recht formenarm; wir kennen nur 2 Gattungen:

Psilotum (Abb. 51), mit kleinen Blattschuppen und

Tmesipteris (Abb. 52), zweiseitig beblättert. Fossile Vertreter sind unbekannt. Bei den äußerst umstrittenen phylogenetischen Beziehungen (vgl. z. B. Solms 1884, Bower 1908, Goebel 1918, Sahn 1924 und Zimmermann 1926 sowie unten) wollen wir von der reinen Beschreibung ausgehen.

Allgemeine Morphologie.

Als echte Kormophyten besitzen die *Psilotales* einen typischen Generationswechsel.

Der Gametophyt ist ein mykotrophes unterirdisches knollenförmiges Gebilde (Abb. 53 A), ähnlich wie bei den *Ophioglossales* und *Lycopodiales*. Bemerkenswert

ist seine außerordentliche Ähnlichkeit mit dem Rhizom des Sporophyten (Abb. 53 B). Es gibt wohl kaum einen lebenden Kormophyten, bei dem sich beide Generationen so ähnlich sehen wie bei den *Psilotales*.

Der Sporophyt ist wurzellos. Er besitzt blattlose unterirdische Rhizome (Abb. 53 B), wie die Psilophyten, und oberirdische mit Schuppen bzw. Blättern versehene Sprosse. Die Trennung zwischen Rhizomen und oberirdischen Sprossen ist nicht sehr scharf; die Rhizome können aus der Erde herauswachsen und direkt zu oberirdischen Sprossen werden. Die Gesamtverzweigung der Triebe ist gabelig (Abb. 51 und 52).

Achsenanatomie.

Die Rhizome beider Gattungen besitzen noch wie diejenigen der Psilophyten echte Protostelen. In den oberirdischen Organen ist der Stelenbau jedoch komplizierter. *Psilotum* hat eine Aktinostele mit exarchem (selten, wie bei *Asteroxylon*, mesarchem) Protoxylem¹⁾. Das Zentrum der Aktinostele besteht jedoch nicht aus Tracheiden, sondern aus Sklerenchymfasern.

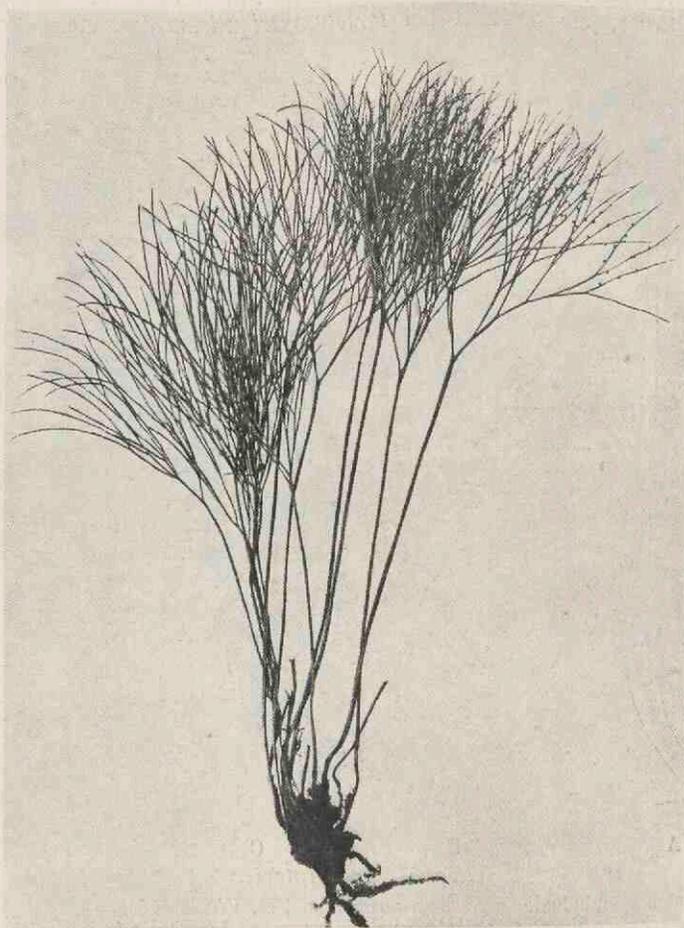


Abb. 51. *Psilotum triquetrum* Sw. Habitus einer fertilen Pflanze, $\frac{1}{2}$ mal natürl. Größe.
An dem Zweige rechts sind die Sporangien deutlich.
(Aus Domin, 1915, Fig. 56.)

Bei *Tmesipteris* (Abb. 54) dagegen hat sich die Stele nahezu völlig aufgelöst in einzelne Blattspurstränge, welche als Inseln im Siebteil bzw. Grundgewebe liegen. Es ist das Bild entstanden, das wir in Abb. 27 als Plekto-
stete wiedergegeben haben. Die Zerklüftung ist in der Regel sogar noch weiter fortgeschritten (Abb. 54). Sahni (1925) gibt für die Sproßbasis von *Tmesipteris Vieillardii* noch einen tracheidalen Achsenstrang an (Abb. 52 B i). Die Blattspurstränge, bzw. die Stelen der Fruktifikationsorgane selbst, sind

1) Boodle spricht von „Sekundärholz“ für die zentrifugal entstehenden Tracheiden.

noch genau wie bei *Asteroxylon* mesarch gebaut. Sie stellen also typische Protostelen nach dem *Rhymia*-Typ dar.

Seitenorgane.

Die Seitenorgane sind in der „Deutung“ die umstrittensten Bildungen. Rein beschreibend haben wir dreierlei Seitenorgane:

1. Schuppen (bei *Psilotum* am ganzen Sproß und bei *Tmesipteris* an der Sproßbasis); sie besitzen bei *Psilotum triquetrum* Sw. meist kein Leit-



Abb. 52. *Tmesipteris*.

A) Schema der Morphologie (nach dem aufrechten *Tm. Vicillardii* Dang.).

B) i—v Querschnitte durch A.; Xylem jeweils schwarz. Die Querschnitte zeigen die Umwandlung der Protostele (i) über eine Aktinostele (ii) in eine Plektoleste (iii).

C) *Tm. tannensis* Bernh., hängende Art. $\frac{3}{4}$ natürl. Größe.

D) Sporangienstand mit länglichem Synangium (= 2 Sporangien) und 2 Blättern.

(Aus Sahni, 1925, Textfig. 3 A u. B, Taf. 5 C, Fig. 8 u. 10, und Velenovski, Fig. 143 a).

bündel, ähnlich wie die Blätter von *Asteroxylon*; bei *Psilotum complanatum* Sw. sind sie jedoch genau wie die Laubblätter von *Tmesipteris* von einem einzigen, allerdings recht schwachen, Stelenstrang durchzogen.

2. Laubblätter bei *Tmesipteris*. An ihnen ist die Orientierung höchst auffällig (Abb. 52). Ihre Blattfläche erstreckt sich nämlich nicht, wie wir das von „typischen“ Blättern gewohnt sind, senkrecht zur Verzweigungsebene zwischen Hauptachse und Blattachse, sondern in dieser Verzweigungsebene (vor allem am Ende der Abb. 52 C deutlich). Die Blätter laufen demnach wie

ein Flügelsaum an der Sproßachse herunter. Die terminalen Blätter brauchen den Vegetationspunkt völlig auf, der ganze Sproß gleicht in dieser Beziehung einem Farnblatt.

3. Fruktifikationsorgane bei beiden Gattungen. Übereinstimmend haben wir bei beiden Gattungen ein kurzes Stielchen mit einer terminalen Sporangiengruppe (in der Regel bei *Psilotum* 3, bei *Tmesipteris* 2 Sporangien). Die Sporangien sind dickwandig („eusporangiat“), und wie bei den *Psilophyta* isospor. Jede Sporangiengruppe bildet ein „Synangium“, d. h. die Sporangien sind verwachsen, wie das schon bei *Hornea* gelegentlich vorkommt (Abb. 41 b). Die

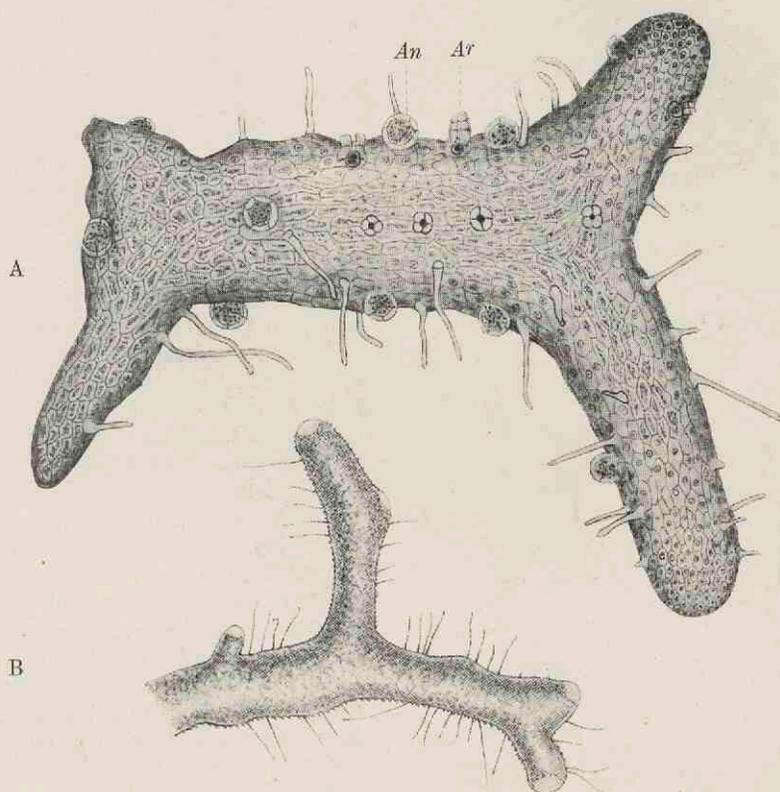


Abb. 53. *Psilotum triquetrum* Sw.

A Prothallium. Ar = Archegonium, An = Antheridium.
Zentrales Gewebe mit Mykorrhiza. Vergr. 45mal.

(Aus Lawson, 1917, Taf. 4, Fig. 24.)

B Rhizomspitze. Vergr. 145mal.

(Aus Solms-Laubach, 1884, Taf. 19, Fig. 3.)

Sporangien öffnen sich terminal. Auf beiden Seiten wird das Synangium von 2 Blättern bzw. Schuppen flankiert (Abb. 52 und 55). Doch geht die terminale Stellung des Synangiums im Laufe der Ontogenie meist etwas verloren (vgl. Abb. 52 und 55); das Synangium wird gegen die Stammseite des gemeinsamen Stieles verlagert.

Der Stelenbau dieser Seitenorgane ist durch ihre Herkunft von der Hauptstete gegeben (s. oben), d. h. im Stiele finden wir, namentlich bei *Tmesipteris*, deutlich ein mesarches Leitbündel bzw. eine Protostele vom *Rhynia*-Typ.

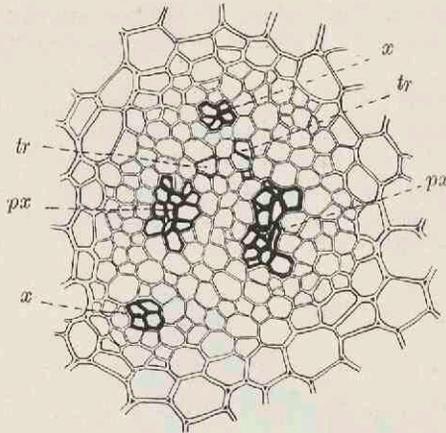


Abb. 54. Plektoleste von *Tmesipteris lannensis* (quer).

px = mesarches Protoxylem,
x = Stelenpartien ohne deutliches Protoxylem,
tr = zerstreute Tracheiden.

Vergr. 120mal.

(Aus Bower, 1908, Fig. 234.)

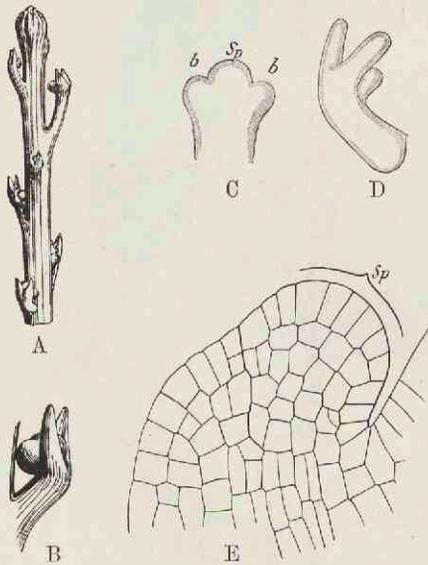


Abb. 55. *Psilotum triquetrum* Sw.

A fertiles Zweigende. B eine Sporangien-
gruppe mit 3 synangial verwachsenen Sporangien
und 2 Schuppenblättern.

C, D 2 verschieden alte Entwicklungsstadien
einer Sporangien-Gruppe, in C die Sporangien-
anlagen (Sp) noch deutlich terminal, die
Schuppenblätter (b) seitlich.

E noch jüngere Anlage einer Sporangien-
gruppe längs, nur die noch ungeteilte rein terminale
Sporangienanlage (Sp) ausgegliedert.

(A, B aus Velenovsky, 1905, Fig. 143.
C—E nach Goebel, 1882, Taf. VI, Fig. 9, 10.)

Auch die Blätter von *Tmesipteris* haben eine gleichgebauete mesarche Protoleste.

Auffälligerweise finden wir bei beiden Gattungen Spaltöffnungen vom Gymnospermentyp (Abb. 56), d. h. die Querschnittsform einer solchen Spaltöffnung zeigt Schließzellen von ungefähr zackigem Umriß ohne die bei den Angiospermen übliche Innenleiste („Hinterhorn“).

Phylogenetische Ableitung der *Psilotales*.

Die *Psilotales* zeigen eine Häufung primitiver Eigenschaften, d. h. von Merkmalen, welche das Gepräge der Urkormophyten tragen, wie keine anderen heutigen Kormophyten. Das Vorherrschen der gabeligen Verzweigung, die Wurzellosigkeit, die Protolesten bzw. Aktinostelen, die mesarchen Blattspurstränge, die terminale Sporangienstellung, die dicke Sporangienwand, die Isosporie und wohl auch die Ähnlichkeit der beiden Generationen — eine solche Kombination von Zügen, die wir fast alle zuvor bei den Psilophyten kennen gelernt hatten, ist von irgendeiner anderen heutigen Kormophyten unbekannt. Dazu kommen noch weitere abweichende, im Bild der heutigen Kormophyten fremdartige Bildungen, die sich eher auf die Urkormophyten als auf heutige Pflanzen zurückführen lassen; ich erinnere nur an die eigentümliche Blattorientierung von *Tmesipteris*!

Wir wollen aber auch nicht die abgeleiteten Züge übersehen. Züge, in denen andere heutige Kormophyten primitiver sind. Da wäre einmal die Gestaltung der Spaltöffnungen zu nennen, d. h. eine einseitige Differenzierung, in der Art, wie wir sie sonst nur bei den Gymnospermen und in einer gewissen Annäherung bei einigen Sonderlingen, nämlich den *Ophioglossales* und bei *Casuarina* wiederfinden (Zimmermann 1926). Im Gegensatz dazu ist

der primitive „Archetypus“ von *Rhynia* heute bei den *Filices* ziemlich verbreitet.

Bemerkenswert ist insbesondere, daß der Spaltöffnungsbau bei den beiden so verschieden lebenden Gattungen *Psilotum* und *Tmesipteris* prinzipiell gleich ist (Zimmermann 1926).

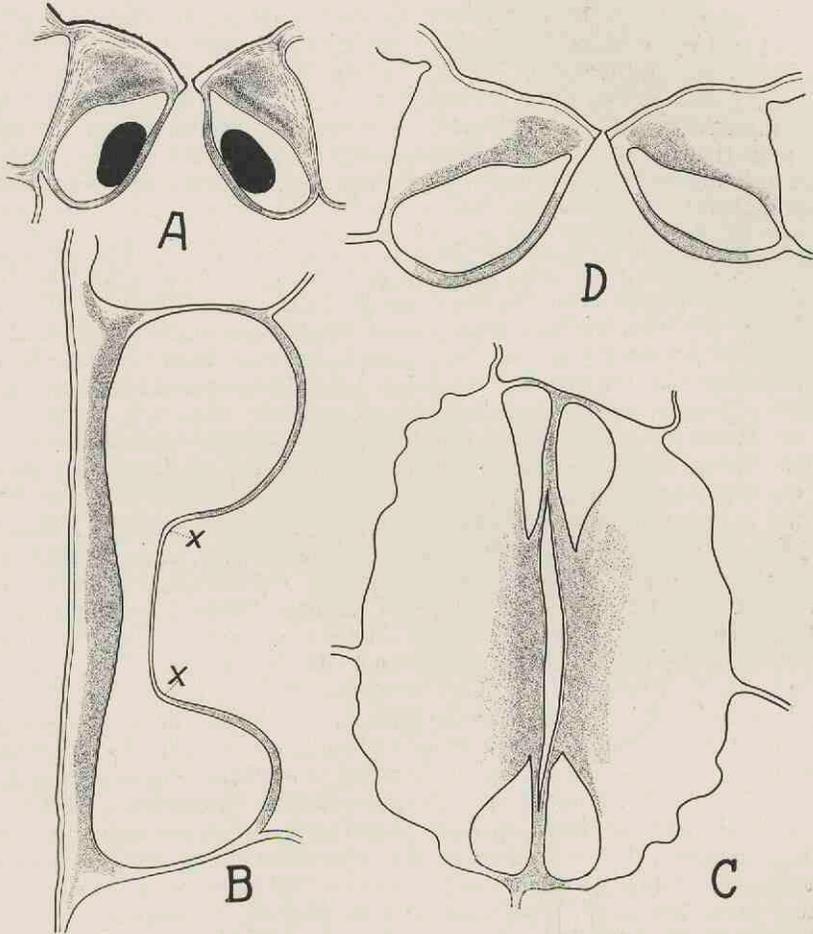


Abb. 56. Spaltöffnungen der *Psilotales*.

A *Psilotum triquetrum*, quer median; B längs; C Oberflächenansicht.
D *Tmesipteris lanmensis*, quer median. Verholzte Partien punktiert.

(Aus Zimmermann, 1926, Abb. 1 u. 3.)

Auch die Mykorrhiza in Rhizom und Prothallium dürfte bei den *Psilotales* kaum primitiv sein. Die Rhizome der bisher bekannten Psilophyten sind mykorrhizafrei.

Ursprünglich lebten noch beide Generationen autotroph. Die Mykorrhiza der *Psilotales* hat sich vermutlich über das Zwischenstadium eines Pilzparasitismus, der schon im Devon herrschte, herausgebildet. Wir können diese Behauptung auch damit stützen, daß zweifellos die Symbiose grüner bzw. ehemals grüner Pflanzen mit Pilzen in anderen Fällen ebenfalls ein abgeleiteter Vorgang ist; ich

erinnere nur an die Entstehung der Flechtensymbiose! Wann die *Psilotales*-Ahnen ein solches Merkmal erworben haben, ist allerdings schwer zu sagen. Sehr jung dürfte es kaum sein.

Wenn wir nun zu den „primitiven“ Merkmalen zurückkehren, so haben wir uns zu fragen, ob diese „primitiven“ Merkmale bei den *Psilotales* etwa wieder sekundär erworben sein könnten. Ich kann zur Antwort auf die gleiche Äußerung bei den *Psilophyten* (S. 108) verweisen. Gewiß könnte einmal ein solcher phylogenetischer Umweg vom Primitiven zum Komplizierten und wieder zurück zum Primitiven stattgefunden haben. Es könnte sein, daß sich in die Phylogenie der *Psilotales* von einem Psilophytenahnen ein komplizierteres Zwischenglied eingeschaltet hat. Aber irgendein solches Zwischenglied kennen wir nicht. Man muß sich daher mit einem Wahrscheinlichkeitsschluß begnügen, und der lautet entschieden mehr zugunsten einer Ursprünglichkeit als einer sehr starken Abgeleitetheit.

Die phylogenetischen Diskussionen bei den *Psilotales* kleiden sich meist in die Frage nach dem „morphologischen Wert“ des Sporangienstandes, also der Sporangiengruppe samt Stielchen und 2 flankierenden Blättern. Die Lage ist ähnlich wie beim *Ginkgo*-Beispiel (weiblicher Sporangienstand, vgl. S. 21 ff.). Die Antwort auf die Frage nach dem „morphologischen Wert“ ist äußerst verschieden abgegeben worden, oft auch vom selben Autor verschieden. Solch ein *Psilotales*-Sporangienstand wurde schon bezeichnet als

ein Sporophyll, d. h. als ein einzelnes „(Gabel-)Blatt“ oder als ein Sproß, d. h. eine Blätter und Sporangien tragende Achse oder als ein Organ „sui generis“.

Für die Blattnatur¹⁾ der Sporangienstände läßt sich zunächst die unmittelbar anschauliche, homologe Stellung aller Seitenorgane, d. h. der Blätter bzw. Schuppen und der Sporangienstände bei beiden *Psilotales*-Gattungen ins Feld führen. Man findet auch relativ leicht Übergangsbildungen zwischen sterilen Blättern und Sporangienständen. Ferner zeigt die innere Anatomie (insbesondere der Stelenbau des Stieles) bei den Blättern und den Sporangienständen eine große Ähnlichkeit. — Wenn man auf diese Weise den Sporangienstand der *Psilotales* mit einem Blatt, d. h. einem Sporophyll homologisiert, muß man die Sporangien als blattständig bezeichnen. Und da noch überdies die Blatteile des Sporangienstandes die Sporangien bergen, ist die Ähnlichkeit mit blattachselständigen Sporangien, z. B. bei den *Lycoposiden*- und *Sphenophyllum*-Sporophyllen (S. 127 und S. 165) augenfällig; sie hat auch dazu geführt, eine engere phylogenetische Verbindung zwischen den *Psilotales* und den *Lycopodiales* oder den *Sphenophyllen* anzunehmen. Es braucht ja nur der gemeinsame Stiel eines *Psilotales*-Sporangienstandes etwas kürzer geworden zu sein, dann sitzt die Sporangiengruppe direkt blattachselständig wie bei den *Sphenophyllales* und bei *Lycoposiden*. Ja, sowohl die *Sphenophyllales* wie die altertümlichen *Lycoposiden* haben Gabelblätter, sie würden also völlig diesem *Psilotales*-Typ mit verkürztem Stiel entsprechen.

Für die „Sproßnatur“ des Sporangienstandes kann man aber auch einige Argumente anführen. Insbesondere „paßt“ es für ein Sporophyll schlecht, daß die Sporangien in der Ontogenie ziemlich terminal angelegt werden und die Blätter etwas tiefer an der tragenden Achse herauskommen²⁾. Eine solche Anlage ist jedenfalls im Vergleich zum *Lycopodium*-Sporophyll recht ungewöhnlich. Dann ist doch die Gesamtracht des Sporangienstandes, d. h. der Stiel mit den 2

1) Vgl. Bower (1908) und Goebel (1918).

2) Solms-Laubach betont allerdings in einem gewissen Gegensatz zu Goebel, daß die beiden Blätter ziemlich nahe am Scheitel, in einem gemeinsamen Halbringwulst angelegt werden. Doch stehen auch nach seinen Zeichnungen die Sporangienanlagen ziemlich terminal. Vgl. Abb. 55 E.

seitlich ansitzenden Blättern ausgesprochen sproßähnlich ¹⁾. Dementsprechend finden sich auch als Abnormitäten Übergangsbildungen, die zwischen Sporangienständen und typischen Sprossen vermitteln, insbesondere Mißbildungen, welche eine viel reichere Verzweigung des Sporangienstandes zeigen. Die Tatsache dagegen, daß auch bei *Psilotum* die Sporangien im Gegensatz zu den Schuppen, aber in Übereinstimmung mit der Sproßachse, von einem Leitbündel versorgt werden, ist, wie Goebel (1918, S. 1101) mit Recht betont hat, an sich nicht sehr bedeutungsvoll; sie ergibt sich physiologisch aus dem stärkeren Nahrungs- usw.-bedarf der massigen Sporangien. Auch die mesarche Stelenstruktur der Sporangienstände, z. B. bei *Tmesipteris Vieillardii*, ist kein Beweis für die Sproßnatur, da sie auch bei primitiven Blatttypen (vgl. z. B. die Pteridospermenblätter, S. 247 und Abb. 163) charakteristisch ist.

Die Wahrheit liegt in dieser Streitfrage, wie mir scheint, auf einer mittleren Linie. Die Sporangienstände sind sowohl mit den Blättern wie mit den Sprossen homolog, aus dem Grunde, weil alle drei Gebilde: die Sporangienstände, die Blätter und die Sprosse auf eine gemeinsame Urform zurückgehen, auf die undifferenzierten Telomstände nach Art der Psilophyten.

Damit können wir auch zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Psilotales* Stellung nehmen. Daß sie sich aus dem Formenkreis der *Psilophyta* im weitesten Sinne herleiten lassen ²⁾, scheint mir zwar sehr wahrscheinlich. Doch besagt das nicht allzuviel, da vermutlich alle Pteridophyten im Devon psilophytenähnliche Ahnen hatten. Schwieriger ist schon die Frage, welche Psilophytengruppe nun als unmittelbarer Ahn genannt werden kann. *Asteroxylon* hat durch seine Beblätterung und die damit in Beziehung stehende Aktinostele eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den *Psilotales*. Aber abgesehen von unserer schlechten Kenntnis seiner Fortpflanzungsorgane, ist er, z. B. in den Spaltöffnungen, schon derart einseitig spezialisiert, daß eine direkte Ableitung kaum möglich ist. Die Rhyniaceen kommen als unspezialisierte Urformen an und für sich sehr wohl in Frage. Jedoch ist der Sprung von den Rhyniaceen bis zu den *Psilotales* recht groß und beim Fehlen von Zwischenformen noch recht hypothetisch. So können wir derzeit nur die Möglichkeit einer derartigen Ableitung betonen und müssen hoffen, bald irgendwelche anderen Zwischenstufen aufzufinden. Denn daran krankt bisher jede phylogenetische Ableitung der *Psilotales*, daß wir solche Zwischenstufen nicht kennen.

Unter den heutigen Pteridophyten zeigen zweifellos die *Lycopsidea* und *OphioGLOSSALES* zu den *Psilotales* gewisse Beziehungen. Auch die *Sphenophyllales* (S. 162) sind schon als engere Verwandte genannt worden. Wir werden bei diesen Pflanzen hierauf noch einmal zurückkommen. Lediglich die — aus rein praktischen Gründen verständliche — Scheu, die Zahl der Pteridophyten-Hauptgruppen zu vermehren, hat es ja bisher verhindert, in den *Psilotales* einen selbständigen Pteridophytenstamm aufzustellen.

Literatur: Psilophyta (incl. Asterophyta und Psilotales).

- Arber, E. A. N., *Devonian Floras*. Cambridge 1921.
 Bertrand, C. E., *Recherches sur les Tmesipteridées*. Arch. bot. du Nord 1881—83, Lille 1883.
 — Le type Tmesipteridé. Bull. soc. bot. de France 1883, Vol. 30, p. 157.
 Bower, F. O., *The Ferns (Filicales)*. Camb. Press., 1928, Vol. 3.
 Boodle, L. A., On the Occurrence of Secondary Xylem in *Psilotum*. Ann. of Bot., 1904, Vol. 18, p. 505.
 Dahlgrün, F., *Stratigraphische und tektonische Fragen im Selkegebiete des Harzes*. Jahrb. d. Preuß.-Geol. Landesanstalt f. 1924, erschienen 1925, Bd. 45.

1) Vgl. insbesondere die in Abb. 55A rechts oben gezeichnete Sporangiengruppe mit ziemlich langem Stiel.

2) Vgl. z. B. Kidston und Lang, Sahn (1925) und Kräusel und Weyland (1929).

- Domin, K., Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie Australiens. Bibliotheca Botanica, 1915, Bd. 20, Heft 85.
- Edwards, W., On the Cuticular Structure of the Devonian Plant *Psilophyllum*. Journ. Linn. Soc. Bot., 1924, Vol. 46, p. 377.
- Ford, S. O., The Anatomy of *Psilotum triquetrum*. Ann. of Bot., 1904, Vol. 18, p. 589.
- Heard, P., Old Red Sandstone Plants from Brecon (South Wales). Quart. Journ. Geol. Soc. 1927, Vol. 83, p. 195.
- Hummel, K., Ueber die Landpflanzen des älteren Devons und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Pflanzen. Naturw. Monatsschr., 1924, Bd. 5, S. 50.
- Kidston and Lang, On Old Red Sandstone Plants etc. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Part I 1917, Vol. 51, p. 761, Part. II—V, 1921, Vol. 52, p. 603, 643, 831, 855.
- Notes on fossil Plants from the Old Red Sandstone of Scotland I u. II. Ibid. 1924, Vol. 53, p. 405 and 603.
- Kräusel, R., Psilophytales und Serodiagnostik. Neues Jahrb. f. Mineralog. usw. 1926.
- Kräusel, R. und Weyland, H., Beiträge zur Kenntnis der Devonflora I, II und III. Senckenbergiana, 1923, Bd. 5, Heft 5/6; Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., 1926, Bd. 40, Heft 2, und 1929, Bd. 41, Heft 7.
- Lang, W. H., Contribution to the study of the Old Red Sandstone Flora of Scotland I—III. Transact. Roy. Soc. Edinb. 1925, Vol. 54, p. 283 ff.
- Lawson, A. Amstr., The Prothallus of *Tmesipteris Tannensis*. Transact. Roy. Soc. Edinburgh 1917, Vol. 51, p. 785.
- The Gametophyte Generation of the Psilotaceae. Ibid. 1917/21, Vol. 52, p. 93.
- Pia, J., Der Stand unserer Kenntnisse von den ursprünglichsten Gefäßpflanzen (Psilophytales) Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgs. 1924, Bd. 35, S. 292.
- Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin 1926.
- Potonié, H., et Bertrand, Ch., Flore Dévonienne de l'étage H de Barrande (suite de l'ouvrage Système silurienne etc.). Leipzig 1903/04.
- Pritzel, E., Psilotaceae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig 1902 Bd. 14.
- Rudolph, K., Die Entwicklung der Stammbildung bei den fossilen Pflanzen. Lotos 1921, Bd. 69, S. 15.
- Sahni, B., On the Theoretical Significance of Certain So-called „Abnormalities“ in the Sporangiohores of the Psilotaceae. Journ. Ind. Bot. Soc. 1923, Vol. 3, p. 185 u. 263.
- On *Tmesipteris Vieillardii* Dang., an Erect Terrestrial Species from New Caledonia Philos. Transact. Roy. Soc., London 1925, Vol. 213, p. 143.
- Solms-Laubach, H., Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 1884, T. 4.
- Stolley, E., Die Psilophyten. 18. Jahresber. d. Niedersächs. Geol. Ver. Hannover 1925, Bd. 39.
- Thomas, A. W., The Affinity of *Tmesipteris* with the Sphenophyllales. Proc. R. Soc. London 1902, Vol. 69, p. 343.
- Wardlaw, C. W., Size in Relation to Internal Morphology. Transact. Roy. Soc. Edinb. 1925, Vol. 53, p. 503.
- Wolff, K. F., Theoria generationis. 1759 (abgedruckt in Ostwalds Klassikern).
- Ziegenspeck, H., Referat über D. H. Campbell, The Relationship etc. Bot. Echo, 1925, Bd. 75.
- Zimmermann, W., Die Spaltöffnungen der Psilophyta und Psilotales. Zeitschr. f. Bot. 1926/27, Bd. 19, S. 129.

3. Abt.: Lycopsidea.

Von dieser Pteridophytenabteilung leben im Gegensatz zu den Psilophyten noch einige sicher zugehörige Vertreter. Aber die heutigen Gestalten, deren Habitus uns durch *Lycopodium* (Bärlapp) (Abb. 87) vertraut ist, sind doch durchweg krautige, ziemlich unscheinbare Gewächse, welche nirgends das Landschaftsbild beherrschen. Im Paläozoikum war das anders. Z. B. in den Steinkohlenwäldern (Ob.-Karbon) dominierten — neben den ebenfalls baumförmigen Calamiten — die zu den Lycopsidea gehörigen Baumgestalten der Lepidodendren, der Sigillarien und Verwandten. Die heutigen Steinkohlenflöze sind ja zum allergrößten Teil die Überreste solcher Bäume mit Pteridophytencharakter.

Das mittlere Oberkarbon kann man daher als den Höhepunkt in der Entwicklung der Lycopsidea ansprechen, zumal hier nicht nur ihre Massenerhaltung, sondern auch ihr Formenreichtum größer war als heute. Von den beiden wichtigsten Lycopsidea-Gattungen sind die Lepidodendren

ganz aufs Karbon beschränkt; die Sigillarien dagegen haben ihren Schwerpunkt eher etwas später, im obersten Karbon, ja als letzte baumförmige Lycopsiden reichen einige Sigillarien noch bis ins Rotliegende (Abb. 58). Von da ab bis heute finden sich nur noch krautige Nachzügler oder Problematika. Wenn wir das Vorherrschen der Pflanzengruppen im Landschaftsbild der nördlichen Halbkugel betrachten, können wir sagen: Die Lycopsiden lösen (zusammen mit den Calamiten und einigen Pteropsidengruppen) die Psilophyten gegen Ende des Mitteldevons ab. Sie werden ihrerseits abgelöst durch die im Rotliegenden und im Mesozoikum zur Herrschaft kommenden Samenpflanzen.

Die Lycopsiden sind wohl die am besten abgegrenzte Pteridophytenabteilung. Das ist vom phylogenetischen Standpunkt aus kein Vorzug; denn es bedeutet einen Mangel an Daten, die sich einwandfrei zur Feststellung phylogenetischer Beziehungen verwerten lassen. Immerhin macht das Vorherrschen der Psilophyten in der ältesten Landflora es wahrscheinlich, daß auch die Lycopsiden irgendwie von dieser allgemeinen Wurzel der Pteridophyten stammen. Um so mehr als die ältesten Lycopsiden in einer ganzen Reihe von Merkmalen (wie in der Stammanatomie, in der Gabelform der Blätter usw.) auf die Psilophyten hinweisen. Möglicherweise sind auch *Asteroxylon* bzw. seine Verwandten Bindeglieder zwischen beiden Gruppen. Aber alles in allem sind unsere Kenntnisse zu gering, um mehr als die allgemeinsten Linien einer phylogenetischen Ableitung zu zeichnen.

Als gemeinsame Eigentümlichkeiten der Lycopsiden zeigt das Schema Abb. 57:

1. spiralige Stellung der Blätter,
2. relative Kleinheit und Nadelform der Blätter (vgl. dazu S. 67),
3. das Fehlen echter Blattlücken in der Stele und
4. Achselstellung der Sporangien.

Zur natürlichen Gruppierung innerhalb der Lycopsiden-Abteilung benutzt man üblicherweise folgende, bei den einzelnen Lycopsidengruppen wechselnde Merkmale:

1. das Vorhandensein oder Fehlen der sogenannten „Ligula“. Es handelt sich hierbei um ein — in typischer Ausbildung auf die Lycopsiden beschränktes — zungenförmiges Anhängsel auf der Oberseite der Blätter, in der Nähe der Blattbasis (vgl. z. B. Abb. 61, 62 und 85). Soweit wir aus den heutigen Verhältnissen und der eigentümlichen Lagerung, namentlich bei den Lepidodendren, schließen dürfen, ist die Ligula ihrer primären Funktion nach ein wasserabsorbierendes Organ.

2. Die Gestalt der Spermatozoen, insbesondere ihre Geißelzahl (zweigeißelige oder biciliate und vielgeißelige oder polyciliate Lycopsiden).

3. Die Differenzierung der Sporen. Außer Formen mit lauter gleichen Sporen (isosporen Lycopsiden), also wie bei den Psilophyten, gibt es heute und in der Vergangenheit heterospore Lycopsiden¹⁾. Ja es gab im Paläo-

1) D. h. Formen mit weiblich differenzierten, reservestoffreichen Makrosporen und männlich differenzierten Mikrosporen. Näheres s. Generationswechsel S. 89 ff.

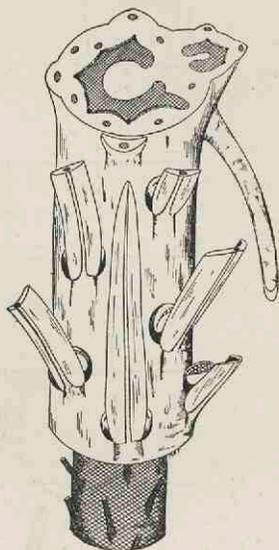


Abb. 57.
Typus der *Lycopsida*.
Kleine Blätter („mikrophyll“),
Sporangien in der Blattachsel,
Blattspurstränge veranlassen
keine Blattlücke in der Achsen-
stete, wohl aber die Wurzeln.
(Aus Jeffrey, 1922, Fig. 176.)

zoikum sogar bei den Lycopsidea jenen extremen Fall der Arbeitsteilung zwischen beiden Sporen, welcher sonst nur die Samenpflanzen auszeichnet, die Fortpflanzung durch Samen; d. h. die Makrospore bleibt im Sporangium bis zur Befruchtung, wahrscheinlich auch bis zur weiteren Ausbildung des Embryos.

Alle drei Merkmale charakterisieren wohl jeweils ziemlich alte Gruppen. Man hat früher viel über den Vorrang des einen oder anderen Merkmals ge-

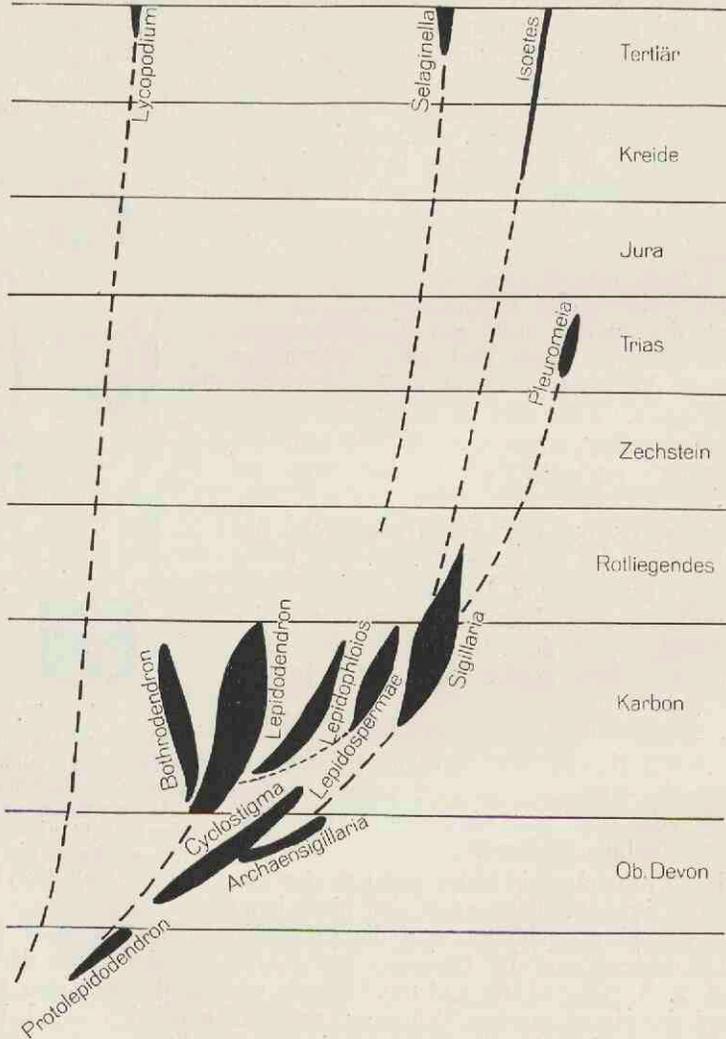


Abb. 58. Stammbaum der Lycopsidea. (Original.)

sprochen; z. B. ist Lotsy (1909) besonders für das Merkmal der Geißelzahl eingetreten. Nun, ganz abgesehen davon, ob man gerade in phylogenetischen Dingen dem fossil nicht unmittelbar erkennbaren Geißelmerkmal eine große praktische Bedeutung zuerkennen will — heutzutage teilt ja die Systematik überhaupt weniger nach einem (auf ein Merkmal gegründeten) Schema, also „von oben herab“, die Pflanzenwelt ein, sondern sie bemüht sich „von unten herauf“, von den einzelnen Formen ausgehend nach ihrem zeitlichen Auf-

treten und Gesamtcharakter zu gruppieren. Danach zeigen sich allerdings (wenigstens bei vorzugsweiser Verwendung der gut bekannten Formen) ziemlich natürlich abgegrenzte Gruppen, wenn wir alle 3 Merkmale gleichmäßig berücksichtigen:

1. Ordnung: *Lepidophyta*; baumförmig, Ligula vorhanden, nicht-samentragend, aufs Paläozoikum beschränkt.

Protolpidodendraceae
Lepidodendraceae
Lepidodendron, *Lepidophloios*
Sigillariaceae
Sigillaria

Anhang: unsichere Formen mit vielleicht fehlender Ligula:

Ulodendron
Archaeosigillaria.

2. Ordnung: *Lepidospermae*; wie die Lepidophyten, aber samentragend.
Lepidocarpon
Miadesmia (krautig!).

3. Ordnung und Familie: *Isoëtaceae*; krautig, heterospor, Ligula vorhanden, polyciliat, meist rezent.
Isoëtes

4. Ordnung und Familie: *Selaginellaceae*; krautig, heterospor, Ligula vorhanden, biciliat, meist rezent.

Selaginella
 Anhang (Zugehörigkeit unsicher):
Selaginellites (Karbon).

5. Ordnung und Familie: *Lycopodiaceae*; krautig, isospor, Ligula fehlt, biciliat, meist rezent.

Lycopodium
 Anhang (Zugehörigkeit unsicher):
Lycopodites (Karbon).

6. Ordnung und Familie: *Pleuromeiaceae* (eine sehr isolierte Gruppe zweifelhafter Stellung aus dem Mesozoikum, vgl. unten S. 158).

Einzelheiten der zeitlichen Verbreitung und der mutmaßlichen phylogenetischen Zusammenhänge gibt der Stammbaum (Abb. 58) wieder.

1. und 2. Ordnung: *Lepidophyta* und *Lepidospermae*.

Diese beiden Pflanzengruppen waren in ihren vegetativen Organen einander so ähnlich, daß wir häufig in Verlegenheit kommen, welcher Gruppe wir irgendein vorliegendes Fossil zuordnen sollen. Sie stehen auch zweifellos in engem phylogenetischen Zusammenhang. Wir besprechen daher erst ihre vegetativen Eigenschaften gemeinsam und dann die Fortpflanzungsorgane, die gleichfalls viele Berührungspunkte aufweisen.

1. Oberirdische vegetative Organe.

A. Devonische (bzw. unterkarbonische) Vorläufer.

a) *Protolpidodendraceae*.

Wenn wir mit Hilfe der Paläobotanik die Abteilung der Lycopsiden immer weiter zurückverfolgen bis gegen ihre Wurzel hin, dann beobachten wir, wie

so oft — unter anderem auch bei der Organismenwelt als Ganzem — daß die Spuren immer undeutlicher werden, daß wir den Ausgangspunkt nur wie durch einen Schleier erblicken.

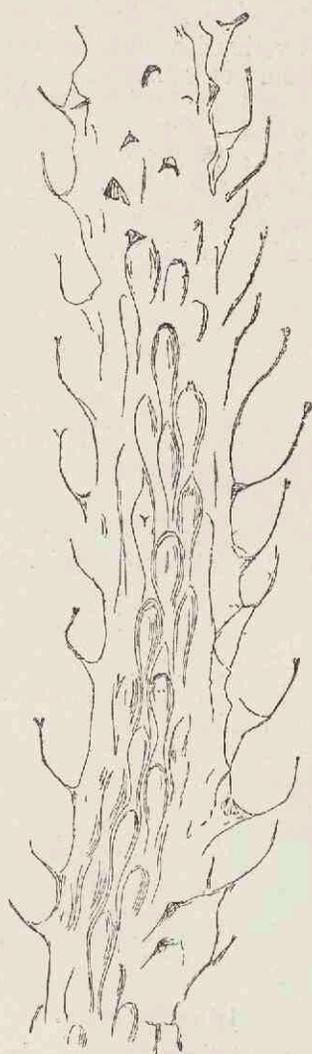


Abb. 59. *Protolpidodendron* *Scharyanum* Krejčí (Devon Böhmen.)

Stämmchen mit Gabelblättern und Schnuppenrinde.

(Nach Potonié und Bertrand 1903, Fig. 100.)

Die allerältesten Lycopsidea vom Lepidophytenhabitus sind eben recht schlecht erhalten. Es handelt sich da zunächst um *Protolpidodendron Scharyanum* Krejčí aus dem Mittel-Devon. Und doch ist auch das, was uns dies wahrscheinlich krautige, kleine Pflänzlein überliefert, vom phylogenetischen Standpunkt aus hochinteressant. Wir haben zwar bei *Protolpidodendron* schon deutlich die rautenförmige Rindenstruktur der Lepidodendraceen (vgl. Abb. 59 und 61). Aber diese älteste Lycopsidea überliefert uns als Überreste von der Ahnenform noch Gabelblätter, die ja in allen Pteridophyten-Abteilungen vertreten sind, später jedoch in der ganzen Lycopsidea-Abteilung nicht mehr auftreten.

Die Fortpflanzung und die innere Struktur von *Protolpidodendron* ist leider noch unbekannt.

In diese durch Gabelblätter ausgezeichnete Familie der *Protolpidodendraceen* wird man jedoch bis auf weiteres auch noch einige andere devonische und kulmische Formen stellen, die, trotz habitueller Ähnlichkeit mit den Lycopsidea, ebenfalls Gabelblätter besitzen. Diese Gabelblätter sind hier sogar noch erheblich stärker entwickelt als bei *Protolpidodendron Scharyanum*. Am längsten bekannt ist *Barrandeina (Protolpidodendron) Dusliana* (Kr.) Stur, ebenfalls aus dem M.-Devon Böhmens (vgl. Potonié und Bertrand 1903/4) mit einem Lepidophyten- („*Knorria*“-) artigen Stamm und 3—5fach gegabeltem Laub in spiralförmiger Stellung.

Ähnlich ist *Sterzelia Nindeli* aus dem sächsischen Kulm, welche Gothan kürzlich (1928) beschrieben hat, ferner *Duisbergia mirabilis* (Kräusel und Weyland 1929) aus dem westdeutschen M.-Devon. Von der letztgenannten Form kennt man auch etwas die innere Anatomie und die Fortpflanzungsorgane. Wahrscheinlich besaß diese Pflanze in der Stammachse die für heutige Lycopsidea (*Lycopodium*) charakteristische Plektostele. Die Sporangien saßen zwischen den Blättern; doch war ihre genaue Stellung bisher nicht zu erkennen.

Jedenfalls lassen diese Formen deutlich erkennen, daß auch bei den Lycopsidea das Blatt durch seine reichere Gliederung die ursprüngliche Homologie mit dem Stamm deutlicher zeigte als später. Die Abwandlungsreihe vom Gabelblatt zum einfachen Nadelblatt ist ja in Abb. 23 a—e dargestellt.

b) *Cyclostigma* Haugthon (emend. Hirmer).

Ein anderer bis ins Ob.-Devon zurückreichender, ca. 8 m hoher Lepidophyt ist *Cyclostigma*. Bei ihm sind allerdings die Blattpolster sehr schwach ent-

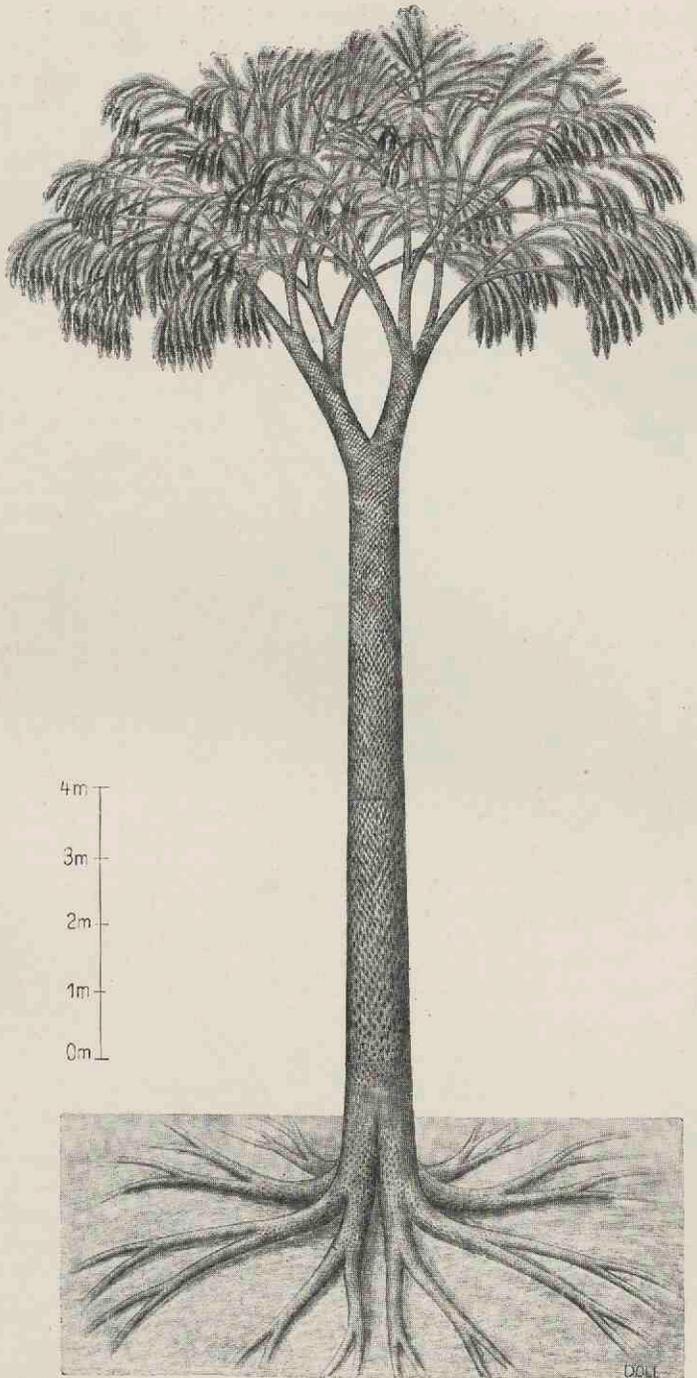
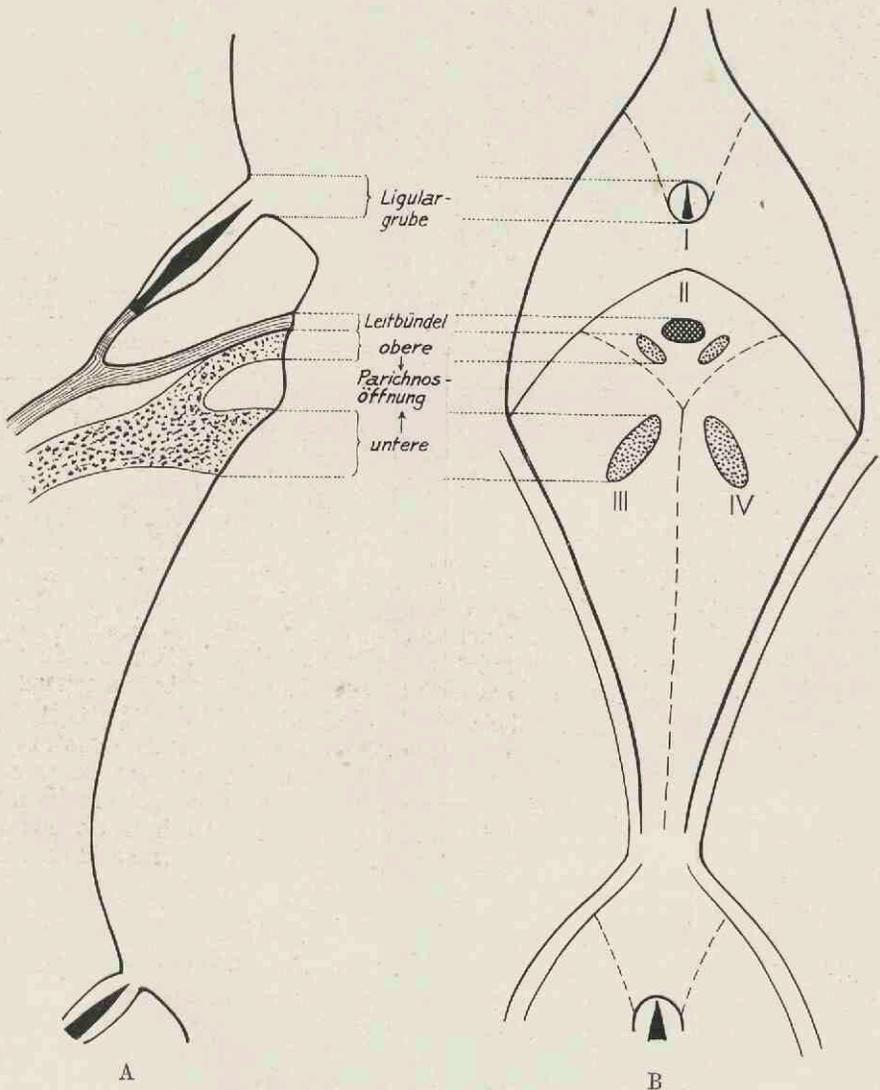


Abb. 60. *Lepidodendron*. Karbon.
Rekonstruktion eines blühenden Baumes.
(Aus Hirmer, 1927. Fig. 200.)

wickelt; auch hat man bisher keine Ligula feststellen können. Der Habitus war wohl *Lepidodendron*-ähnlich. Auch kennt man heterospore Blütenzapfen.

Auf eine weitere devonische Gattung (*Archaeosigillaria*) kommen wir später zurück (S. 143).



A

B

Abb. 61 A und B. *Lepidodendron*. Blattpolster.

A Längsschnitt, B Aufsicht; etwas schematisiert.

Vgl. unten Text S. 140.

Original (unter Benutzung von Seward, 1910, Fig. 145).

B. *Lepidodendraceae*.

Lepidodendron mag die Typusbeschreibung für die gesamten Lepidophyten abgeben.

Verbreitung. Echte *Lepidodendren* sind aufs Karbon beschränkt, und zwar finden sie sich fast ausschließlich in der Karbon-Facies der nördlichen

Halbkugel, welche durch die Steinkohlenlager charakterisiert ist. Im Permokarbon der sogenannten Gondwana-Länder auf der Südhalbkugel fehlen sie; dagegen kommen in den Übergangsgebieten, z. B. in Brasilien, auch einzelne Lepidodendren zusammen mit typischen Vertretern der Gondwana-Flora vor. Wir kommen auf diese für die Lepidodendren so charakteristische Verbreitung noch zurück (S. 144, 361 und 375 ff.).

Allgemeiner Aufbau (vgl. Abb. 60). Die Lepidodendren¹⁾ waren bis 30 m hohe Bäume. Der Stamm erreichte dabei (an seiner Basis) eine Dicke bis zu 2 m, und eine Länge von 15–20 m. Die Krone der Lepidodendren war (im Gegensatz zu den Sigillarien) reich verzweigt. Schon von der ersten Verzweigung ab überwog der gabelige Wuchs (vgl. auch Abb. 65); nur selten findet man einen dominierenden Hauptstamm mit ansitzendem Seitenast.

Damit erhebt sich das noch ungeklärte Problem, wie denn in der Ontogenie der Lepidodendren der ungeteilte Stamm zustande gekommen sein mag. Wuchs er von Anfang an als durchgehender Hauptstamm, so wie wir das heute bei Tannen usw. beobachten können? Oder gabelten sich zunächst die jungen Stämmchen von *Lepidodendron* genau wie ihre Kronenäste und dominierte dann mit zunehmendem Alter jeweils ein Ast, so wie wir die Entstehung eines „Sympodien“-Stammes bei der Buche beobachten können? Die letztere Annahme scheint mir wahrscheinlicher, doch wäre eine sichere Entscheidung für die phylogenetischen Fragen recht wichtig.



Abb. 61 C. *Lepidodendron* sp.
(Photographie der Stammoberfläche mit Blattpolster.)
(Aus Potonié, 1912, Fig. 124.)

Die jüngsten Ästchen trugen nadelförmige Blätter, welche später — ähnlich wie bei den heutigen Fichtenästchen — abfielen und ihre Ansatzstelle durch ein „Blattpolster“ kennzeichneten. Ja, diese Blattpolster der Lepidodendren hatten sogar ein sehr langes Leben, da sie sehr lange mit dem Dickenwachstum der Rinde Schritt hielten; sie führten zu der für die Lepidophyten so charakteristischen, tapetenähnlichen Rindenstruktur (Abb. 61 C). Die Fortpflanzungsorgane, die ihrem Äußeren nach (und auch in manchen Organisationsmerkmalen) eine große Ähnlichkeit mit Fichtenzapfen hatten, saßen terminal am Ende der Zweige.

1) *Lepidodendron* = Schuppenbaum (von *λέπιδος* = Schuppe und *δένδρον* = Baum), weil die Blattpolster der Rinden wie Schuppen gedrängt am Stamm sitzen; ähnlich *Sigillaria* = der Siegelbaum (von *sigillum*), wegen der siegelähnlichen Gestalt der Blattpolster.

a) Allgemeine Struktur des Stammes.

Bau der Sproßachse. *Lepidodendron* — und überhaupt die Lepidophyten — kann man in mehrfacher Hinsicht als „**Rindenbäume**“ bezeichnen. Rinden waren die ersten Fossilien, die man von ihnen kennen lernte; denn die Rinde mit ihrem Blattpolstergefüge ist sehr auffällig und gab drum den Namen. Auch nach seiner inneren Anatomie ist *Lepidodendron* ein Rindenbaum. Die Rinde überwiegt im Stamme nämlich an Masse ganz außerordentlich und erfüllt Funktionen, die bei heutigen Bäumen dem Holz zukommen.

Bei den Stämmen der heutigen Gymnospermen und Dikotylen ist die Rinde ja fast immer ein verhältnismäßig dünner Mantel um die Stele bzw. den mächtigen Holzkörper. Dem letzteren kommen darum heute folgende wichtige Stammfunktionen fast ausschließlich zu:

1. Festigung gegen Bruchgefahr und
2. Wasserversorgung der Krone.

Folgende Tabelle zeigt vergleichsweise einige Rinden- und Holzdurchmesser für heutige Phanerogamen- (A) und Lepidophyten (B) -Zweige:

| | A | | | | | | B | | | | |
|-------------------------|-------|-----|---------------------|------|--------------------|--------------------------------|-------|-------------|---------------------|-----|--------------------|
| | Zweig | | Rinde ¹⁾ | | Holz ¹⁾ | | Zweig | | Rinde ¹⁾ | | Holz ¹⁾ |
| | mm | mm | % | mm | % | | mm | mm | % | mm | % |
| <i>Picea excelsa</i> | 20,2 | 2,4 | 11,9 | 17,8 | 88,1 | <i>Lepidodendron vasculare</i> | 19,4 | 17,1 | 88,1 | 2,3 | 11,9 |
| <i>Pinus silvestris</i> | 20,0 | 2,8 | 14,0 | 17,2 | 86,0 | „ | 21,0 | 18,6 | 88,6 | 2,4 | 11,4 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 20,0 | 1,8 | 9,0 | 18,2 | 91,0 | <i>Lepidophloios Hucourtii</i> | 20,4 | 17,6 | 86,2 | 2,8 | 13,8 |
| <i>Tilia cordata</i> | 20,3 | 3,9 | 19,2 | 16,4 | 80,8 | „ | 20,8 | 18,9 | 91,0 | 1,9 | 9,0 |
| Durchschnitt | | | 13,5 | | 86,5 | | | 88,4 | | | 11,6 |

Bei *Lepidodendron* bzw. dem nahverwandten *Lepidophloios* beträgt also der Rindenanteil des Durchmessers durchschnittlich 88 Proz., bei den rezenten Phanerogamen dagegen 13,5 Proz. Fürwahr ein gewaltiger Unterschied.

1. **Die Rinde** bildete bei *Lepidodendron* in ihren peripheren Teilen ein mächtiges Festigungsgewebe aus, das zweifellos die mechanischen Funktionen des Stammes zum großen Teil übernahm, den Stamm also biegungsfest machte. Wir sehen damit eine eigenartige Lösung eines Problems, das der Landpflanze harpte, als sie das Land mit seinen Stürmen betrat, und als sie — im gegenseitigen Konkurrenzkampf um Licht und Luft — ihre Sprosse als Baum immer höher in die Luft entfaltete: Die dünne, zentral gelegene Stele, die wir bei den Psilophyten kennen gelernt hatten, genügte nicht mehr zur mechanischen Festigung; die peripher gelegenen Rindenteile übernahmen dafür diese Funktion. Unter den heutigen Pflanzen finden wir keine echten Bäume mehr, welche diese „Rinden“-Lösung des mechanischen Stammproblems zeigen; nur bei krautigen oder halbkrautigen Stengeln findet sich häufig noch ein den Lepidodendren ähnlicher Sklerenchym-Mantel.

2. Offenbar genügte die Stele aber auch nicht der 2. Funktion, der Wasserversorgung des Stammes. Die im Laufe der Phylogenie mächtig vergrößerte Krone brauchte natürlich viel Wasser. Und wieder war es die Rinde, welche diese Aufgabe teilweise löste mit Hilfe des Ligularsystems. Wir erwähnten oben schon, daß die Ligula, dies Züngchen (Abb. 61) an der Blattbasis, heute z. B. bei den Selaginellen als Wasser-absorbierendes Organ funktioniert. Es läßt sich kaum bezweifeln, daß das gleiche bei *Lepidodendron* der Fall war. Bei

1) „Rinde“, jeweils der Anteil von Rinde inkl. Siebteil am Zweigdurchmesser; Holz, jeweils inkl. Mark und Markstrahlen. Für die Phanerogamen wurden lebende Zweige aus der Umgebung Tübingens im Sommer 1929, für die Lepidophyten Schiffe des Bot. Inst. Tübingen verwendet.

den Lepidophyten blieb die Ligula aber auch nach dem Blätterfall erhalten, da sie tief in den Blattpolstern versenkt steckte (Abb. 61 und 62) und nur mit ihrem äußersten Spitzchen nach außen ragte¹⁾. Betrachten wir nun die Rindenstruktur von außen (Abb. 61C), so erkennen wir, daß die rautenförmige Gestalt der Blattpolster dahin wirken mußte, das am Stamm herablaufende Regenwasser auf die Ligula bzw. die Ligulargrube hinzuleiten; die Lücken zwischen den Blattpolstern bildeten ein System von Zuführungskanälen des Regenwassers zur Ligula. Ja, wir dürfen wohl die eigentümliche Struktur der Lepidodendronrinde als ein spezielles Organ zur Absorption des Regenwassers auffassen. Ein Leitbündel an der Basis der Ligula (Siebteil ist daran nicht nachzuweisen!) sorgte für Ableitung des absorbierten Regenwassers, sowie der in ihm gelösten Nährsalze aus Flugstaub usw.²⁾.

Gehen wir nun zur Betrachtung der Einzelheiten über. Die Gliederung des Stammes in Stele und Rinde, die wir bei den Rhyniaceen kennen lernten, treffen wir auch bei *Lepidodendron* an.

b) Stele.

Primärer Bau.

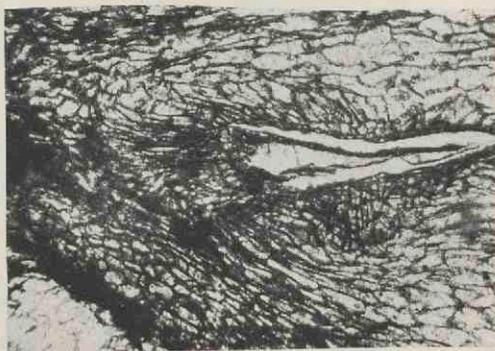
In dreifacher Abstufung zeigen die verschiedenen *Lepidodendron*-Arten eine

Differenzierungsreihe von der marklosen Protostele zur markhaltigen Siphonostele:

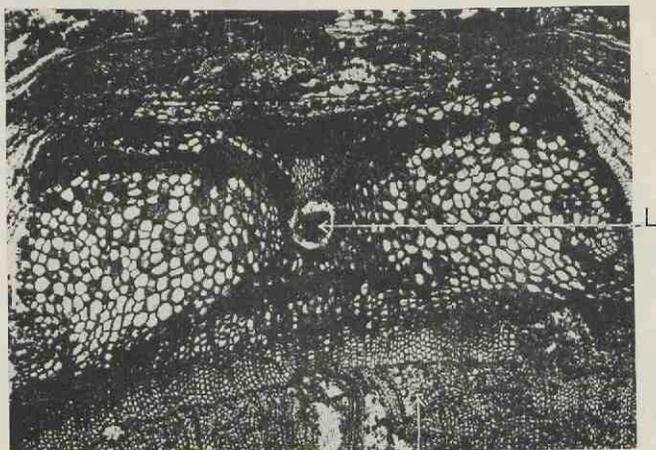
1. Protostelen. Ihr Querschnitt erinnert, z. B. bei *Lepidodendron pettycurense*³⁾ Kidst. aus dem Unterkarbon, im großen und ganzen an die Stele der

1) Die fossilisierten Überreste der zarten Ligula machen zweifellos einen geschrumpften Eindruck. Wahrscheinlich ragte die Ligula im Leben etwas aus ihrer Ligulargrube heraus.
2) Über die lange verkannte Wirkung des Flugstaubs, vgl. z. B. Braun-Blanquet und Jenny 1926.

3) Benannt nach dem Orte Pettycur in Schottland, berühmt durch die verkalkten, ausgezeichnet erhaltenen Pflanzenreste.



a



b

Abb. 62. *Lepidodendron vasculare*. Ligula.

- a) Ligula in der Ligulargrube des Blattpolsters (längs). Vergr. 40mal.
b) Blattpolster mit Ligula (L) quer. Vergr. 20mal. R = Rinde. (Original, Schiffsammlung Tüb. Bot. Inst. Nr. 548 und 52.)

devonischen Rhyniaceen. Der Holzkörper ist eine kompakte Tracheidensäule mit ungefähr rundlichem Querschnitt. Aber das Protoxylem liegt anders. Die Rhyniaceen besaßen noch im Zentrum des Holzteils das Protoxylem der

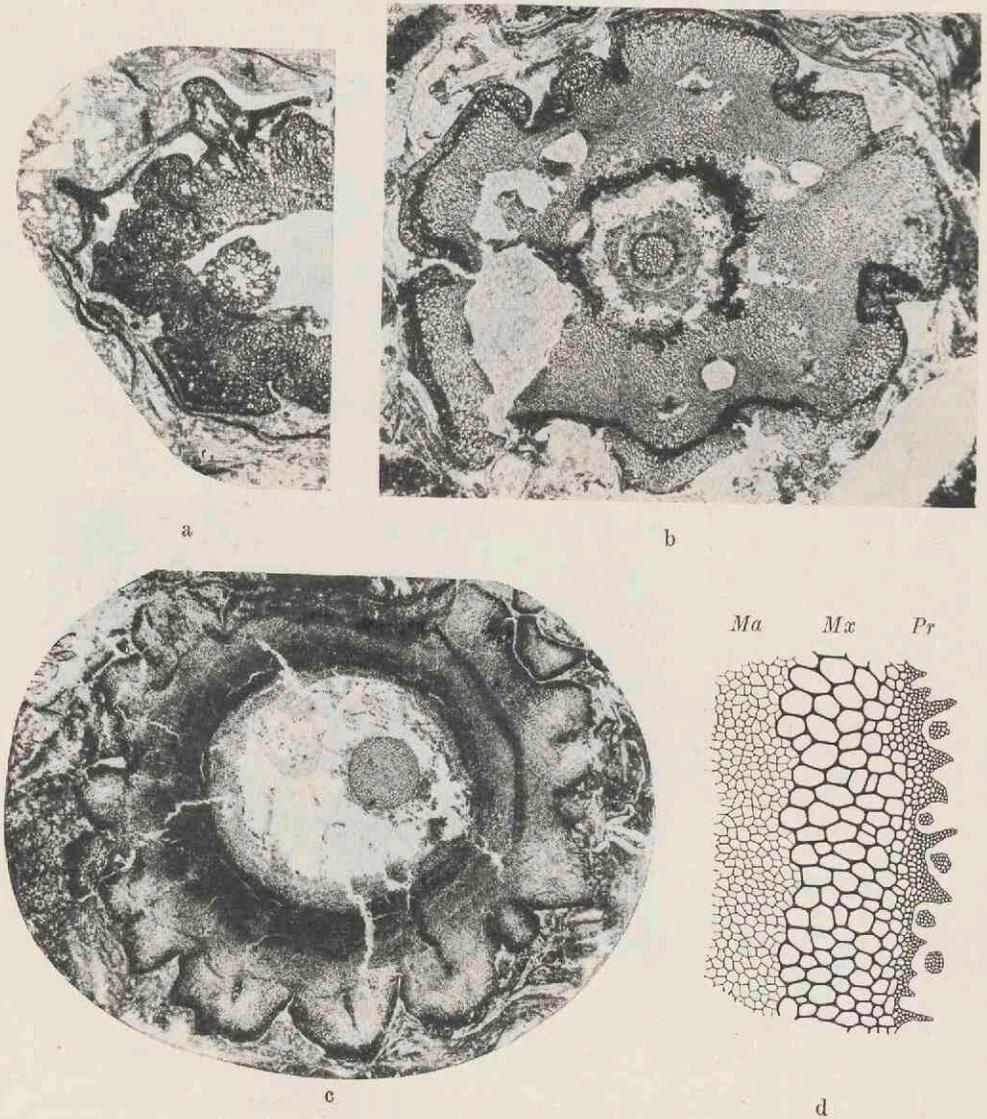


Abb. 63. *Lepidodendron*- (bzw. *Lepidophloios*-)Stämme (quer).

- a) *Lepidodendron* sp. (U.-Karbon.) Junges Stämmchen mit Blattpolstern (besonders unten), sich ablösenden Blättern (oben) und freien Blättern. Vergr. 20mal.
 b) *Lepidodendron* cf. *vasulare*, junges Stämmchen. (Ob.-Karbon.) Vergr. 6,5mal.
 c) *Lepidophloios* (*Lepidodendron*) *Harcourtii* Witham; namentlich unten die Leitbündel in den Blattpolstern deutlich. (Ob.-Karbon.) Vergr. 4,5mal.
 d) Abschnitt des Holzzylinders von *Lepidophloios Harcourtii* (quer).

Pr = das zahnartig vorspringende („exarche“) Protoxylem und abgehende Blattspurstränge.
Mx = weitleumiges Metaxylem; *Ma* = Mark.

[a—c) Originale, Schiffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berlin 244, 366 und 452. d) nach Williamson aus Zeiller (1900, Fig. 124).]

Hauptachsenstete. Demgegenüber finden wir in den *Lepidodendron*-Stelen — im Prinzip wie bei den Aktinostelen von *Asteroxylon* — zahlreiche periphere Protoxylemgruppen, von denen die Blattspurstränge zu den vielen kleinen Blättern ziehen. Dadurch wird der Umriß der *Lepidodendron*-Protostelen etwas gezahnt (vgl. die analoge Abb. 63 d), wenn auch viel schwächer als bei der Aktinostete von *Asteroxylon*. Jedenfalls bedeuten die Protoxylemrippen kaum eine mechanische Verstärkung.

2. Siphonostelen mit „gemischtem Mark“. Beispielsweise *Lepidodendron vasculare* Binney (Abb. 64 u. 65), eine im Oberkarbon sehr häufig mit erhaltener Struktur aufgefundene Art, hat eine solches „gemischtes Mark“; d. h. ein Teil der Zellen im Stelenzentrum ist nicht als langgestreckte Tracheiden entwickelt, sondern diese modifizierten Zellen bleiben kurz und rundlich und werden so entweder zu „Speichertracheiden“ mit Verdickungsleisten ihrer Wände oder zu dünnwandigen Parenchymzellen, wie sie das Mark heutiger Pflanzen charakterisieren. Der Umriß des Holzteils, einschließlich der Protoxylemanordnung ist auch bei diesem und den folgenden Typen im Prinzip noch der gleiche wie bei *Lepidodendron pettycurense*.

3. Reine Siphonostelen, z. B. bei *Lepidodendron Veltheimi* Sternb. aus dem U.-Karbon. Sämtliche Zellen des Marks, d. h. innerhalb des Metaxylemringes, sind gleichartig differenziert und dünnwandig. Wir haben also ein typisches Mark (Abb. 63 e und d).

Bei *Lepidodendron* selbst bleibt der primäre Zylinder der Siphonostete immer ungeteilt. Doch sei hier gleich erwähnt, daß bei den nahverwandten jüngeren Sigillarien als

4. Typ die Eustete, d. h. die Durchbrechung des Holzzyinders durch Markstrahlen, nachweisbar ist; d. h. bei Sigillarien findet sich jener Typ der uns für die heutigen Holzbäume geläufig ist. Nirgends bei den Lepidophyten (im Gegensatz zu den heutigen Bäumen) wird allerdings das Stadium einer völligen Rückbildung des zentripetalen Metaxylems erreicht.

Die einzelne Tracheide gleicht noch im allgemeinen dem Psilophyten-Typ. Namentlich die englumigen Tracheiden sind typische Ring- bzw. Spiraltracheiden. Bei den weitlumigen Tracheiden verlaufen allerdings die Wandverdickungen etwas unregelmäßiger, so daß wir schon von Treppentracheiden sprechen können.

Der „Siebteil“ umgibt den Holzteil als geschlossener Zylinder. Echte Siebröhren mit Siebplatten fehlen auch bei den Lepidodendren (soweit das der meist schlechte Erhaltungszustand des Siebteils zu erkennen erlaubt) ebenso wie bei den Psilophyten und bei manchen rezenten Lycopsiden. Es ist jedoch interessant, daß *Lepidophloios* das Problem der organischen Stoffleitung im Siebteil auf eine bei rezenten Pflanzen ungewohnte Weise löst. Offenbar werden nämlich hier die Siebröhren funktionell durch Kanäle ersetzt, welche durch Auflösung von Zellreihen entstehen. Also ein gewisses Analogon zu den „lysigenen“ Schleim- und Gummikanälen im Parenchym bei den *Marattiales*, Cycadophyten u. a.

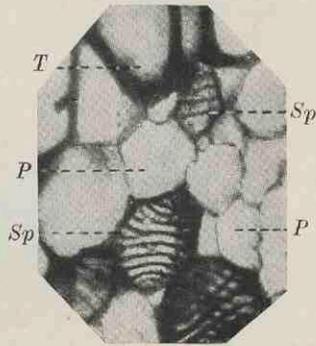


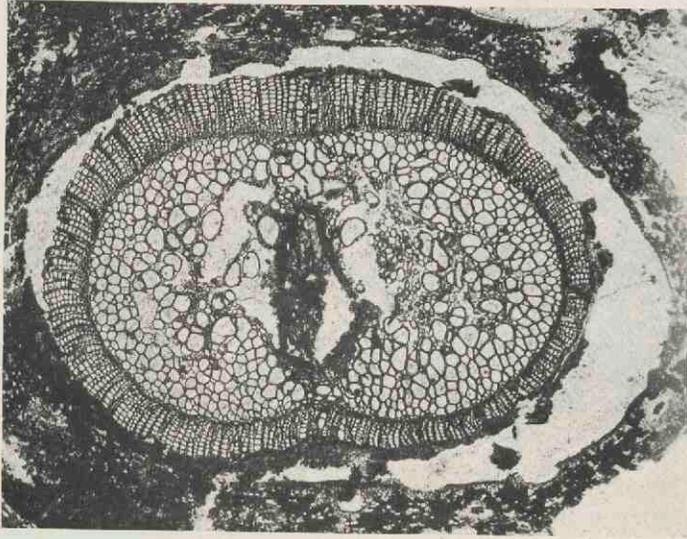
Abb. 64.

Lepidodendron vasculare Binney.
Teil des „gemischten Marks“ quer.
T. normale Tracheiden, Sp. isodiametrische Speichertracheiden.
P. Parenchymzellen.

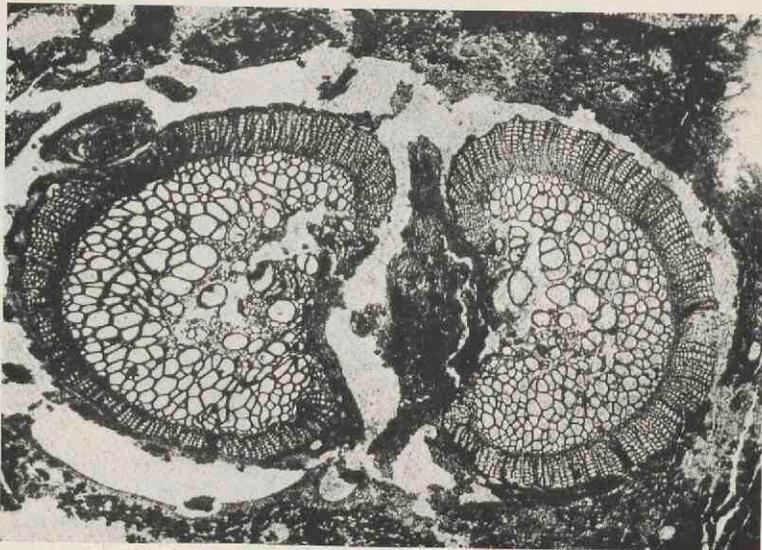
Vergr. 70mal.

(Aus Hovelacque, 1892,
Taf. 2, Fig. 8.)

Zwischen Siebteil und Holzteil lagert in der primären Stele meist parenchymatisches Gewebe. Aus ihm geht einerseits bei sekundärem Dickenwachstum das Kambium hervor, andererseits finden wir auch einzelne dieser Zellen ohne Kambiumtätigkeit, als eine Art Speichertracheiden mit unregelmäßiger Wandverdickung ausgebildet.



A



B

Abb. 65. *Lepidodendron vasculare* Binn.

Stele im Gabelungspunkt. Primärholz mit gemischtem Mark, außen herum Sekundärholz. A tiefer gelegener, B höher gelegener Schnitt. (Man beachte die „Regeneration“ des Holzkörpers zur radiären Stele; vgl. auch oben S. 79, „Blattlücke“).

Vergr. 13mal. (Original. Schliffsamml. Berlin 446 a u. b.)

Sekundärer Bau. Namentlich die größeren Lepidodendren besaßen sekundäres Dickenwachstum der Stele durch Kambiumtätigkeit. Dies ist gegenüber den Rhyniaceen ein weiterer Fortschritt. Auch den meisten heutigen Gefäßkryptogamen fehlt ja sekundäres Dickenwachstum des Holzes.

Wie bei den heutigen Gymnospermen und Dikotylen entwickelte das Lepidodendrenkambium nach innen Xylem und nach außen Phloëm. Damit finden wir den Holzkörper eines Lepidophytenbaumes aus 3 verschiedenen und im Querschnitt leicht unterscheidbaren Teilen aufgebaut (vgl. z. B. Abb. 70 und 65): aus

1. dem Protoxylem mit sehr englumigen Tracheiden,
2. dem vorzugsweise zentripetal anschließenden Metaxylem,
- und 3. dem zentrifugal sich ausbildenden Sekundärholz.

} Primärholz

Metaxylem und Sekundärholz verraten durch ihr verschiedenes Zellgefüge eine verschiedene Bildungsgeschichte. Im Metaxylem differenzieren sich die Zellen ziemlich gleichzeitig aus einem mehr parenchymatischen Gewebe heraus. Wie in einem parenchymatischen Gewebe sind daher hier die Tracheiden im Querschnitt ungefähr sechseckig; ihre Wände stoßen in einem Winkel von ca. 120° aufeinander. Ganz anders das Sekundärholz. Das Kambium hat hier die ungefähr gleichgroßen Tracheiden in Radialreihen sukzessiv ausgegliedert — so wie im Holz unserer heutigen Nadelbäume. Ihre Zellwände bilden daher im allgemeinen Winkel von 90° .

Die Ähnlichkeit des *Lepidodendron*-Holzes mit dem Koniferenholz wird noch dadurch gesteigert, daß auch bei den Lepidodendren (meist einreihige) Markstrahlen das Sekundärholz radial durchziehen. Abgesehen vom zentripetal entwickelten Metaxylem unterscheiden sich jedoch die Lepidodendrenstämme durch das Fehlen von Jahresringen¹⁾. Ferner bietet der Längsschnitt ein ganz abweichendes Bild: das ganze Holz der Lepidodendren enthält nur Treppentracheiden, während die Tracheiden der heutigen Gymnospermen ja fast durchweg Hoftüpfel zeigen.

c) Rinde.

Wir können an der Rinde 2 Teile, allerdings ohne scharfe Grenzen, unterscheiden: die eigentliche Stammrinde und die Übergangsregion zu den Blättern, die „Blattpolster“.

Stammrinde: primärer Bau. Bei jungen Zweigen (z. B. von *Lepidodendron vasculare*, Abb. 63 b) ist die Rinde schon deutlich in 3 Teile differenziert: in

1. die Endodermis, d. h. eine innerste Partie, welche mit dickwandigen Zellen die Stele umscheidet,
2. einen mittleren, zarten und daher meist zerstörten Teil,
3. eine Außenrinde, bei der (im Querschnitt betrachtet) derbwandige Zellgruppen mit schmalen radial verlaufenden Streifen aus dünnwandigem Gewebe wechseln. Die derbwandigen Zellgruppen sind sklerenchymatische Gewebstränge, die den Stamm peripher aussteifen. Wie bei heutigen Pflanzen waren sie auch bei *Lepidodendron* nicht mehr wachstumsfähig. Das sekundäre Dickenwachstum besorgten daher die dünnwandigen Gewebepartien zwischen den Sklerenchymsträngen.

Stammrinde: sekundärer Bau. Wichtig sind hier nur die Veränderungen in der Außenrinde: Anlagerung einer sekundären Rinde. Das heißt, es entstand in der Rinde ein Kambium, ein „Phellogen“. Die Produktion dieses „Phellogens“ der Lepidodendren war ganz außerordentlich groß. Zum

1) Das gleiche trifft übrigens für die meisten anderen karbonischen Hölzer zu.

Unterschied gegenüber dem Korkkambium der heutigen Bäume gab aber das Phellogen der *Lepidodendren* einen ziemlich erheblichen Teil seiner Zellen auch nach innen ab. Es produzierte also, genau wie das echte Kambium der *Stele*, zweiseitig.

Daraus können wir Schlüsse über die Beschaffenheit dieser größtenteils wieder recht dickwandigen peripheren Rindenzellen ziehen. Sie können keineswegs den wasserundurchlässigen Korkzellen unserer heutigen Bäume entsprechen haben, sonst hätte ja ihre Bildung (einwärts vom Kambium) zum Absterben des Kambiums führen müssen, genau wie bei heutigen Bäumen alles Gewebe außerhalb des Korks aus Wassermangel abstirbt. Die Hauptfunktion dieser peripheren dickwandigen Rindenzellen war eben die mechanische Aussteifung. Im übrigen liegen diese sekundären Rindenzellen gleichfalls wieder, ihrer kam-bialen Entstehung entsprechend, in radiären Reihen. Wir finden ferner in der sekundären Rinde genau so wie in der primären die Wechsellagerung sklerenchymatischer und parenchymatischer Teile.

Blattpolster. Wir erwähnten schon, daß die basalen Teile der Blätter nach dem Blattfall als „Blattpolster“ erhalten blieben, und daß sie — im Gegensatz zu den Blattpolstern der Fichte (*Picea*) — recht lange mit dem Dickenwachstum des Stammes Schritt halten konnten. Noch Äste von 20 cm Dicke und mehr zeigen deutliche Blattpolster. Wir brachten auch oben schon die eigentümliche rautenförmige Gestalt der Blattpolster in Verbindung mit ihrer wahrscheinlichen Funktion der Wasseraufnahme (vgl. Fig. 61). Die Gestalt der Blattpolster wechselt zwar etwas von Art zu Art und bildet ein sehr wesentliches diagnostisches Merkmal für die als Rindenabdruck erhaltenen Formen. Wir können aber doch ein Grundschemata (Abb. 61) festhalten. Folgende durch Kanten geschiedene 4 Felder zeichnen sich nämlich an gut erhaltenen Polstern regelmäßig deutlich ab:

- I. Das Ligularfeld,
- II. die Blattnarbe,
- III. und IV. die Felder der unteren „Parichnosöffnungen“.

I. Das Ligularfeld. Eine Grube birgt hier die oft in Schuppen deutlich erkennbare „Ligula“ (Abb. 62). Wir deuteten sie oben schon als eine Einrichtung zur Wasseraufnahme. Folgende 4 Gründe sprechen dafür:

1. Die Selaginellen besitzen an ganz homologer Stelle eine (allerdings nicht eingesenkte) Ligula, die nach experimentellen Beobachtungen sicher der Wasseraufnahme dient.

2. Die Anordnung der Blattpolster bei *Lepidodendron* ist derart, daß das am Stamm herablaufende Regenwasser auf die Ligula hingeleitet wird (vgl. Abb. 60 und 61).

3. Die *Lepidodendron*-Ligula wird — genau wie die Ligula der Selaginellen — von einem Leitbündel versorgt, das wohl der Wasserableitung gedient hat.

4. Bei kräftiger Ligularentwicklung ist die Ausbildung des Holzes schwach. Namentlich läßt sich gut verfolgen, wie bei den nahe verwandten Sigillarien mit Rückbildung des Ligularsystems das Holz an Mächtigkeit gewinnt (wohl gleichzeitig im Zusammenhang mit einem Rückgang der atmosphärischen Niederschläge). (Vgl. S. 144f.).

II. Die Blattnarbe zeigt in der Mediane ein Leitbündel und seitlich davon je eine „Parichnos“-Narbe, deren Bedeutung wir gleich erläutern wollen. Von diesen oberen „Parichnos“-Narben ziehen ins Stamminnere Stränge eines interzellularenreichen Gewebes, das außerdem in den Feldern

III. und IV., als untere Parichnosöffnungen, nach außen kommunizierte. Wegen der großen Interzellularen sieht man allgemein das Parichnosgewebe für

ein Organ des Gaswechsels an. Es entspricht also den Lentizellensystemen rezenter Bäume, besaß aber bei *Lepidodendron* eine sehr starke und außerordentlich regelmäßige Ausgestaltung. Für diese Deutung als „Atmungsöffnungen“ spricht auch die gegen Regenwasser geborgene Lage, gewissermaßen unter dem vorspringenden Dach der Blattnarbe (vgl. Abb. 61 A). Die auf der Blattnarbe selbst mündenden Parichnosstränge vermittelten wohl den Gaswechsel der Blätter. Die unteren Parichnosöffnungen hatte man früher auf Anregung von Potonié als „Transpirationsöffnungen“ bezeichnet. Am besten wählt man wohl aber den neutraleren Namen „Parichnos“ für das ganze System der interzellularenreichen Gewebstränge. Will man die Öffnungen der Felder III und IV besonders kennzeichnen, so empfiehlt sich aus physiologischen Gründen m. E. eher die Bezeichnung „Atmungsöffnungen“, da diese Öffnungen in Analogie mit lebenden Pflanzen („Lentizellen“) wahrscheinlich viel mehr der Sauerstoffaufnahme und Kohlendioxidabgabe als der Transpiration dienen.

Blätter. Das *Lepidodendron*-Blatt hatte im ganzen einen nadelförmigen Bau. In den „Torfdolomiten“ begegnet man sehr häufig einem einigermaßen rhombischen Querschnitt (Abb. 63 und 66 a). Auf der Unterseite fallen 2 Längsrillen auf, in denen sich genau wie bei vielen heutigen Koniferen die Spaltöffnungen konzentrierten. Der Bau der einzelnen Spaltöffnung erinnert jedoch bei den Lepidophyten (vgl. Abb. 67A) sehr an die heutigen Lycopodiaceen. Andererseits ist bei den *Lepidodendron*-Spaltöffnungen auch die lamellöse Struktur der verdickten Außenwand ange deutet, welche wir oben (vgl. Abb. 39) bei *Asterowylon* erwähnten. Die Ähnlichkeit zwischen der *Lepidodendron*- und der Koniferen-Nadel bezieht sich aber nicht nur auf die äußeren Umrisse, sondern auch auf manche anatomische Einzelheiten. Da wäre vor allem das gleichartige „Transfusionsgewebe“ zu nennen. Es sind das tracheidale Zellen, die im Umkreis der Stele ausgebildet wurden, und die offenbar für die Wasserverteilung im Blatt sorgen mußten, weil diese nadelförmigen Blätter keinerlei Verzweigung des Leitbündels aufweisen (vgl. unten S. 307).

Da sich die übrigen Lepidophyten vorzugsweise in ihren vegetativen oberirdischen Organen unterscheiden, seien die wesentlichsten Abweichungen gegenüber *Lepidodendron* gleich hier angefügt. Ganz allgemein gilt, daß die Blattpolster schwächer und minder kompliziert als bei *Lepidodendron* ausgebildet sind.

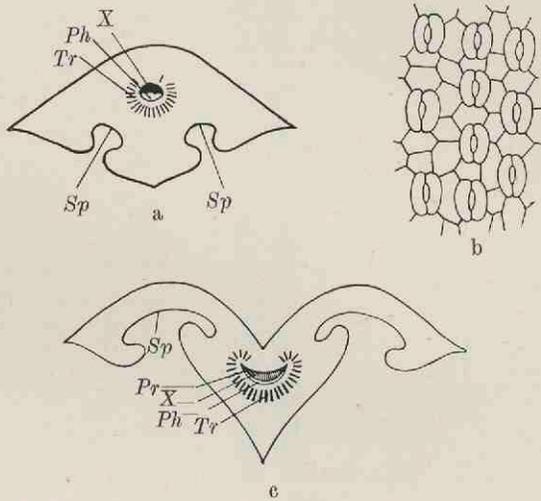


Abb. 66. Lepidophytenblätter, Anatomie.

- a) *Lepidodendron*, Blatt quer (Schema).
 b) *Lepidodendron*, Spaltöffnungen, Oberflächenbild.
 c) *Sigillaria Brardi*, Blatt quer (Schema).

Pr = Protoxylem; X = Xylem bzw. Metaxylem;
 Ph = Phloem; Tr = Transfusionsgewebe;
 Sp = die Spaltöffnungen bergenden Rillen.

(Nach Hirmer, 1927, Fig. 261, 262, 330 u. Seward, 1910.)

Lepidophloios.

Bei dieser *Lepidodendron* sehr nahestehenden und ebenfalls karbonischen Gattung finden wir zwar an den Blattpolstern noch die gleichen Felder wie bei *Lepidodendron*; aber ihre Lagerung ist anders, und insbesondere ist die Oberflächenausdehnung eines Blattpolsters reduziert. An der Oberfläche liegen nämlich nur noch die Blattnarbe und das Ligularfeld. Diese beiden Felder, die ja auch schon bei *Lepidodendron* wie ein schützendes Dach die Parichnosfelder überragten (Abb. 61), wölbten sich bei *Lepidophloios* fast kapuzenartig über die untere Blattpolsterhälfte vor, so daß diese völlig stammeinwärts geschlagen erscheint und äußerlich überhaupt nicht mehr sichtbar ist. (Offenbar ist das ganze Parichnosystem reduziert). Diese Versenkung der wohl die Transpiration

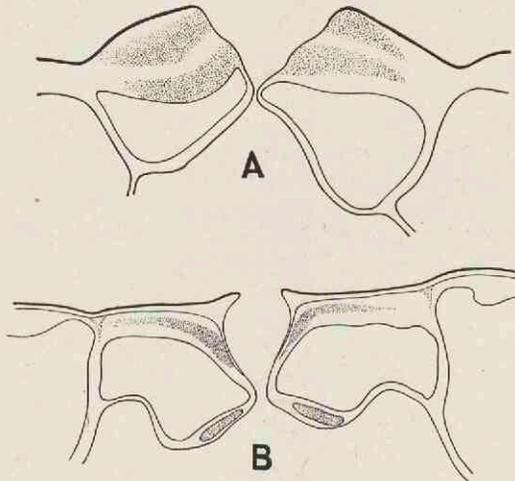


Abb. 67. Querschnitte durch Lycopsiden-Spaltöffnungen.

A *Lepidodendron* sp. Membraneinlagerung (Verholzung?) punktiert.

B *Lycopodium Hippuris*. Verholzung punktiert. Vergr. 275mal.

(A Original. Schiffsamml. Geol. Inst. Tübingen Nr. 72.
B Aus Zimmermann 1926/27).

steigernden Parichnosöffnungen mag eine xerophytische Anpassung sein. Daß das Ligularfeld oberflächlich bleibt, spricht für seine Funktion als Wasseraufnahmeapparat¹⁾.

Die Stammanatomie (Abb. 63) bietet, abgesehen von der oft besonders trefflichen Erhaltung (auch des Siebteils), prinzipiell nichts Neues gegenüber *Lepidodendron*. Wir finden auch hier Protostelen, Siphonostelen mit gemischtem und mit reinem Mark. Dagegen sei erwähnt, daß die Pflanzen „kauliflor“ waren, d. h. ihre Blüten brachen aus fertig entwickelten Zweigen und Aesten hervor.

Noch schwächer als bei *Lepidophloios* war die Blattpolsterausgestaltung bei einer 3. Lepidophytenfamilie: bei den

C. Sigillariaceen

mit der einzigen Gattung *Sigillaria*. Ja, wir können gerade in dieser Gattung die allmähliche Rückbildung der Blattpolster sehr schön verfolgen.

Im **allgemeinen Aufbau** (Abb. 68) ähnelte *Sigillaria* ziemlich weitgehend *Lepidodendron*. Wieder trug ein ziemlich schlanker Stamm eine Krone mit gabeliger Verzweigung. Ein Charakteristikum von *Sigillaria* ist es allerdings, daß die Krone sich schwächer verzweigte als bei *Lepidodendron*. Dafür waren die gleichfalls schlank-lanzettlichen Blätter im allgemeinen wesentlich größer (vgl. den Blattquerschnitt Abb. 66 e). Solch ein Sigillarienbaum muß darum einen eigentümlichen Anblick gewährt haben; seine Gestalt erinnert etwas an jene heutigen Monokotylenbäume (z. B. *Yucca*, *Aloë* usw.), die man ihres Habitus wegen „Schopfbäume“ nennt.

Blattpolster. Der wesentlichste Unterschied gegenüber *Lepidodendron* besteht darin, daß die untere Polsterhälfte, welche bei *Lepidodendron* die

1) Auf die noch rätselhafte Gestaltung der früher „*Lomatophloios*“ genannten Stücke können wir hier nicht eingehen (vgl. dazu Hirmer 1927).

unteren Parichnosnarben trägt (Abb. 61, Felder III und IV), bei den Sigillarien überhaupt fehlt (Abb. 69). Die Sigillarien-Blattpolster sind daher meist nicht länglich-rautenförmig, sondern mehr sechseckig bis rundlich. Da sie überdies bei *Sigillaria* meist kleiner sind, berühren sie sich seitlich nicht so stark, und es fallen die Schrägzeilen viel weniger auf als die in der Regel ziemlich vertikal stehenden Längszeilen („Orthostichen“).

Man darf wohl tatsächlich die Blattpolster von *Sigillaria* gegenüber denjenigen von *Lepidodendron* als reduziert (im phylogenetischen Sinne) bezeichnen. Dafür spricht insbesondere die oberdevonische

*Archaeosigillaria
primaeva* White,

ein Mischtyp von *Lepidodendron*- und *Sigillaria*-Charakter. Wir finden hier nämlich an den unteren (älteren) Stammteilen *Sigillarien*- und an den oberen Parteien *Lepidodendron*-Struktur¹⁾. Dazu ist zu bemerken, daß wir gerade innerhalb der Sigillarien sehr gut verfolgen können, wie die phylogenetisch fortgeschritteneren Stadien immer zuerst an den älteren Stammteilen, an der Basis, aufzutreten pflegen.

Bei den ältesten echten Sigillarien sind die Blattpolster noch groß und wohl abgegrenzt. Bei den jüngeren Formen folgen sie jedoch der Dicken-

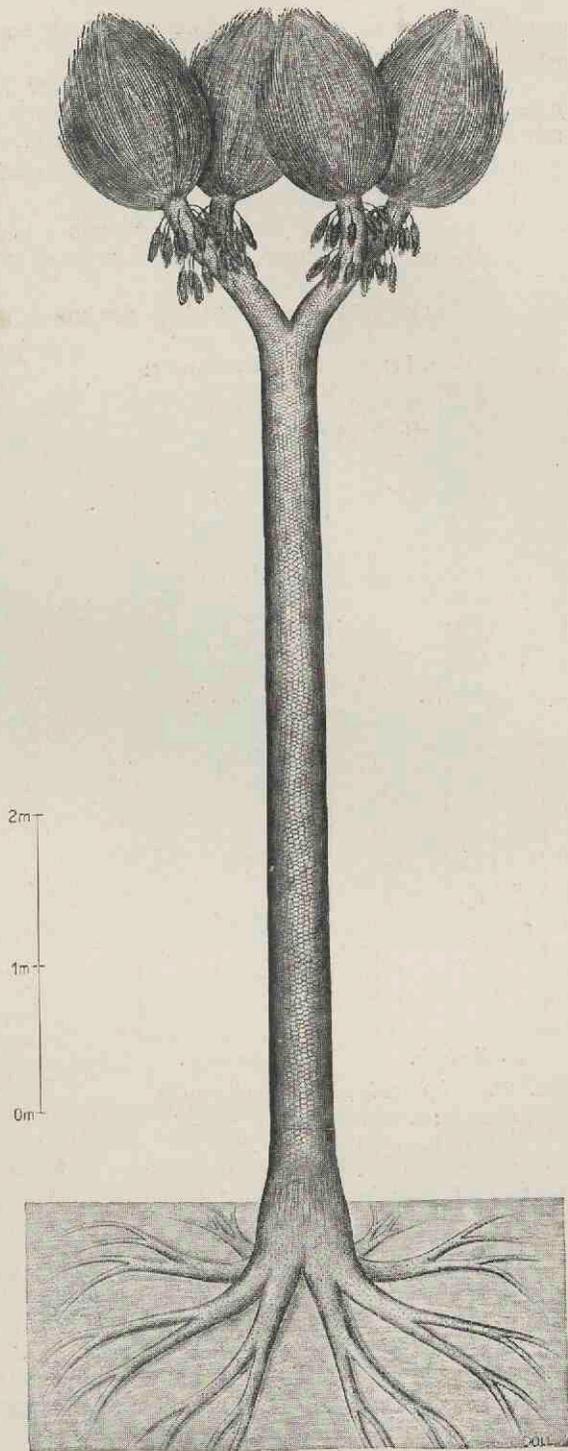


Abb. 68. *Sigillaria elegans* Brongn. (Mittl. Oberkarbon.)
Rekonstruktion eines (kauliflor) blühenden Baumes.
(Aus Hirmer, 1927, Fig. 284.)

1) Eine Ligula ist allerdings bei *Archaeosigillaria* noch nicht mit Sicherheit erkannt!

zunahme des Stammes nicht lange, ihre Abgrenzung wird unregelmäßig, sie „verlöschen“ frühzeitig am Stamme.

Diese Rückbildung läßt sich innerhalb der 2 Reihen verfolgen, in welche man die Sigillarien meist gliedert, und die durch folgende Übersicht sowie die schematischen Figuren Abb. 69 kurz charakterisiert seien:

A. Eusigillarien: Blattpolster bei den Ausgangsformen sechseitig; Längsreihen besonders deutlich.

a) *Favularia*: ältere Formengruppe mit relativ großen Blattpolstern, die sich daher berühren, so daß die sechsseitige Struktur noch sehr deutlich ist.

Vorkommen: unterer Teil des mittl. produkt. Karbons.

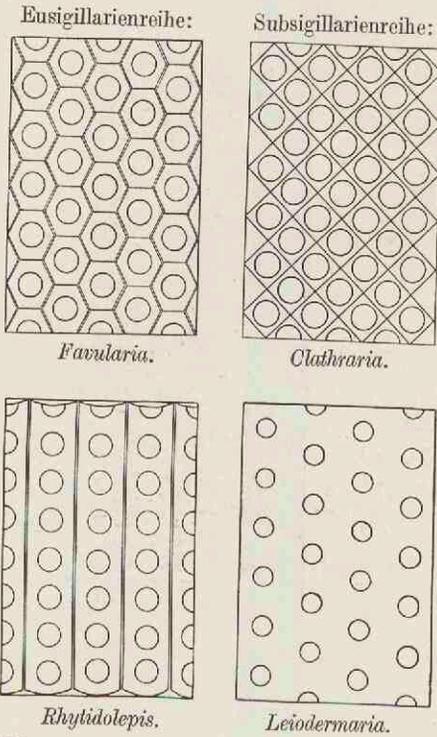


Abb. 69. *Sigillaria*, Rindenskulptur.
Schemata; s. nebenstehenden Text.
(Aus Berry, 1920, Fig. 13.)

b) *Rhytidolepis*: Blattpolster entfernter stehend, unscharf abgegrenzt, die Längsreihen daher besonders deutlich ausgeprägt und durch Furchen zwischen den Blattpolsterreihen verstärkt.

Vorkommen: eigentliches mittl. produkt. Karbon.

B. Subsigillarien: Blattpolster bei den Ausgangsformen rhombisch bis quergestreckt. Längsreihen weniger deutlich.

a) *Clathraria*: Blattpolster noch deutlich, auch an älteren Stammteilen.

Vorkommen: ganz aufs Karbon beschränkt.

b) *Leiodermaria*: Blattpolster nur an den jüngeren Teilen deutlich und dicht stehend, an den älteren Teilen weit auseinander gerückt und durch glatte Rinde getrennt.

Vorkommen: vom mittl. produkt. Karbon bis ins Rotliegende.

Anhangsweise sei erwähnt, daß die Gattungen: *Ulodendron* und *Bo-*

throdendron sowie Verwandte durch eine noch schwächer ausgeprägte Blattpolsterstruktur ausgezeichnet sind.

Versuchen wir noch einmal die Phylogenie des Blattpolsters, dieses Charakteristikums der Lepidophyten, zusammenfassend zu überblicken. Es ist höchst auffällig, wie diese eigenartige Rindenbildung das Auf und Nieder der ganzen Lepidophytenordnung widerspiegelt. Erwähnt sei nur, daß zur Blütezeit der Lepidophyten im Karbon auch die ganz aufs Karbon beschränkte Gattung *Lepidodendron* mit ihren besonders stark entwickelten Blattpolstern herrschte, daß im Rotliegenden kurz vor dem Erlöschen der Lepidophyten auch die Blattpolster der letzten Lepidophytengattung: (*Sigillaria*) mehr und mehr schwanden. Es liegt nahe, nach einem inneren Zusammenhänge für diese Paral-

lele zu suchen. Gelegentlich hat man schon diese Rückbildung der Blattpolster als eine Senilitäterscheinung aufgefaßt, als ein Anzeichen der erlöschenden Lebenskraft der Lepidophyten, die dann auch bald zum völligen Aussterben der ganzen Ordnung geführt habe. Oder man hat angenommen, die Lepidophyten bzw. Lepidospermen seien gar nicht ausgestorben, sie hätten nur ihre Rindenstruktur eingebüßt und lebten weiter als — Koniferen. Nun — wie wir später (S. 361 und 375) erörtern wollen — beide Annahmen scheinen mir recht unwahrscheinlich.

Ich sehe vielmehr sowohl im Aussterben der Lepidophyten wie im „Erlöschen“ der Rindenstruktur eine Folge der klimatischen Änderungen, bzw. eine Folge der Hand in Hand mit der Klimaänderung gefährlicher werdenden Konkurrenz der Gymnospermen. Erinnern wir uns, daß sich gleichzeitig

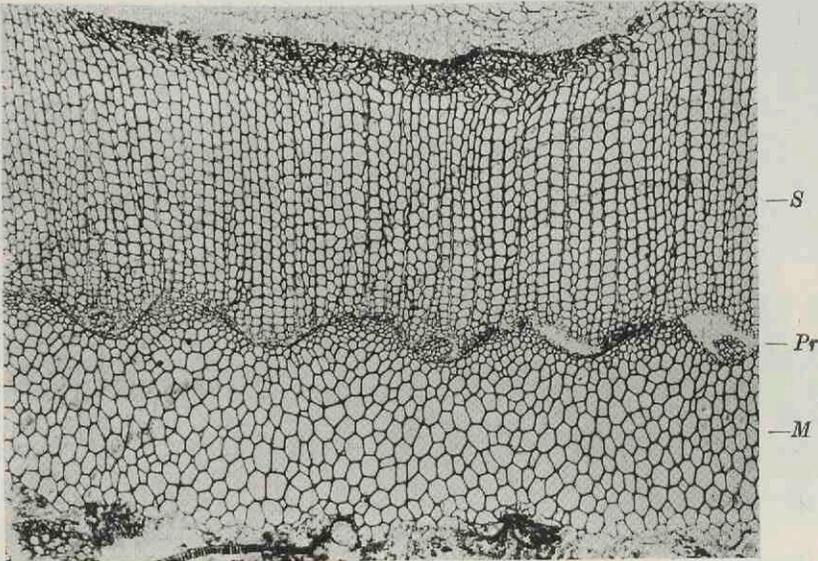


Abb. 70. *Sigillaria* sp. a. d. *Rhytidolepis*-Gruppe.
Holzzylinder quer. (Ob.-Karbon, Shore England).

Pr = Protoxylem, zum Teil als Blattspurstränge abgegliedert.
M = zentripetales Metaxylem.
S = Sekundärholz.

(Original. Schiffsamml. Tüb. Bot. Inst. Nr. 113. Vergr. 21mal.)

mit dem Erliegen der Lepidophyten und mit dem „Erlöschen“ der Rindenstruktur die Niederschlagsverhältnisse in den von Lepidophyten bewohnten Gebieten erheblich geändert haben. Die Lepidodendren sind ja geradezu leitend für die in einem niederschlagsreichen Klima gebildete Karbonflora von europäisch-nordamerikanischem Typus. In der *Glossopteris*-Flora dagegen (S. 353) auf der südlichen Halbkugel, die in einem niederschlagsärmeren Klima gewachsen ist, fehlen Lepidophyten fast völlig. Ebenso klingt die Rindenstruktur der Lepidophyten sowie die Ordnung der Lepidophyten selbst aus, als sich auch im Bereich der nordeuropäisch-amerikanischen Fazies, vor allem im Rotliegenden, die Niederschläge verringerten, was sich ja u. a. im Aufhören der Kohlenproduktion zeigte. Kurz, die Lepidophyten sind Gewächse eines niederschlagsreichen Klimas, ihrem Gedeihen setzte das Ende dieser Klimaperiode innerhalb ihres Wohnbereichs ein Ende. Daß diejenigen Formen,

welche, wie die Sigillarien mit ihrem mächtigeren Holzkörper (s. Abb. 70 und 71), ihrer geringeren Blattpolsterbildung usw. relativ am wenigsten dem Niederschlagsklima angepaßt waren, entsprechend etwas länger aushielten, ist selbstverständlich.

Stammanatomie (Abb. 70, 71). Wir erwähnten schon die große Ähnlichkeit mit *Lepidodendron* (S. 137). In der Stele sind allerdings (namentlich bei den jüngeren Sigillarien) bemerkenswerte Unterschiede. So gibt es keine Sigillarien mit Protostelen oder gemischtem Mark. Als primitivsten Typ kennen wir Eusigillarien aus dem mittl. Ob.-Karbon, z. B. *Sig. elegans* Sternb., mit einer typischen Siphonostele wie bei den höchstentwickelten *Lepidodendren*. Bei den jüngeren Formen (z. B. bei Subsiggillarien aus dem Rotliegenden,

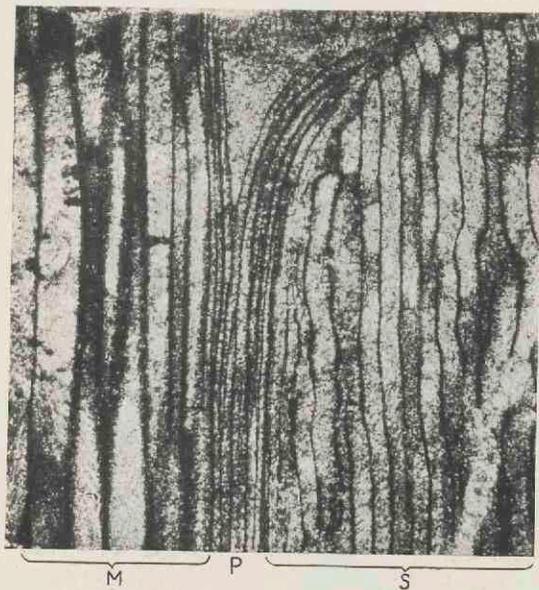


Abb. 71. *Sigillaria* sp. (= *Saulii* Carruth?).
Längsschnitt aus dem Holz.

P = enge Tracheiden des Protoxylems biegen nach rechts als Blattspurstrang ab.
M = Metaxylem; S = Sekundärholz.

Vergr. 36 mal.

Original, Schiffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berlin
Nr. 335.

wie bei *Sigillaria Menardi* Brongn.) dagegen gibt es bereits echte Eustelen. Uebrigens ist hier bei den jüngeren Formen auch das Sekundärholz sehr stark entwickelt.

Überhaupt ist bei *Sigillaria* der Anteil des Holzes im Stammquerschnitt größer als bei *Lepidodendron*, und die Holzelemente sind mehr peripherwärts verlagert. Wir dürfen — wie schon erwähnt — in diesen 3 Punkten:

1. Rückbildung des zentralen Holzes,
2. Verstärkte Ausbildung des peripheren Holzes.
3. Allgemeine Massenzunahme des Holzes,

eine Art Kompensation für die Rückbildung der Rinde bei den jüngeren Sigillarien sehen — eine Kompensation, welche unsere Auffassung von der Bedeutung der Rinde zur Festigung des Stammes und für den Wasserhaushalt (vgl. oben S. 134) unterstützt. Bemerkenswert ist ferner, daß die weitgehende Rückbildung der Rindenskulptur und des zentripetal gerichteten Primärholzes, sowie die Masse des zentrifugal gerichteten Sekundärholzes gerade bei den jüngsten Sigillarien eine große Annäherung an die Stammanatomie der heutigen Koniferen bedeutet.

Von den **Blättern** der Sigillarien (Abb. 66c) ist noch erwähnenswert, daß sie — abgesehen von ihrer Größe (bis 1 m lang und über 1 cm breit) — alle oder doch fast alle in ihrem einzigen Leitbündel 2 Xylemstränge bzw. 2 Protoxylemgruppen zeigen. Vielleicht dürfen wir das als Rudiment einer ehemaligen Gabelstruktur auffassen.

2. Unterirdische Organe.

Stigmaria Brongn.

Die Rhizome (Abb. 59, 68, 72 u. 73) sind sich bei allen Lepidophyten so ähnlich, daß man sie auch heute noch selten einer bestimmten Gattung oder Art

zuordnen kann. Da man anfangs überhaupt über ihre systematische und morphologische Zugehörigkeit unsicher war, gingen (und gehen) diese überaus häufigen Fossilien unter einem eigenen Gattungsnamen: „*Stigmaria*“. Eine typische — mit positivem Geotropismus begabte — Hauptwurzel fehlte offenbar den erwachsenen Lepidophyten (über das Verhalten der Keimlinge können wir nichts Sicheres sagen). Die Verankerung der großen

Lepidodendrenbäume im Boden besorgten darum flach hinstreichende¹⁾ Rhizome, eben die Stigmarien. Sie waren gabelig verzweigt, und zwar saßen die beiden ersten Gabeläste so dicht beieinander, daß scheinbar von der Stammbasis 4 übers Kreuz gestellte und ziemlich bald wieder gegabelte Stigmarienäste ausgingen. Der Gabelbau, den wir an der Verzweigung der oberirdischen Teile bemerkten, herrschte also auch unter der Erde. Nur bei einigen jüngeren Rhizomen, die wohl zu den *Sigillarien* gehören und die als *Stigmariaopsis* Grd. Eury unterschieden wurden, kommt auch die monopodiale Verzweigung etwas häufiger vor.

An diesen Stigmarien saßen nun spiralig gestellte Würzelchen. Auch sie hatten früher einen selbständigen Namen: „*Appendices*“. Diese gehören zu den häufigsten Fossilien in den karbonischen „Torfdolomiten“ (coal-balls), jener reichen Fundgrube strukturbietender Fossilien. Die „Würzelchen“ durchfurchten nämlich saprophytisch (vielleicht auch parasitisch) die Pflanzenreste, welche die Stein-



Abb. 72.

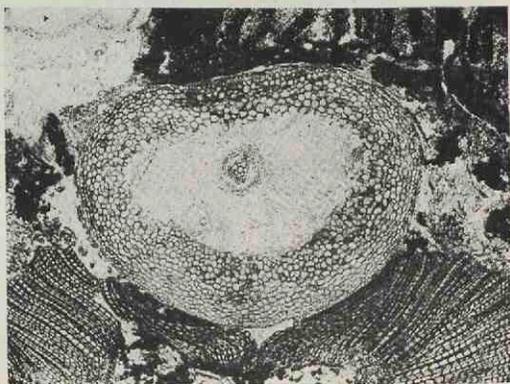


Abb. 73.

Abb. 72 u. 73.

Stigmarienwürzelchen in Stämme der Pteridosperme *Lagginodendron Oldhamium* eingedrungen.

Abb. 72. Das längsgetroffene Würzelchen hat, wie ein Keil, den Stamm auseinandergetrieben. Vergr. 5mal.

Abb. 73. Würzelchen quer, in einen Markstrahl eingedrungen; das Holz ist nach rechts und links, die Rinde nach oben beiseite gedrängt. Vergr. 8mal.

Original. Schliffsamml. Bot. Inst. Tüb. 515.

1) Die flache Bewurzelung der Lepidophyten spielt bei der Beurteilung der Standortökologie eine Rolle (vgl. Florengeschichte, Karbon S. 353 ff.). Ein Abgangswinkel von 50° schräg abwärts ist für die Ansatzstellen der Stigmarien selten. Nur *Stigmariaopsis* (s. oben) drang offenbar etwas steiler in den Boden ein.

kohlenlager bildeten. Wir finden sie so in unseren Schliffen, sich zwischen Stamm-, Blatt- usw. -Resten durchwindend, oder in den Pflanzenorganen selbst, wo sie große Verwüstungen durch Zersprengen des Holzes usw. (vgl. Abb. 72, 73 und 104) anrichteten.

Anatomic. Einige Stigmarien besitzen fast den gleichen Stellenbau wie oberirdische Lepidophytenstämme: eine Siphonostele mit zentripetal ausgebildetem Primärholz. Bei der bestbekanntesten Form: *Stigmaria ficoides* Brongn. gibt es jedoch überhaupt kein zentripetales Holz mehr, sondern wie bei re-

zenten Bäumen — wir können wieder auf das Koniferenholz verweisen — wird lediglich zentrifugales Holz, Sekundärholz, vom Protoxylem ausgebildet.

Von den Protoxylemsträngen der Stigmarien aus nahm der primäre Holzteil je eines Würzelchens seinen Ursprung. Dieser durchsetzte dann das Sekundärholz der *Stigmaria* und erhielt dabei selbst etwas Sekundärholz angelagert. Dadurch kommt die eigentümliche, „monarche“ Struktur des Holzteils der Würzelchen zustande (vgl. Abb. 73), d. h. die ungefähr 3eckige Gestalt mit dem Protoxylem in einer Ecke. Auffällig ist die große Geweblücke im Inneren der älteren aufgeblähten Würzelchen.

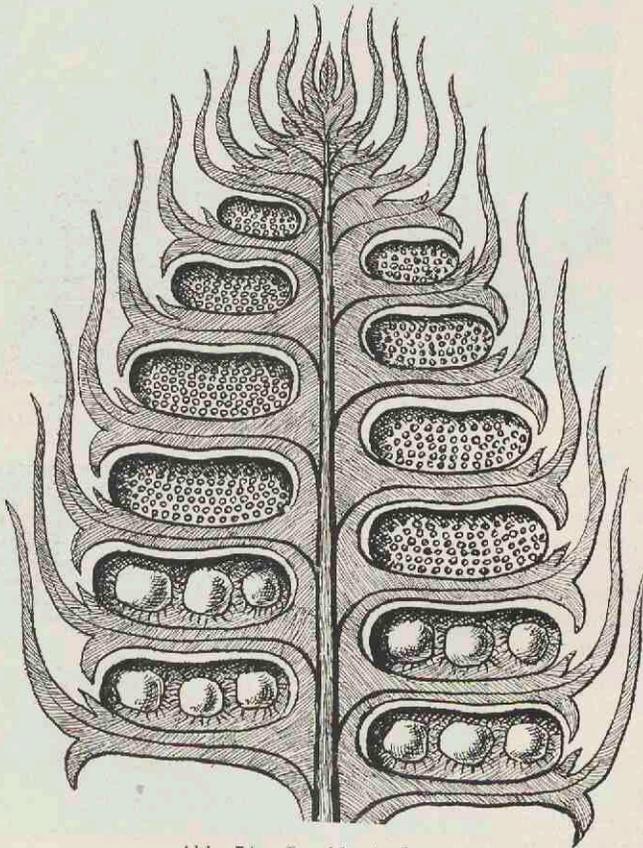


Abb. 74. *Lepidostrabus*.

Heterosporer Blütenzapfen im Längsschnitt.

Jederseits oben 4 Mikrosporangien, unten 2 Makrosporangien.

Vor jedem Sporangium die Ligula.

Original. Schematisiert.

Man hat gelegentlich eifrig darüber diskutiert, ob die Stigmarien und ihre Würzelchen „eigentlich“ Wurzeln oder irgend etwas anderes seien (vgl. zu dieser Frage: Hirmer S. 289, Scott S. 226 und die dort zitierte Literatur). Eine glatte Antwort ist nicht möglich. Denn wieder müssen wir betonen, daß die Begriffe: „Wurzeln“, „Rhizome“ usw., die wir für die höheren Pflanzen geprägt haben, ihren morphologischen Sinn verlieren, wenn wir nur tief genug im phylogenetischen System hinabsteigen. Mir scheint, das trifft schon für die Stigmarien zu. Gewiß, die Stigmarien und ihre Würzelchen zeigen manche gemeinsamen Merkmale mit den Wurzeln heutiger Gefäßpflanzen, z. B. die Blattlosigkeit sowie ihre Funktion

der Verankerung und Wasseraufnahme. Sie ähneln insbesondere stark den *Isoëtes*-Wurzeln (vgl. z. B. Stokey, Taf. XIX, Fig. 8). In anderen Merkmalen unterscheiden sich aber die Stigmarien sowie ihre Würzelchen, so durch ihre mehr exogene Entstehung, vielleicht auch durch das Fehlen der Wurzelhaube und in ihrer Stelenanatomie (vor allem bei den eigentlichen Stigmarien selbst). Wir können also höchstens fragen: Stellen die Stigmarien etwa ein phylogenetisches Urstadium der Wurzeln dar, oder welche phylogenetischen Beziehungen können wir sonst erkennen? Gerade die Stelenanatomie spricht entschieden dagegen, daß die Stigmarien samt ihren Würzelchen als Vorläufer typischer Wurzeln betrachtet werden können; dafür sind sie viel zu selbständig differenziert. Höchstens etwas atypische Wurzeln, wie die von *Isoëtes* könnten an die Stigmarien anschließen (vgl. z. B. unten S. 155).

Die heutigen Wurzeln mit ihrer Aktinostele gehen wohl ziemlich sicher unmittelbar auf einen Protostelentyp zurück (vgl. Abb. 27). Die Annahme, daß sich bei der Wurzelphylogenie ein Stadium der Siphonostele oder der monarchen Stele, also wie bei den Stigmarien, zwischengeschaltet habe, ist völlig aus der Luft gegriffen. — In der Diskussion spielt auch der anatomische Anschluß der Stigmarien an ihre Würzelchen eine ziemliche Rolle. Während heute die Seitenwurzeln entsprechend ihrer „endogenen“ Entstehung die Rinde ihrer Hauptwurzeln (und übrigens auch der Rhizome!) durchbrechen und eine eigene, nicht kontinuierlich in die Rinde der Hauptwurzel übergehende Rinde besitzen, ist das bei den Stigmarien anders. Hier gehen alle Gewebepartien, und so auch die Rinde, kontinuierlich ineinander über, genau so wie bei der Gabelung zweier Organe. Dies charakterisiert den Verband zwischen Stigmarien und Würzelchen als eine abgeleitete Gabelung mit einem dominierenden Hauptast. Die Bezeichnung „Würzelchen“ die wir verwenden, ist also hier nicht im typischen sondern nur im übertragenen „analogen“ Sinne zu verstehen.

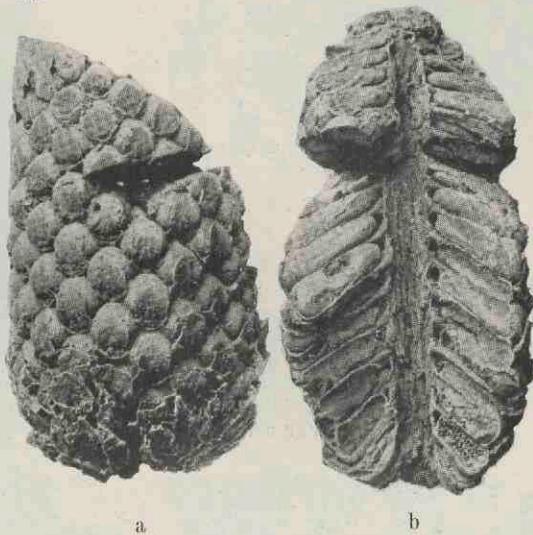


Abb. 75. *Lepidostrobus Brownii* Schimper. O.-Karbon.
Blütenzapfen: a) Oberflächenansicht.
b) Im Längsbruch.
S. Abb. 76. $\frac{9}{10}$ nat. Größe.
(Nach Zeiller, 1914.)

3. Fortpflanzungsorgane.

Typus: die Blüte von *Lepidodendron* = *Lepidostrobus* (Abb. 74).

Die Fortpflanzungsorgane der Lepidophyten hatten in der Regel eine gewisse Ähnlichkeit mit weiblichen Blütenzapfen der Koniferen. Dieser Vergleich charakterisiert auch einigermaßen ihre Größe, allerdings hat man bei den Lepidophyten schon $\frac{3}{4}$ m lange Zapfen gefunden. Die Zapfen standen entweder terminal an Laubsprossen — so bei *Lepidodendron* (vgl. auch Abb. 60) oder sie brachen seitlich aus älteren Ästen, ja Stämmen, hervor, so bei *Lepidophloios*, *Sigillaria* (Abb. 68) und wohl der Mehrzahl der übrigen Lepidophyten.

Die Übereinstimmung zwischen Lepidophyten- und Koniferenzapfen beruht zunächst auf der Stellung der „Sporophylle“, d. h. der sporangientragenden Blätter, die dichtgedrängt um die Zapfenachse herum in schraubiger Anordnung sitzen. Ausnahmen kommen allerdings vor; so finden wir gelegentlich auch Quirl-



Abb. 76. *Lepidostrobus Brownii* Schimp. Querschliffe (s. Abb. 75).

- a) Gesamtansicht. In der Peripherie der Kranz der aufgebogenen Sporophyllblätter. Dann die Sporophylle, abwechselnd durch die Sporangien (punktiert) und die Sporophyllachse (schraffiert) getroffen. Schema ungef. nat. Gr.
 b) Ausschnitt, 4 Sporophylle getroffen. Vergr. 4mal. (Schliffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berl. 341.)
 Da sich die einzelnen Sporophylle mit ihrer Spitze etwas abwärts senken (vgl. Abb. 75), erscheinen die Sporangien vor allem an ihrem apikalen Teile angewachsen.

(Original. Für a unter Benutzung einer Phot. von Zeiller, 1914).

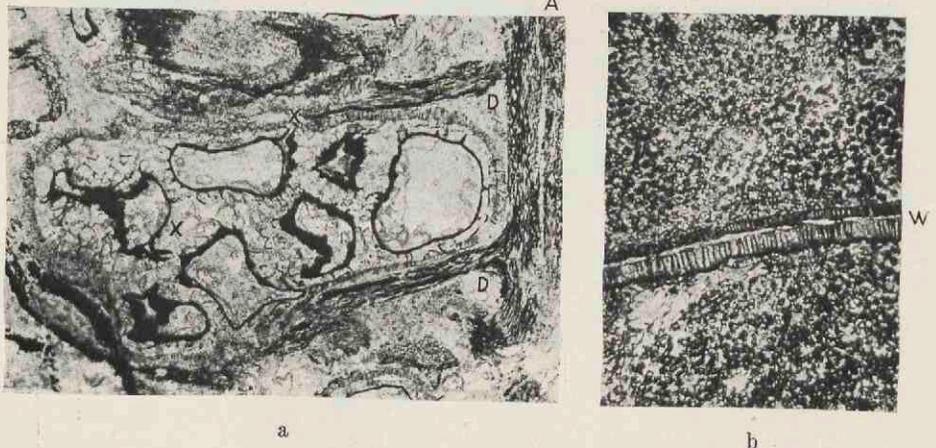


Abb. 77. *Lepidostrobus Veltheimianus* Sternbg. U.-Karbon Schottland.

- a) Makrosporen mit Dornen an der Sporenmembran zum Festhalten der Mikrosporen, bei \times Öffnungen der Exine. A = Zapfenachse. D = Ansatzstelle des Makrosporophylls. Vergr. 25mal.

b) Mikrosporen in Tetraden.

W = die Sporangienmembran (verschiedene Dicke!). Vergr. 50mal.

(Original, Schliffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berlin 456 und 569.)

stellung. Ferner ist besonders interessant, daß in einzelnen Fällen — die offenbar einem primitiveren Stadium entsprechen — die Sporophylle noch nicht zu einem eigentlichen Blütenzapfen vereinigt waren, sondern, mit sterilen Blättern untermischt, an normalen Zweigen standen. Wir wollen uns erinnern, daß in dieser Beziehung auch noch die heutigen Lycopodien zwei Typen aufweisen: bei *Lycopodium Selago* beispielsweise unterscheiden sich die sporangientragenden Blätter von den sterilen nicht prinzipiell in Stellung und Form; bei *Lycopodium clavatum* dagegen herrscht eine viel ausgesprochenere Arbeitsteilung, die Sporophylle sind zu einem typischen Blütenzapfen vereinigt.

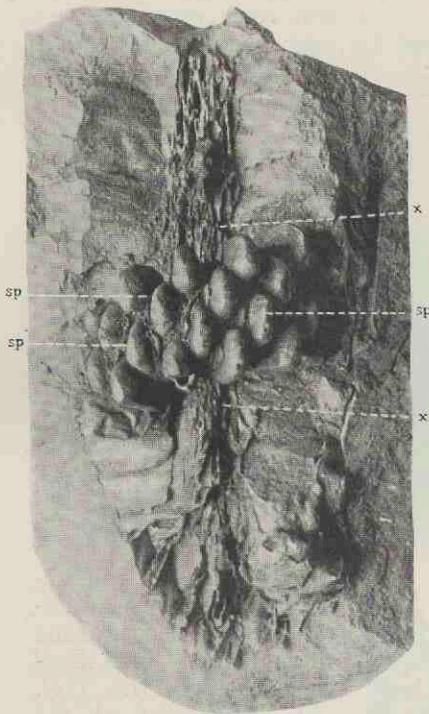


Abb. 78. *Lepidocarpon westphalicum* Kidst. Teil eines weiblichen Sporangienzapfens mit ca. 15 Sporangien bzw. Samen (sp); die Sporophylle sind nur mit ihrer Basis erhalten. [Nach Kidston (1916) Taf. XIII Fig. 4. Ob.-Karbon (Middle Coal measures von Süd-Staffordshire)].

Den Bau des einzelnen Sporophylls erläutert Abb. 74. Die Sporangien sitzen — wie bei allen *Lycopsidea* — im Prinzip blattachselständig, d. h. auf der Sporophylloberseite in der Nähe der Blattbasis. Unmittelbar davor — also der Blattspitze genähert — finden wir wieder die Ligula. Die Blattspitze selbst ist aufwärts gebogen. Sie ist so lang, daß sie sowohl das eigene wie auch einzelne höher sitzende Sporangien vor der Außenwelt birgt. Die Lepidophyten-

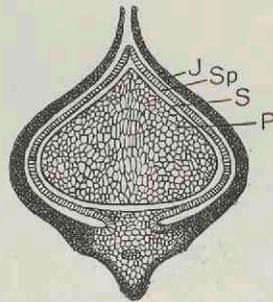


Abb. 79. *Lepidocarpon Lomaxi* Scott. A Schemat. Längsschnitt durch den Samen quer zum Sporophyll.

Unten das Sporophyll mit Leitbündel
J = die indusienartige Hülle,
Sp = Makrosporangienmembran,
S = Makrospore mit dem zellulären Prothallium (*P*).
 (Aus Harder 1928, nach Scott 1923, Fig. 498, S. 409.)

blüte stellt also bereits ihrer äußeren Morphologie nach einen erheblichen Fortschritt gegenüber den Rhyniaceen dar; besondere Blattgebilde, eben die Sporophylle schützen die Entwicklung und Reifung der Sporen gegen Umbilden der Umwelt. Die äußerst schwierige Frage, wie diese Verkettung von Sporophyllen und Sporangien im einzelnen phylogenetisch zustande gekommen sein mag, haben wir schon S. 63 erörtert. Dort wurde auch bereits erwähnt, daß einige Lepidophyten („Cantheliophoriden“) einen dem Sporophyll und Sporangium gemeinsamen Stiel („Sporangiophor“) haben (vgl. Bassler).

Auch einen 2. Fortschritt, der sich innerhalb der Lepidophyten abgespielt hat, haben wir oben (S. 89) erwähnt. Wohl kennen wir vielleicht noch iso-

spore Lepidophyten, mit durchweg kleinen (0,02—0,03 mm) Sporen wie bei den Rhyniaceen und den rezenten Lycopodien: z. B. *Lepidostrobus oldhamium* aus dem Ob.-Karbon. Aber die Mehrzahl der Lepidodendren und wohl alle Sigillarien waren **heterospor.** Makro- und Mikrosporen (vgl. Abb. 74 und 77) finden sich zwar immer in verschiedenen Sporangien, aber oft in derselben Blüte vereint. Genau so liegt der Fall noch bei den rezenten Isoëten und Selaginellen. Daß auch die Entwicklung der Sporen wie bei diesen heutigen Lycopsideen vor sich ging, zeigen sowohl die Tetradenanordnung der Mikrosporen wie vereinzelt, gekeimte Makrosporen mit ihrem Prothallium samt Archegonien. Wir werden daher die Entwicklung der Sporen bei den rezenten Formen beschreiben (S. 155 f.).

Als 3. Fortpflanzungstyp der Lepidophyten können wir die

Lepidospermae

anschließen, d. h. die **samentragenden Lycopsidea.** Wir kennen zwei Vertreter dieser eigentümlichen Pflanzengruppe:

Lepidocarpon, vermutlich ein Baum, und
Miadesmia, ein Kraut.

Lepidocarpon. Seine vegetativen Teile kennen wir zwar noch nicht genau; doch sprechen alle Umstände dafür, daß es eine *Lepidodendron*-artige Pflanze war. Bekannt sind bisher lediglich die weiblichen Blütenzapfen. Ihre allgemeine Morphologie (vgl. Abb. 78) stimmt mit der von *Lepidostrobus* überein. Wie bei den sporentragenden Lepidophyten saßen die Sporangien blattachselständig. Aber das Sporangium selbst ist zum Samen geworden, d. h.:



Abb. 80. *Lepidocarpon Lomaxi* Scott. Ob.-Karbon. Längsschnitt senkrecht zum Sporophyll (vgl. Abb. 79). Vergr. 11mal.

(Original, Schiffsamml. Bot. Inst. Heidelberg, Nr. 25/5.)

1. das einzelne Sporangium ist von einer besonderen Hülle, dem „Indusium“ umschlossen, das nur am apikalen Ende eine kleine schlitzzartige Öffnung, eine „Mikropyle“, für die Befruchtung offen ließ, und das zu einer Samenschale wurde.

2. Die einzige im Sporangium fertig ausgebildete und reservestoffbeladene Spore entwickelt sich innerhalb des Sporangiums auf der Mutterpflanze viel weiter als bei den bisher beschriebenen Sporenpflanzen. Die Keimung zu einem zellulären Prothallium (wohl mit Archegonien) und wahrscheinlich auch die Befruchtung spielt sich auf der Mutterpflanze ab.

Man kann allerdings nicht genau sagen, wie weit diese Makrosporentwicklung auf der Mutterpflanze ging. Zur Ausbildung eines weitentwickelten Embryos im Samen, so wie bei den meisten heutigen Phanerogamen, kam es offenbar bei *Lepidocarpon* nicht. Man hat mindestens noch keinen Samen mit entwickeltem Embryo gefunden. Abweichend von den ursprünglich gebauten Makrosporangien der Phanerogamen fehlte bei *Lepidocarpon* auch die Pollenkammer; die Mikrosporen keimten also wohl außerhalb des Sporangiums, vielleicht in der „Mikropyle“ (Abb. 79 u. 80).

Die Samenbildung mit ihrer Reduktion der Sporenzahl auf eine einzige brachte hier den Vorteil, daß die Spore bzw. die junge Pflanze besser ernährt und durch besondere Hüllen des Sporangiums samt Anhängseln besser gegen die Umwelt geschützt werden konnte.

Miadesmia. Diese zweite Lepidosperme hatte krautigen Habitus wie die heutigen Selaginellen. Am „Indusium“ (der Sporangienhülle) saßen zahlreiche Haare und Schuppen (Abb. 81); in ihnen verdingen sich vermutlich die Mikrosporen und keimten dort in der Nähe der Mikropyle.

Wenn so diese Lepidospermen in ihrem Befruchtungstyp starke Anklänge an die heutigen Phanerogamen zeigten, seien doch auch die Unterschiede nicht vergessen. Vor allem war die Fortpflanzung sämtlicher Lepidophyten, ja aller *Lycopsida* überhaupt, in hohem Grade an flüssiges Wasser gebunden, da ja Spermatozoen nur im flüssigen Medium zur Makrospore hinschwimmen können. Gewiß, der zurückzulegende Weg war, z. B. bei den heterosporen Formen und den Lepidospermen, vielfach dadurch verkürzt, daß sich die Mikrosporen in Anhängseln der Makrosporen (vgl. Abb. 77 a)

verfangen konnten. Ein solches Schwimmen der Spermatozoen setzt aber entweder einen feuchten Standort mit Tümpeln und Pfützen oder doch ein recht niederschlagsreiches Klima voraus. Weder die Pollenkammer der Gymnospermen noch der lange Pollenschlauch der Angiospermen, der die männlichen Sexualzellen auch ohne Außenwasser an die Eizelle gelangen läßt, war ja bei den Lepidophyten „erfunden“! Auch nach den Fortpflanzungseinrichtungen ist es drum kein Zufall, daß die baumförmigen Lepidophyten mit dem Einsetzen eines trockeneren Klimas im Ausgang des Paläozoikums aus den europäisch-nordamerikanischen Gebieten verschwanden, und daß heute aus dem ganzen Stamm der *Lycopsida* nur noch niedrige Kräuter übrig blieben, die entweder (Lycopodien und Selaginellen) feuchte, niederschlagsreiche Standorte, ins-

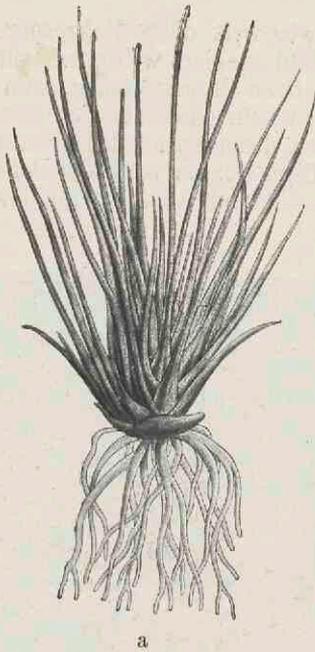


Abb. 81.

Miadesmia membranacea E. C. Bertr. O.-Karb. Makrosporophyll mit Makrosporangium längs. Außen das in Zipfel anslaufende „Indusium“. Innen das kurz gestielte Makrosporangium; an dessen apikaler Öffnung einige Mikrosporen.

Vergr. 27mal.

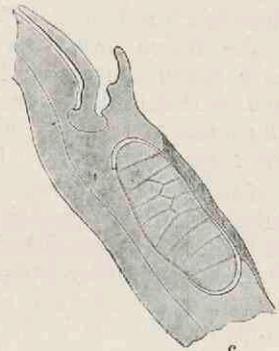
(Original, Schlißsammlung Bot. Inst. Tüb. Nr. 574.)



a



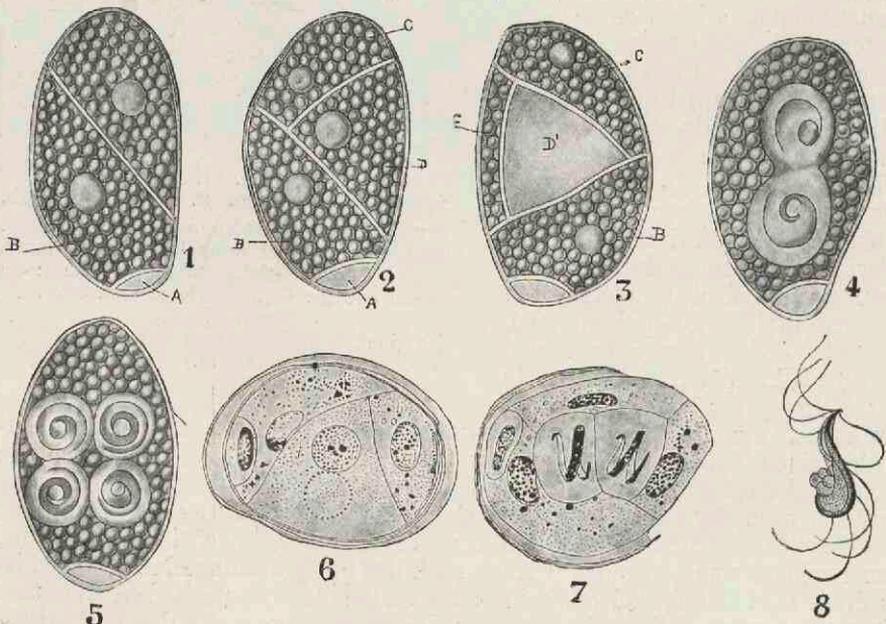
b



c

Abb. 82. *Isoetes lacustris*.

- a) Habitus $\frac{2}{3}$ nat. Gr.
 b) Basis eines Sporophylls von oben gesehen: eingesenktes Sporangium und darüber die etwa dreieckige Ligula.
 c) dasselbe wie b) im Längsschnitt (σ Sporophyll).
 (Aus Lotsy 1909, Fig. 377, S. 560.)

Abb. 83. Keimung d. Mikrosporen von *Isoetes*.1—5 *Isoetes setacea* (n. d. Leben).6, 7 *I. echinospora* var. *Braunii*, Gefärbte Schnittpräparate.8 Spermatozoon v. *I. Malinverniana*.

(Aus Lotsy 1909, Fig. 382, S. 567.)

Seward S. 280 und Gothan l. c.). So interessant solche Formen vielleicht einmal als Zwischengruppen werden können — wir müssen uns bei der Spärlichkeit der Funde mit Andeutungen begnügen.

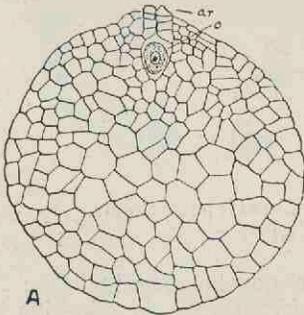
Die übrigen Lycopsidea (3.—6. Ordnung).

Wir können sie ziemlich kurz behandeln, da wir die für die Phylogenie wichtigsten Punkte bereits bei den Lepidophyten und in der allgemeinen Uebersicht erwähnt haben. (Vgl. oben S. 118 und 141). Wir bringen daher nur ergänzende Daten.

Isoëtaceae. Erstaunlicherweise haben gerade die kleinen Wasserpflanzen der Gattung *Isoëtes*, die wir bis in die Kreide zurückverfolgen können, soviel Merkmale der Lepidophyten überliefert, daß man schon *Isoëtes* als direkten Nachfahr dieser paläozoischen Bäume angesehen hat.

Vegetativer Bau.

Abweichend ist natürlich der äußere Habitus. Der Stamm ist äußerst kurz, so daß ihm die schlanken Blätter in einem dichten Schopf ansitzen (Abb. 82). Abweichend sind auch manche anatomischen Einzelheiten, das lockere Parenchymgewebe mit großen Interzellularen, sowie die



A

Abb. 84. *Isoëtes echinospora*.

Gekeimte Makrospore (ohne Membran) mit zellulärem Prothallium, einem Archegonium (*ar*) und Eizelle (*o*).

[Aus Harder 1928 (Strasburger) S. 414, Fig. 507 A (nach Campbell).]

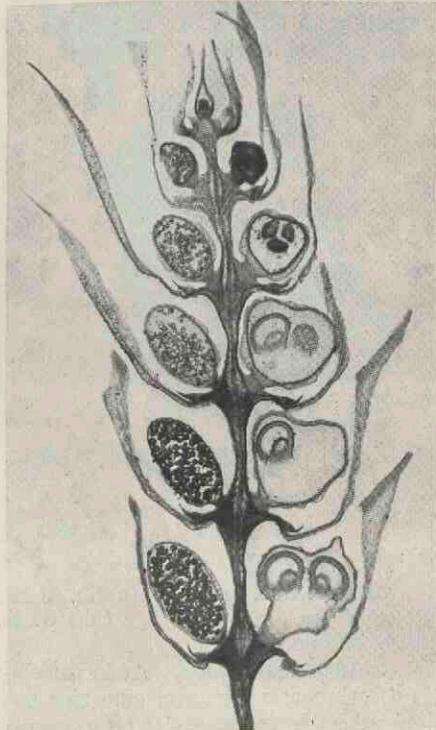


Abb. 85. *Selaginella* sp.

Blüte, längs; rezent.

Auf der linken Seite Mikrosporen.

Auf der rechten Seite Makrosporen.

Vor jedem Sporangium die Ligula. (Orig., Bot. Inst. Tüb.) Vergr. 25mal.

relativ geringe Entwicklung des Holzteils. Doch das sind offenbar Anpassungen an den Standort von *Isoëtes*. Um so eigentümlicher sind dagegen die Übereinstimmungen mit den Lepidophyten. Wir finden ausgerechnet bei dieser Wasserpflanze allein unter den heutigen *Lycopsidea* sekundäres Dickenwachstum, ja die Landart: *Isoëtes hystrix* Dur. hat sogar noch zentripetales Holz! Auch die *Isoëtes*-, Wurzeln“ mit ihrer gabeligen Verzweigung erinnern sehr an die Stigmarien (vgl. oben, S. 149).

Fortpflanzung. *Isoëtes* ist gleichfalls heterospor wie die meisten Lepidophyten. Die Sporangien stehen blattachselständig, jedoch an normal ge-

stalteten Laubblättern und in einer Grube (Fovea) eingesenkt (Abb. 82). Oberhalb der Fovea finden wir wieder die Ligula¹⁾. Da wir bei *Isoetes* natürlich Aufbau und Entwicklung des Sporeinhalts besser verfolgen können als bei den fossilen Formen, sei die Beschreibung davon hier nachgeholt. Die Mikrosporen bilden sich im wesentlichen zu einem Spermatozoenbehälter um (Abb. 83). Außen bildet sich (abgesehen von einer kleinen uhrglasförmigen Zelle) eine einschichtige Wand und im Innern vier polyciliate Spermatozoen²⁾.

In den reservestoffreichen Makrosporen (Abb. 84) ist das Prothallium stärker entwickelt. Es ist ein zelluläres Gewebe, das oben, d. h. dort, wo die Sporenmembran platzt, ein (selten mehrere) Archegonien entwickelt. Die Spermatozoen schwimmen im Wasser bis zum Archegonienhals und befruchten die Eizelle, die dann zur neuen Pflanze wird. Während dieser Embryonalentwicklung wird bemerkenswerterweise sehr bald das Wachstum mit einer einzigen Scheitelzelle aufgegeben, der Vegetationspunkt der Achsenorgane zeigt später durchweg zahlreiche Initialzellen (weitere Einzelheiten siehe Lotsy, Goebel).

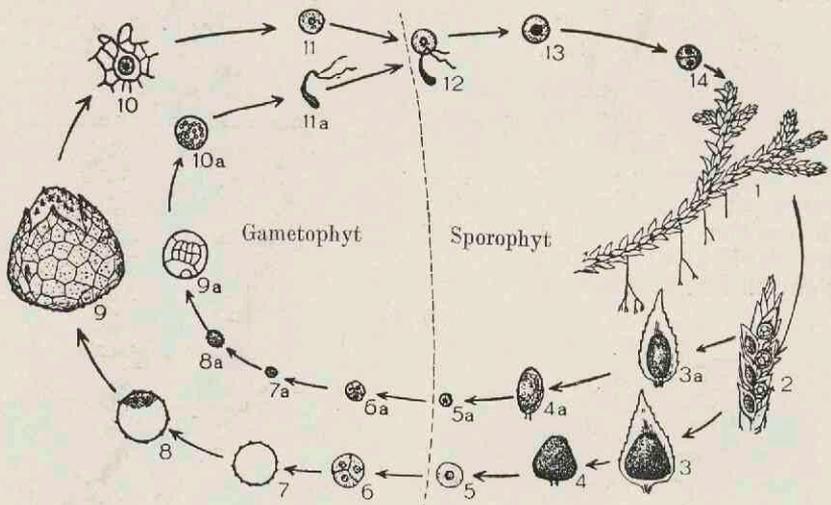


Abb. 86. *Selaginella*. Schema des Generationswechsels.
(Aus Gager Fig. 299a.)

Selaginellaceae. Auch hier finden wir manche ursprünglichen Züge. Z. B. erinnert manchmal eine ziemlich typische Protostele an primitive Lepidophyten. Interessant sind ferner die Anklänge an eine mesarche Struktur, namentlich der Blattspurstränge (vgl. oben S. 78 und Gibson), welche einige heutige Selaginellen, ähnlich wie manche Lycopodien (Sinnott), zeigen.

Die heterospore Fortpflanzung von *Selaginella* (Abb. 85, 86) stimmt so weitgehend mit *Isoetes* und wohl auch den Lepidophyten überein, daß wir als Abweichungen nur die biziliaten Spermatozoen und die Mehrzahl der Archegonien in einer Makrospore erwähnen wollen. Wie bei den meisten Lepidophyten sind fast durchweg besondere Sporophylle ausgebildet, die in einer Blütenähre zusammensitzen. Anordnung und Bau zeigt Abb. 85. Als Ganzes

1) Ihre Funktion verdiente einmal eine eingehendere Untersuchung. Für Wasserabsorption kommt sie natürlich nicht mehr in Frage. Sie wird als schleimabsonderndes Organ bezeichnet.

2) Die Homologisierung der einzelnen sterilen Zellen mit Zellen des Prothalliums oder der Antheridiumwandung bei isosporen Pteridophyten ist umstritten. Eine eindeutige Entscheidung dürfte heute nicht möglich sein (vgl. Goebel 1918, S. 926 ff., Campbell 1918, S. 538 ff. und Lotsy 1909, S. 565).

betrachtet ist die phylogenetische Verwandtschaft der Lepidophyten, Isoëtaeen und Selaginellaceen unverkennbar.

Eine oberkarbonische Gattung *Selaginellites* ist allzu schlecht bekannt, als daß wir sie hier behandeln können.

Lycopodiaceae. Unter den heutigen Lycopsiden stehen die Lycopodiaceen mit den beiden Gattungen *Lycopodium* (Abb. 87) und *Phylloglossum* am isoliertesten. In drei wichtigen Merkmalen weichen sie ab:

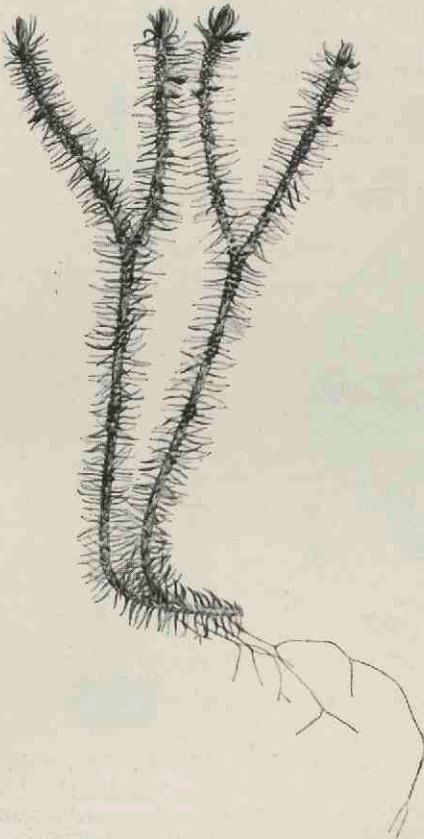


Abb. 87. *Lycopodium Selago* L. Rezent.

Fertile, dichotom verzweigte Sprosse.

An den Zweigenden in Blattachseln die Sporangien und Brutknospen.

(Aus Bower 1908 Titelbild.)

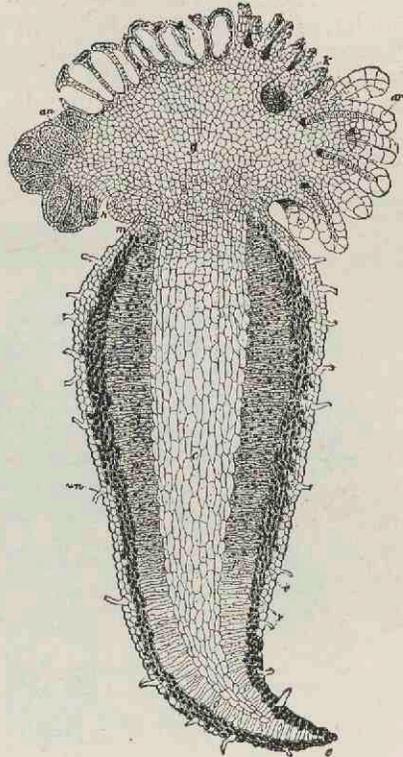


Abb. 88. *Lycopodium complanatum* L.
Prothallium längs.

g und *m* ausgebildetes und meristematisches Gewebe des Scheitels.

an Antheridien; *ar* Archegonien; *k* Embryo.
e, *r*, *p*, *c* die verschiedenen Schichten des rübenförmigen Basalteils; *r* führt den Mykorrhiza-Pilz.

wh Wurzelhaare.

[Nach Bruchmann 1898. (Aus Harder, „Strasburger“, 1928, S. 405, Fig. 489 C).]

1. Sie sind ausgesprochen isospor. Aus der Spore entsteht ein — unterirdisch in Pilzsymbiose lebendes — Knollenprothallium, das sowohl Antheridien wie Archegonien entwickelt (Abb. 88).

2. Die Ligula fehlt.

3. Der Holzkörper zeigt, namentlich in der Gattung *Lycopodium*, eine oft sehr komplizierte Plektostele (vgl. Abb. 89), die zwar an *Asteroxylon* anklingt, von den fossilen Lepidophyten aber kaum bekannt ist. (Einzelheiten vgl. F. J. Meyer 1926, Wardlaw 1925).

Gewiß machen manche andere Merkmale von *Lycopodium*, wie die Nadelform der spiralig stehenden Blätter, der Spaltöffnungsbau, die Stellung der Sporangien in Blattachsen, die Zugehörigkeit der Lycopodien zu dem großen Stamm der *Lycopsidea* wahrscheinlich. Aber wir müssen die gemeinsame Urform sicher in vorkarbonischer Zeit suchen.

Pleuromeiaceae. Auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzigen Gattung *Pleuromeia* (Abb. 90) aus dem Ob.-Buntsandstein sind recht unklar. Der etwa 1 m hohe, unverzweigte Stamm trug schraubig gestellte Blätter, bzw. nach ihrem Abfallen rautenförmige Blattnarben. Von der Stammbasis gingen — genau wie bei Stigmarien — 4 übers Kreuz gestellte Rhizome aus; die Stammbasis und die Rhizome trugen Würzelchen. Der Stamm lief in einen Blütenzapfen aus. Soweit besteht also Übereinstimmung mit den Lepidophyten.

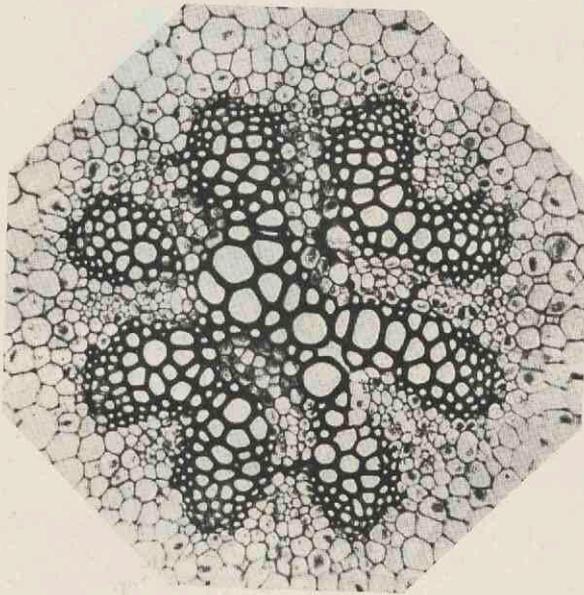


Abb. 89. *Lycopodium clavatum*.
Plektostele des Sporangienstandes (quer).
Peripher die 8 kleinzelligen Protoxylemgruppen.
Im Zentrum Metaxylem.
(Original. Vergr. 200mal.)

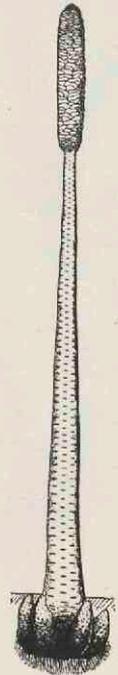


Abb. 90. *Pleuromeia*.
Rekonstruktion einer fertilen Pflanze, ca. $\frac{1}{12}$ n. Gr.
Mittl. Buntsandstein.
(Nach Gothan, 1924, Abb. 10.)

Abweichend jedoch war der Bau der Fortpflanzungsorgane. Die Sporophylle trugen nämlich die Sporangien nicht wie bei allen anderen *Lycopsidea* auf ihrer Oberseite, sondern auf der Unterseite. Bei der sonstigen Regelmäßigkeit der blattachselständigen Stellung der Sporangien innerhalb des Lycopsideenstammes ist das höchst auffällig. Genauere Einzelheiten sind an den meist nur im Abdruck erhaltenen Fossilien schwer zu erkennen. Nur die Makrosporen kennt man mit großer Wahrscheinlichkeit (Fitting 1907). — Zur Erklärung der abweichenden Morphologie von *Pleuromeia* fehlen uns — zumal die mesozoischen *Lycopsidea* überhaupt kaum bekannt sind — alle brauchbaren Voraussetzungen. Wir müssen daher die phylogenetische Stellung dieser höchst eigentümlichen Pflanze als ein ungelöstes Rätsel bezeichnen.

Literatur: Lycopsidea.

- Bassler, H., A Sporangiophoric Lepidophyte fr. Carboniferous. Bot. Gaz., 1919, Vol. 68, p. 73.
 Bower, F. O., Size, a Neglected Factor in Stellar Morphology. Proc. R. Soc. Edinburgh 1920 to 1921, Vol. 41, p. 1.
 Braun-Blanquet, J., und Jenny, H., Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges., 1926, Bd. 63, Abh. 2: Campbell 1918, s. S. 81.
 Fitting, H., Sporen im Buntsandstein — die Makrosporen von Pleuromeia? Ber. d. D. Bot. Ges., 1907, Bd. 25, S. 434.
 Gager, C. S., General Botany usw. Philadelphia 1926.
 Gibson, R. J. H., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella. Ann. of Bot., 1894, Vol. 8, p. 133 und 1897, Vol. 11, p. 123.
 Gothan, W., Über einige eigentümliche Pflanzenreste aus dem Karbon von Flöha i. Sa., Ber. Natw. Ges. Chemnitz, 1928, S. 1.
 Hovelacque, M., Recherches sur le Lepidodendron selaginoides. Mém. Soc. Linn. Norm., 1892, T. 17.
 Jeffrey, E. C., The Anatomy of Woody Plants. Chicago 1917, Neudruck 1922.
 — and Wetmore, R., On the Occurrence of Parichnos in Certain Conifers. Ann. of Bot., 1926, Vol. 40, p. 799.
 Kräusel und Weyland, 1929, s. S. 126.
 Meyer, F. J., Die dialektischen Leitbündel der Lycopodien usw. Bot. Jahrb. f. Syst., 1926, Bd. 60, S. 317.
 Potonié und Bertrand, s. S. 126.
 Rudolph, K., 1922, s. S. 82.
 Seward, A. C., On a Collection of Carboniferous Plants etc., Quart. Journ. Geol. Sc. London 1921, Vol. 78, p. 278.
 Sinnott, E. W., On Mesarch Structure in Lycopodium. Bot. Gaz. 1909, Vol. 48, p. 138.
 Solms-Laubach, H. Graf zu, Über die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structurbietenden Pflanzenreste. Bot. Ztg., 1892, Bd. 50, S. 49.
 Stokey, A. G., The Anatomy of Isoetes. Bot. Gaz. 1909, Vol. 47, p. 311.
 Sykes, M. G., Notes on the Morphology of the Sporangium-bearing Organs of the Lycopodiaceae. New Phyt., 1908, Vol. 7, p. 41.
 Uphof, J. C. Th., Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella. The Root. Ann. of Bot., 1920, Vol. 34, p. 493.
 Wardlaw, C. W., Distribution of the Xylem in the Vascular System of Psilotum, Tmesipteris and Lycopodium. Proc. R. Soc. Edinb. 1925, Vol. 53, p. 503.
 Zeiller, R., Étude sur le Lepidostrobus Brownii. Mém. Ac. Sc., Paris 1914.
 Zimmermann, 1926/27, s. S. 126.

4. Abt.: Articulata (Sphenopsida).

Die als Articulaten zusammengefaßten Pflanzen (Abb. 91) bilden eine ausgesprochene Parallelgruppe zu den Lycopsidea. Schon in ihrer äußeren Gestalt zeigen sie durch die herrschende Kleinblättrigkeit eine gewisse Ähnlichkeit. Unterscheidende Merkmale sind jedoch:

die „Gliederung“ der Sprosse bei den Articulaten infolge Quirlstellung der Blätter und Sporangien und infolge längerer Internodien zwischen den vegetativen Quirlen,

ferner die Bergung der Sporangien durch anatrophe Orientierung („peltate Sporophylle“, vgl. Abb. 106 und 110).

Eine besonders ausgeprägte Parallele zwischen beiden Pteridophytenabteilungen ergibt sich aber aus ihrem zeitlichen Auftreten. Auch die Articulaten besitzen einen Entfaltungshöhepunkt im Karbon; seit dem Mitteldevon kennen wir kleinere Vertreter als Vorläufer; vom Karbon bis zur Jetztzeit klingt die Abteilung aus. Ja, wir können die heutigen Articulaten vielleicht mit noch größerem Recht als die Lycopsidea „lebende Fossilien“ nennen; denn der einzigen heutigen und krautigen Gattung: *Equisetum*, steht eine große Formenfülle von Kräutern und Bäumen im Karbon gegenüber — die nach dem Zeugnis der Kohlenflöze damals in ungeheuren Massen gediehen. Herrschend waren hier im Karbon die beiden Ordnungen der *Equisetales* und der *Spheno-*

phyllales. Abgesehen von den primitiven devonischen *Hyeniales*, die wir als Ausgangsgruppe betrachten können, zeigen jedoch auch die spärlichen Reste der *Pseudoborniales* und der *Cheirostrobales*, daß der paläozoische Formenreichtum sehr groß war, uns aber nur äußerst lückenhaft, man möchte sagen „zufällig“, überliefert ist.

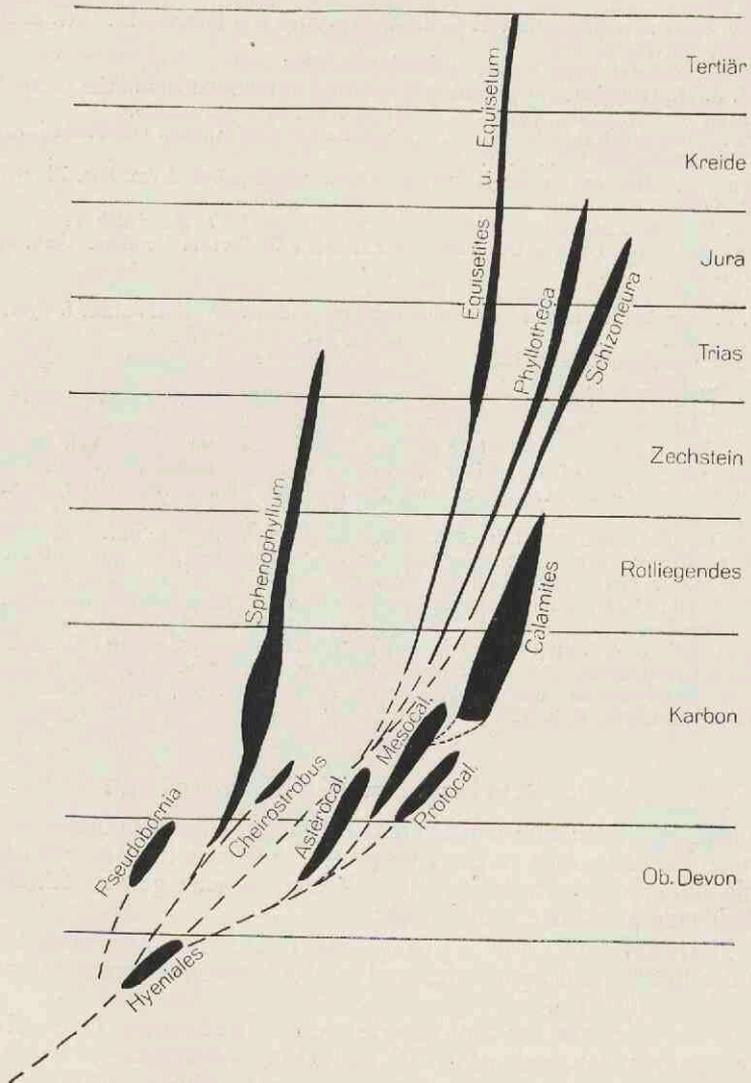


Abb. 91. Stammbaum der *Articulaten*. Original.

1. Ordn.: *Hyeniales* (s. l.).

(= *Protoarticulatae* Kräusel u. Weyland 1926 = *Protoarticulatinæ* Hirmer.)

Die beiden Gattungen: *Calamophyton* und *Hyenia* (vgl. Kräusel und Weyland 1926) sind so ähnlich, daß wir sie gemeinsam besprechen. Wir haben hier ein außerordentlich interessantes Bindeglied zwischen Psilophyten und Articulaten. Infolge ihrer gabeligen Sproßverzweigung hatten die *Hy-*

eniales das Aussehen eines kleinen Strauches von wenigen Dezimetern Höhe, wenn auch — ähnlich wie bei *Pseudosporochnus* (Abb. 45) — die unteren Gabeläste oft so dicht beisammen standen, daß eine Art Krone entstand (Abb. 92). Gabelig waren auch die quirlständigen schmalspreitigen Blätter. Dadurch ergibt sich eine Übereinstimmung sowohl mit *Pseudosporochnus* (S. 111) wie mit den ältesten Lepidodendraceen (*Protolpidodendron*, S. 130), wie mit den ältesten Pteropsiden (S. 186). Gabelig verzweigt waren ferner die den Blättern durchaus homologen und äußerlich sehr ähnlichen Sporangien bzw. Sporangiangruppen; nur zeigten sie schon die für die gesamten Articulaten



Abb. 92. *Hyenia elegans* Kräusel u. Weyland. (M.-Devon.)
 a Rekonstruktion eines beblätterten Sprosses. Vergr. $\frac{2}{3}$ mal.
 b Sporangienstände.
 c und d Blätter. Vergr. $1\frac{1}{2}$ mal.

[Nach Kräusel und Weyland, 1926. a) Taf. 16; b) Fig. 18; c) Fig. 19; d) Fig. 22.]

charakteristische „anatrope“ Orientierung des Sporangiums, einwärts gegen die Basis des Stieles (Abb. 92 b). Der Schritt etwa von den Pseudosporochnaceen zu den *Hyeniales* ist somit nicht sehr groß. Abgesehen davon, daß wir bei den *Hyeniales* sicher zwischen Blättern und Sporangien unterscheiden können, liegt der Gestaltwandel im wesentlichen in der „anatrope“ Orientierung der Sporangien und der vorherrschenden Quirlstellung von Blättern und Sporangien. Gegenüber den Rhyniaceen können wir hervorheben, daß die oberirdischen *Hyeniales*-Triebe deutlich in die 3 Hauptorgane der oberirdischen Sprosse differenziert sind:

1. in die lang fortwachsende und mit Dickenwachstum begabte Hauptachse,
2. in die wegen ihres bald nachlassenden Wachstums seitlich gestellten, schwach flächig ausgebildeten Blätter und
3. in die morphologisch ähnlich gestalteten und gestellten Sporangien bzw. Sporangiengruppen. Die Sporangiengruppen waren meist terminal in eine Ähre zusammengefaßt.

Die Quirlstellung dürfte phylogenetisch aus der Spiralstellung durch Zusammenrücken der Blätter in eine Höhe entstanden sein. Es ist für eine solche Auffassung wichtig, daß gerade bei diesen mitteldevonischen Articulaten, ins-



Abb. 93. *Pseudobornia ursina* Nath. (Ob.-Devon.)
(Aus Lotsy, Stammesgeschichte II, 1909, S. 527, Fig. 351.)

die Sporangien auch hier an Stelle von Phylloiden, d. h. deutlich homolog mit diesen, zu stehen.

3. Ordn.: Sphenophyllales.

Einzigste Gattung *Sphenophyllum*. Diese vermutlich ziemlich zarten Gewächse besaßen einen auffallend dünnen Stamm. Wegen ihres zierlichen Wuchses und einer bemerkenswerten Heterophyllie (Abb. 94, bei manchen

besondere bei *Calamophyton*, die Quirlstellung noch nicht ganz gefestigt war; namentlich an der Stammbasis herrschte noch zerstreute Blattstellung (vgl. Biogenetisches Grundgesetz S. 383).

Die innere Anatomie ist kaum bekannt. Im Holzteil scheint bereits ein Mark ausgebildet.

2. Ordn.:

Pseudoborniales.

Wir kennen nur eine einzige Art: *Pseudobornia ursina* (Nathorst 1902) von der Bäreninsel. Leider ist sie wegen ihrer schlechten Erhaltung (Fortpflanzungsorgane¹⁾ sind kaum, die innere Anatomie gar nicht bekannt) für stammesgeschichtliche Betrachtungen wenig verwertbar. Bemerkenswerterweise entstand bei *Pseudobornia* durch Verschmelzung einer Anzahl von Endverzweigungen bereits ein (in Abschnitte gabelig geteiltes) ziemlich großflächiges Blatt (Abb. 93). Ferner scheinen nach den Angaben und Abbildungen von Nathorst

1) Vgl. unten S. 176.

Sphenophyllen trugen die Hauptachsen fein zerteilte Blätter, die Seitenachsen dagegen flächige keilförmige Blätter) ist ihre Ökologie noch umstritten. Potonié hatte sie als Wasserpflanzen mit Schwimmblättern (= die flächigen Blätter) und untergetauchten (= die fein zerteilten) Blättern gedeutet. Heute neigt man mehr dazu, in *Sphenophyllum* eine Kletterpflanze zu sehen, die sich zwischen den Bäumen emporwand (vgl. z. B. Gothan 1924, S. 134 ff.)

Vorkommen: Vorläufer im Oberdevon von Spitzbergen; Hauptmasse im Karbon mit Nachzüglern im Rotliegenden. Einige kritische Formen in den Gondwanaländern noch in der Trias.

Vegetative Sprosse.

Blätter. Die Blattrosetten, bestehend aus einem Blattquirl von 6 Blättern¹⁾, sind ein häufiges Fossil unter den Pflanzenabdrücken des Karbons. Bei älteren Formen, z. B. bei *Sphenophyllum tenerrimum* Ettingh. aus dem U.-Karbon und unteren O.-Karbon, überwiegen noch die fein gabelig-geteilten Blätter, ganz nach dem *Hyeria*-Typ. Bei jüngeren Formen, namentlich aus dem O.-Karbon, können wir aber verfolgen, wie diese gegabelten Blätter verwachsen und daraus schließlich ein flächiges, keilförmiges Blatt mit Zähnen an seinem vorderen Rande wird (Abb. 23). Wie oben erwähnt, gibt es heterophylle *Sphenophyllum*-Arten, die noch beide Blatttypen vereinigen; man kann dabei oft die ganze Übergangsreihe an ein- und demselben Individuum verfolgen.

1) Oder einem anderen Vielfachen von 3.

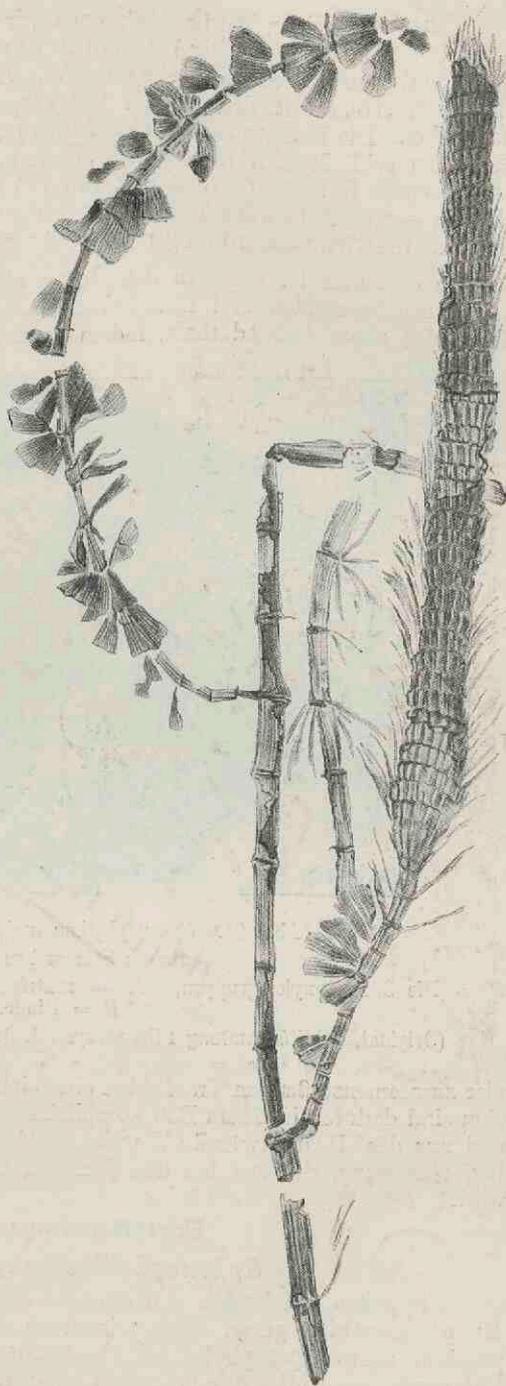
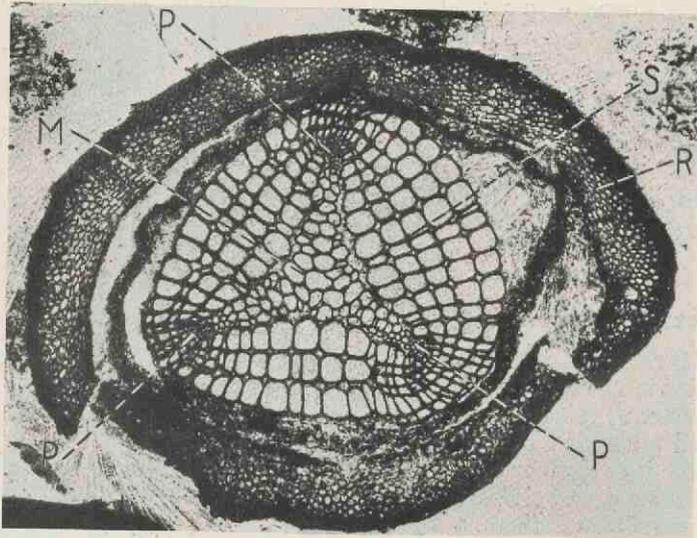


Abb. 94. *Sphenophyllum cuneifolium* Sternbg. (Ob.-Karbon.)

Sproß mit Blüte und zweierlei Laubblättern. (Nach Stur, 1887.) Vergr. $\frac{3}{4}$ natürl. Größe.

Stamm. Seinen Aufbau erkennen wir am besten in den Querschliffen (Abb. 95). Entsprechend der Dreizahl in den Blattquirlen ist auch der Stammquerschnitt ausgesprochen dreizählig. Wir finden als Primärholz im Inneren eine Aktinostele mit dreieckigem Holzkörper und 3 Protoxylemgruppen in den Ecken. Die Hauptmasse des Zentrums bildet das Metaxylem. Bei dickeren Stämmen schließt sich außen Sekundärholz an; wie bei den Lepidophyten und rezenten Bäumen (z. B. den Koniferen) wird es durch Kambium gebildet. Und da — gleichfalls wie bei den Koniferen — nur einerlei Tracheiden vorhanden sind, ist die Reihenanzordnung sehr wenig gestört.

Im einzelnen ist der Bau des Holzes allerdings etwas komplizierter. Wir haben Netztracheiden und Holzparenchym. Letzteres bildet ein Gittersystem durch das ganze Sekundärholz, indem es sich jeweils in die Zwickel zwischen



[Abb. 95. *Sphenophyllum insigne*. (Ob.-Karbon.)

[Junges Stämmchen (quer).

P = Die 3 Protoxylemgruppen, M = zentripetales Metaxylem, S = Sekundärholz,
R = Rinde.

(Original, Schiffsammlung Pflanzensyst. Inst. Berlin Nr. 85.) Vergr. 22,5mal.

vier zusammenstoßenden Tracheiden einschiebt (vgl. Abb. 95). Auch die Tracheiden sind dadurch in ihrem Bau kompliziert, daß die Tangentialwände glatt sind und nur die Radialwände die netzartige Wandverstärkung zeigen — eine Differenzierung, die uns bei den jüngeren Gefäßpflanzen noch öfter begegnen wird.

Fortpflanzungsorgane.

Sphenophyllostachys (Abb. 96).

Wir gehen am besten von einem Vergleich mit den *Hyeriales* aus. Als Hauptunterschied gegen diese primitiven Articulaten finden wir bei *Sphenophyllum* echte Sporophylle mit blattachselständigen Sporangien, d. h. die *Sphenophyllum*-Blütenstände zeigen eine regelmäßige Verbindung der Sporangien- bzw. Sporangiengruppen vom *Hyeriales*-Typ mit Blattgebilden, den „Sporophyllen“¹⁾. Dabei stehen die Sporangien jeweils in der Achsel der

1) Über die phylogenetische Herleitung vgl. unten (S. 176ff.).

Sporophylle, die entweder echte Laubblätter (z. B. *Sphen. majus*) oder meistens Brakteen sind. Im letzteren Falle sind die brakteenartigen Sporophylle zu einer terminalen Blütenähre — also im Prinzip wie bei *Lepidodendron* — zusammengedrückt. In Einzelfällen ist der Stiel der Sporangien so reduziert, z. B. bei *Sphenophyllum verticillatum* Schlotheim ♀, daß ein solches Sporophyll fast völlig demjenigen der *Lycopsida* gleicht.

Die Sporangienwandung ist mehrschichtig. Die Sporen sind in den meisten bekannten Fällen gleichartig — all dies Detail also noch wie bei den Rhyniaceen. In den letzten Jahren sind allerdings auch einige heterospore Arten bekannt geworden, z. B. *Sphenophyllum verticillatum* Schloth. Das ist eine interessante Parallelentwicklung zu den heterosporen Lepidophyten und verschiedenen anderen Gruppen, die wir noch besprechen werden.

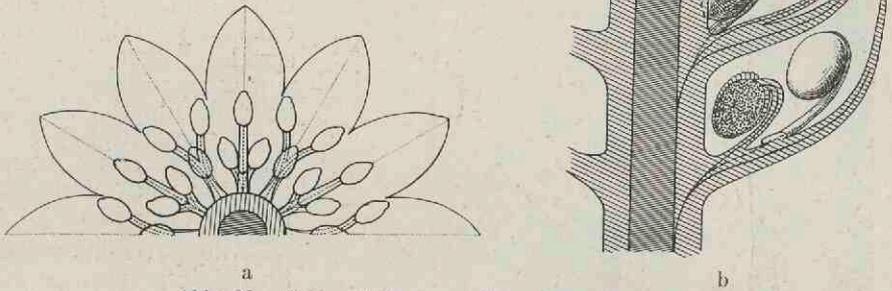


Abb. 96. *Sphenophyllum cuneifolium* Sternbg. Blüte.
(= *Sphenophyllostachys Dawsoni* Will.) (O.-Karbon.)

- a) Aufsicht auf einen Brakteenquirl mit achselständigen Sporangienständen,
b) Längsschnitt durch zwei Brakteenquirl mit achselständigen Sporangienständen. Die schematisiert 3teilige Form der Sporangienstände ist in der Natur nicht so regelmäßig.
(Nach Zeiller, 1900, Fig. 103, und Hirmer, 1927, Fig. 417, etwas modifiziert.)

4. Ordn.: Cheirotrobales.

Wir kennen von dieser Pflanzengruppe eine einzige Art, *Cheirostrobos petty-curensis* Scott, nur in ganz wenigen — aber trefflich erhaltenen — Blütenzapfen aus dem unterkarbonischen Kalk von Pettycur (Schottland). Die Blüten erinnern in vieler Beziehung an die Sphenophyten, d. h. auch hier tragen quirlig gestellte Sporophylle auf ihrer Oberseite Sporangien. Doch ist manches abweichend. So die langgestreckte Form der offenbar mit den Sporophyllen verwachsenen Sporangien, ferner das „gemischte“¹⁾ Mark in der Aktinostele von *Cheirostrobos*. Das Fossil ist an und für sich — ähnlich wie die *Pseudoborniales* — sehr interessant als Zeichen für die große Formenmannigfaltigkeit im Karbon. Ohne Kenntnis der vegetativen Organe müssen wir es aber noch ein Problematikum der Stammesgeschichte nennen.

5. Ordn.: Equisetales.

Von dieser verbreitetsten Articulatenordnung sind 3 Familien besonders wichtig:

- die *Asterocalamitaceae*, als Übergangsfamilie zu den *Hyeniales*;
die *Calamitaceae*, vorwiegend baumförmige Gestalten aus dem Paläozoikum;
die *Equisetaceae*, krautige Pflanzen, auch heute noch vertreten.

1) Vgl. oben S. 137 und Abb. 64.

1. Fam.: *Asterocalamitaceae*.

Die Vertreter der einzigen Gattung *Asterocalamites* waren, wie die Calamiten, Bäume. Ihr Vorkommen ist auf das Ob.-Devon und U.-Karbon beschränkt. Auch in Einzelheiten glichen sie so weitgehend den Calamiten, daß wir nur die unterscheidenden Merkmale von *Asterocalamites* herausgreifen wollen:

1. das Gabelblatt vom *Hyenia*-Habitus (Abb. 97).
2. die nicht alternierenden übereinanderstehenden Blätter und

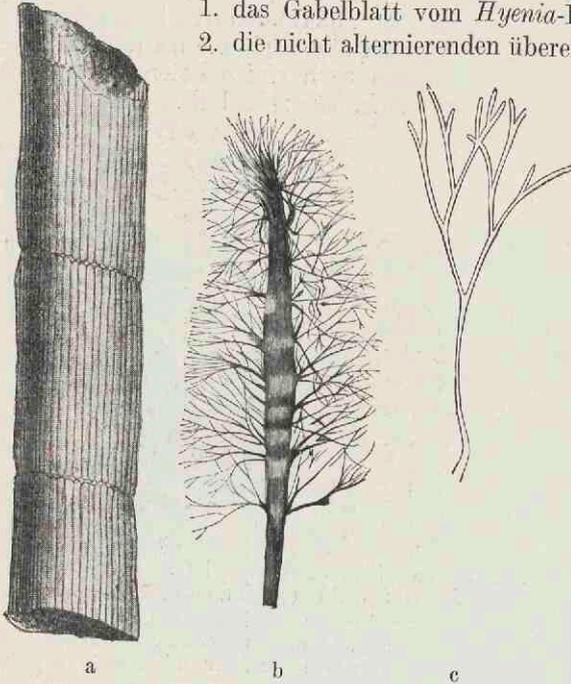


Abb. 97. *Asterocalamites scrobiculatus* Schloth.
(Ob.-Devon und U.-Karbon.)

- a) Sproßachse (d. h. Steinkern der Markhöhle).
b) beblätterter Seitensproß; c) Gabelblatt;
(Aus Gothan, 1912, Fig. 22, 1 u. 2; u. Kegel, 1914, Fig. 23.)

die infolgedessen geradlinig durchlaufenden Blattspurstränge (Abb. 97 und 101). Auch die Markausgüsse des Stammes (die häufigste Form, in der uns die *Equisetales* überliefert sind, vgl. unten bei *Calamites*) zeigen entsprechend diesem Stammbau geradlinig durchlaufende Rippen. Zeitlich und morphologisch repräsentiert also *Asterocalamites* einen Vorläufer-typ der Calamiten.

Die schildförmigen Sporangiengruppen mit vier Sporangien — ohne dazwischen geschaltete Sporophylle (diese Sporophyllophylligkeit weist also gleichfalls auf *Hyenia* hin) — werden wir im Zusammenhang mit *Calamites* (S. 173 ff. und Abb. 106) besprechen.

2. Fam.: *Calamitaceae*.

Vegetativer Aufbau.

Beginnen wir mit *Calamites* (als Typus für die gesamten Articulaten!)
Vorkommen: Oberkarbon bis Ober-Rotliegendes.

Allgemeiner Habitus (Abb. 98). Wir können uns einen Calamiten am besten vorstellen, wenn wir einen Schachtelhalm (*Equisetum*) ins Baumförmige vergrößern. Calamitenstämme bis zu 1 m Dicke und wohl 20—30 m Höhe sind uns bekannt, wenn wir auch eine solche Stammhöhe aus den überlieferten Bruchstücken nur errechnen können. Echte Hauptwurzeln fehlten anscheinend auch den Calamiten, sie waren wie ihre „Konkurrenz“, die Lepidophyten, durch kriechende Rhizome im Boden verankert. Der Stamm war wohl von Anfang an monopodial, entsprechend der quirligen Anordnung der Seitenäste.

Die Verzweigung der Krone war verschieden stark ausgeprägt. Die Untergattung *Stylocalamites* vereinigt schwach verzweigte, die Untergattungen *Calamitina* und *Eucalamites* verschiedenartig, aber stärker verzweigte Formen.

Die Nomenklatur der calamitenähnlichen Pflanzen sowie der zugehörigen Teile ist auf den ersten Blick recht verwirrend. Das kommt zum

großen Teil daher, daß die Organe eines Calamiten meist isoliert und in recht verschiedenem Erhaltungszustand gefunden wurden; sie wurden daher zunächst als selbständige Fossilien mit eigenen Namen beschrieben. Erst nach mühevollen Arbeiten oder vielfach gar nicht konnte ihre Zusammengehörigkeit erwiesen werden. Wir schicken darum hier zum leichteren Zurechtfinden einen Überblick der Nomenklatur voraus.

Bezeichnungen nach dem Leitbündelverlauf im Stamm, ursprünglich für die Markausgänge geprägt:

Asterocalamites (vgl. oben S. 166 und Abb. 97 und 101 a), übertragen auf zugehörige strukturbietende Reste, Blätter und Blüten.

Mesocalamites, vermittelt zwischen *Asterocalamites* und *Calamites* (unten S. 170).

Calamites (vgl. Abb. 101 b) — Bezeichnung auf strukturbietende Reste, Blätter und Blüten übertragen.

Mindestens *Asterocalamites* und *Calamites* bezeichnen wohl systematisch gut charakterisierte Pflanzengruppen.

Bezeichnung nach der Stammstruktur:

Protocalamites (vgl. S. 171).

Arthropitys (die Hauptmasse der Calamiten).

Calamodendron (Untergruppe der Calamiten, vgl. S. 171).

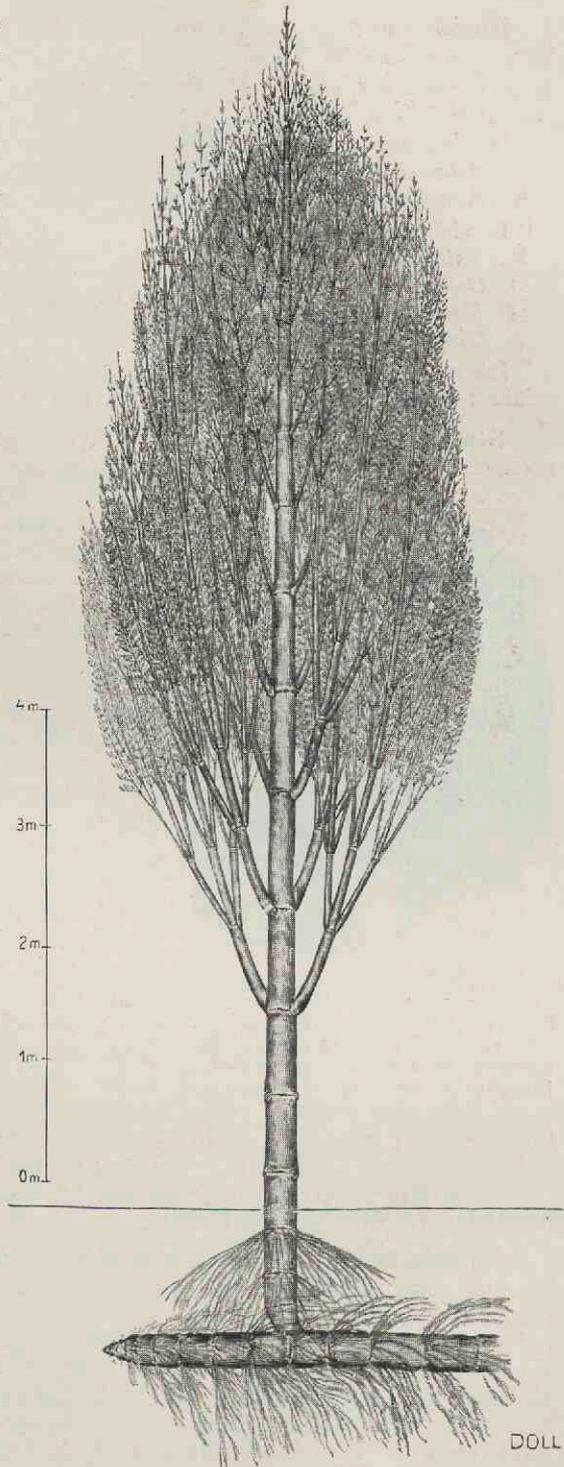


Abb. 98. *Calamites carinatus* Sternbg. (O.-Karbon.) (Rekonstruktion aus Hirmer, 1927, Fig. 537.)

Bezeichnung nach der Verzweigung des Stammes:

Stylocalamitina Weiß }
Eucalamites Weiß } (vgl. S. 166).
Calamitina Weiß }

Bezeichnung nach der Beblätterung:

Asterophyllites (vgl. S. 172).

Annularia (vgl. S. 172).

Bezeichnung nach der Blüte:

Palaeostachya

Calamostachys

Metacalamostachys } (vgl. S. 173 ff.).

Cingularia

Ich habe hier nur die für die Phylogenie wichtigsten Typen und Namen angeführt; weitere vgl. bei Seward 1899, und Hirmer 1927.

Stamm. (Allgemeiner Aufbau). Wenn wir für die Calamitenstämme nach einem allgemeinen Ausdruck, analog der Bezeichnung „Rindenbäume“

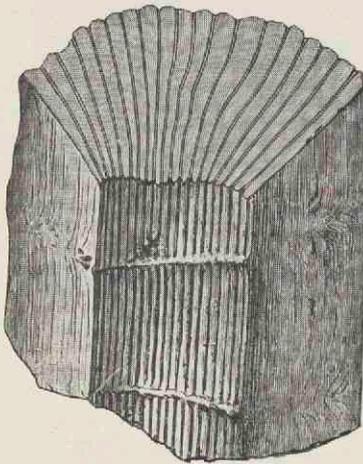


Abb. 99. *Calamites* spec.

Stück des Holzkörpers mit Markhöhle. Man sieht auf dem Querschnitt die Markstrahlen, die in der Markhöhle als Längsfurche zwischen den primären Leitbündeln verlaufen.

(Nach Schenk, aus Gothan 1921.)

für die Lepidophyten, suchen, so können wir die Calamiten „Markbäume“ nennen. Denn das Mark bzw. die Markhöhle nimmt bei den Calamiten einen außerordentlichen Raum ein, obwohl die physiologische Bedeutung des Marks kaum an die der Rinde bei den Lepidophyten heranreichte. Wir dürfen in der Markausbildung wohl im wesentlichen eine „negative“ Funktion sehen, die Verlagerung der mechanisch wirksamen Elemente nach der Peripherie, die Erhöhung der Biegungsfestigkeit nach dem Röhrenprinzip.

In drei Zuständen sind uns Calamitenstämme überliefert:

1. Als Ausgüsse der Markhöhle, also als Steinkerne, bzw. deren Negativabdrücke (sehr häufig, namentlich in etwas sandigen Schichten);

2. als echt versteinerte Stammfossilien (namentlich in den „Torfdolomiten“, von denen die strukturzeigenden Dünnschliffe stammen);

3. als inkohlte Massen, namentlich in den Kohlenflözen.

Versuchen wir aus den strukturbietenden Resten, unterstützt durch das Bild der Steinkerne, den Aufbau des Stammes zu rekonstruieren; (Abb. 99 und 100).

Die **Rinde** der Calamiten war stärker entwickelt als wir das von heutigen Bäumen gewohnt sind, wenn auch schwächer als bei den meisten Lepidophyten; der Rindendurchmesser war etwa gleich dem Stelendurchmesser. Wir können bei den Calamiten (ähnlich wie bei den Lepidophyten) einen äußeren mit sklerenchymatischen Gruppen durchsetzten Teil von einem inneren, rein parenchymatischen, unterscheiden. Auch die Calamitenrinde war zu erheblichem sekundären Dickenwachstum befähigt. So spezialisiert wie bei den Lepidophyten war der Bau aber nicht, z. B. fehlten die Blattpolster ganz. Dagegen hat man Borkenbildung beobachtet.

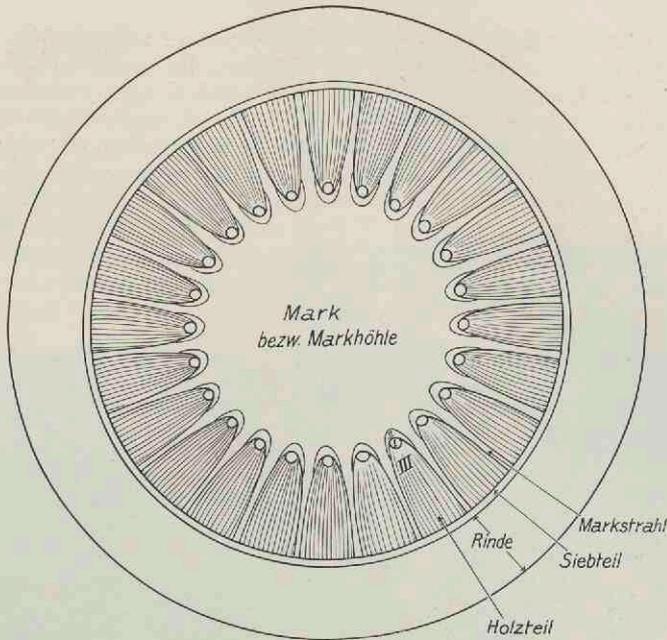


Abb. 100. Querschnitt durch einen Calamitenstamm.
Schematisiert.

Im Holzteil: I = Carinalhöhle bzw. die Stelle des zerstörten Protoxylems.
II = Metaxylem (meist schwach oder parenchymatisch entwickelt).
III = Sekundärholz. (Original.)

Stele. Der Siebteil ist auch hier meist recht schlecht erhalten. Siebröhren scheinen vorhanden zu sein.

Der Holzteil ist eine Eustelenröhre mit ausgedehntem frühzeitig zerstörtem Mark und beträchtlichem sekundärem Dickenwachstum. Sein Bau klingt damit teilweise an die Siggillarien und teilweise an die rezenten Equiseten an. Die Eustele, also die Auflösung des Holzkörpers in regelmäßig wechselnde weiche und harte Partien, d. h. in parenchymatische Markstrahlen und Holzgewebe, ist Ursache der charakteristischen Längsriefen am Marksteinkern (Abb. 99 und 100). Das weiche parenchymatische Gewebe war natürlich bei der Fossilisierung zuerst verfault und das härtere Holzgewebe, das „Leitbündel“, drückte sich dann als Furche in die Füllmasse des Steinkernes ab; wir können daher an Furchen des Steinkernes den Verlauf der Leitbündel verfolgen.

Bei den älteren *Equisetales*, die wir oben schon als *Asterocalamitaceen* aus-

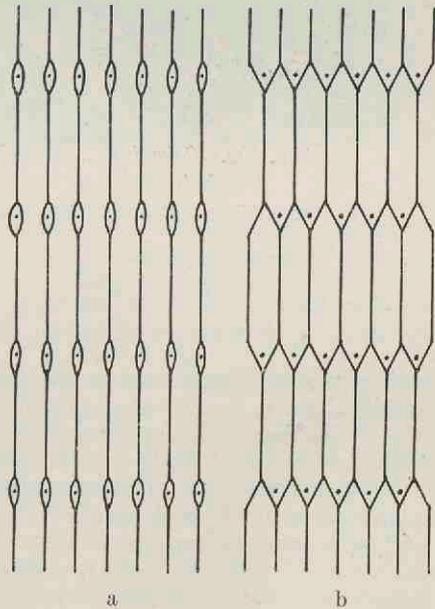


Abb. 101. Leitbündelverlauf.
a bei *Asterocalamites*, b bei *Calamites*.
Die abgehenden Blattspurstränge sind als Punkte eingezeichnet.
(Nach Hirmer, 1927, Abb. 473 und 474.)

geschieden haben, und die auch durch ihre gabeligen Blätter, sowie die fehlenden Sporophylle ein primitives Aussehen zeigen, liefen die Leitbündel noch von Knoten zu Knoten durch (Abb. 101 a). Bei einigen unterkarbonischen *Calamites*-artigen Formen, die Hirmer (1927) als *Mesocalamites* ausgeschieden hat, finden wir einen etwas unregelmäßigen Leitbündelverlauf: neben durchlaufenden Leitbündeln beobachten wir häufig Alternanz an den Knoten. Bei den echten Calamiten jedoch ist es die Regel, daß die Leitbündel zweier aufeinanderfolgender Internodien alternieren, weil jeweils an einem Knoten die Leitbündel sich gabeln und je 2 solcher Gabeläste wieder verschmelzen (Abb. 101 b). Doch zeigt auch bei den echten Calamiten ein genaueres mikroskopisches Studium der strukturbietenden Stämme, daß eine solche Gabelung keineswegs

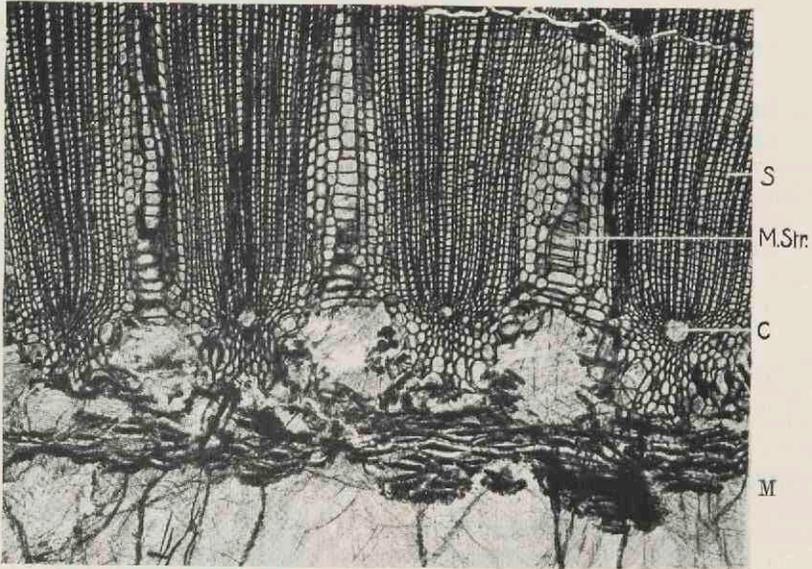


Abb. 102. *Calamites* („*Arthropitys*“) *communis* Binn. (O.-Karbon.)

Ausschnitt aus dem Holzzylinder (quer) mit 4 Holzteilen.

- C = Carinalhöhle (entspricht den zerstörten Protoxylemgruppen).
 S = Sekundärholz.
 M.Str. = Markstrahlen (Markstrahlzellen quer verbreitert, entsprechend der sekundären Volumzunahme des Markes).
 M = das größtenteils zerstörte Mark.

(Original. Schliffsamml. Tüb. Geol. Inst.) Vergr. 22,5mal.

ganz regelmäßig ist; es finden sich sogar gelegentlich noch viel größere Unregelmäßigkeiten, d. h. die Abgrenzung dieser *Equisetales*-Gruppen (das gilt auch für die *Equisetaceen*) ist keineswegs eine scharfe. Wir finden, den phylogenetischen Zusammenhängen entsprechend, zahlreiche Übergangsglieder.

Sehen wir uns nun den Einzelaufbau des Holzkörpers an. Ursprünglich hatten auch die *Equisetales* die 3 Holzpartien, die wir von den *Lepidophyten* und *Sphenophyllaceen* her kennen: Das Protoxylem,

das zentripetal¹⁾ entwickelte Metaxylem und
 das zentrifugale Sekundärholz.

Alle drei Teile sind aber nur noch bei einer unterkarbonischen Form (die

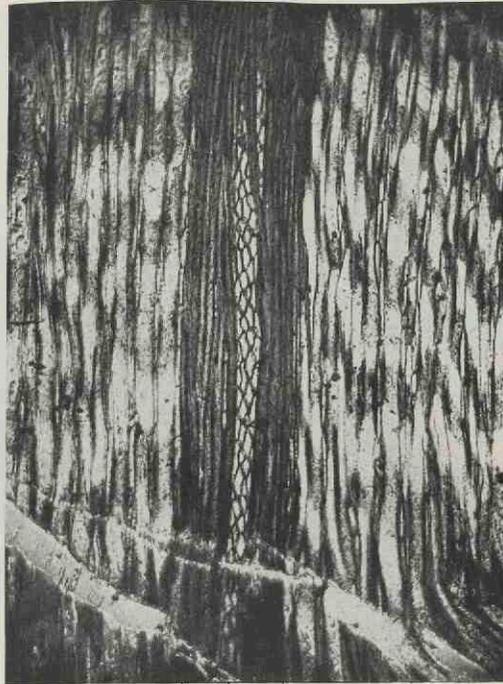
1) Entgegen der häufigen Darstellung, als ob zentripetal gebildetes Holz den Calamiten ganz fehle, sei betont, daß man in vielen Calamitenquerschliffen wenigstens einige zentripetal abgegebene Tracheiden erkennen kann (eigene unveröffentlichte Beobachtungen).

darum als eigene Gattung *Protocalamites* ausgeschieden wird), bei *Protocalamites pettycurensis* deutlich. Nur hier kann man etwas reichlicher entwickeltes zentripetales Metaxylem beobachten. Auch das Protoxylem ist (wenigstens im fertigen Stamm) bei allen *Equisetales* nicht mehr nachweisbar. Es geht schon in wenig Millimeter dicken Stämmchen zugrunde. An seiner Stelle finden wir dann die große Carinalhöhle, an der man leicht die Calamitenstämme und auch die Stämmchen der rezenten Schachtelhalme erkennt (Abb. 102 und 112).

Die Hauptmasse des Holzkörpers im Calamitenstamme besteht daraus aus Sekundärholz. Sein Querschnittsbild gleicht wieder dem der Lepidophyten und Koniferen. Wir haben Reihen gleichgestalteter Tracheiden, die, vom Kambium gebildet, den Stamm zentrifugal vergrößern. Zum Unterschied gegenüber den genannten Vergleichsgruppen ist aber der Holzkörper der Calamiten — wenigstens in seinen zentralen Teilen — genau wie die primären Leitbündel durch ziemlich breite Markstrahlen zerlegt. Das heißt, die parenchymatischen Gewebepartien zwischen den primären Holzteilen verbreitern sich während des sekundären Dickenwachstums, wie man oft sehr schön an der tangentialen Verbreiterung dieser Markstrahlenzellen (Abb. 102) sehen kann. Dementsprechend nimmt natürlich auch der Durchmesser des Markes bzw. der Markhöhle zu.

Der Einzelaufbau der Markstrahlen ist bei den verschiedenen Calamitenarten sehr verschieden. Interessant ist, daß bei manchen jüngeren Calamiten aus dem oberen Öb.-Karbon und dem Rotliegenden, die als „*Calamodendron*“ unterschieden werden, im Markstrahl Sklerenchymfasern ausgebildet werden (Abb. 103). Das Sekundärholz der Calamodendren enthält also dreierlei Elemente, beinahe wie bei den Angiospermen: 1. tracheidale Elemente (Funktion: Wasserleitung), 2. sklerenchymatische Elemente (Funktion: Festigung), 3. Parenchym (Funktion: Speicherung und Leitung organischer Stoffe, im übrigen wenig geklärt). Eine solche reiche Arbeitsteilung innerhalb der Stele fehlt sonst bei den Gefäßkryptogamen oder ist mindestens äußerst selten.

Auch der Bau der Einzeltracheiden, den wir natürlich vor allem am Längsschnitt studieren müssen, zeigt gegenüber den ältesten Gefäßpflanzen Fortschritte. Nur das Protoxylem besteht noch wie bei den Psilophyten durchweg aus typischen Ring- bzw. Spiraltracheiden. Das Sekundärholz dagegen besteht



Tr F M.Str F Tr

Abb. 103. *Calamodendron striatum* Brongn.
Rotliegendes (Autun).

Holz: längs tangential.

M.Str. = Markstrahl (quer getroffen),

F. = die ihn begleitenden Fasern,

Tr. = Tracheiden.

(Original. Schiffsamml. Berlin Nr. 22.) Vergr. 40mal.

aus einem fortschrittlicheren Tracheidentyp, den wir schon bei den Sphenophyllen kennen lernten, nämlich aus echten Netztracheiden, deren Tüpfelung allein auf den Radialwänden entwickelt ist.

Blätter. Die Gabelung der ältesten Formen (*Asterocalamites*) haben wir schon erwähnt. Im übrigen sind die *Equisetales*-Blätter einzelne selbständige Phylloide. Man pflegt nach dem äußeren Habitus bei den echten Calamiten 2 Blattpen zu unterscheiden: *Annularia* (= kurze, etwas starre, an der Basis verwachsene Blätter) und *Asterophyllites* (= schlankere, aufwärts gebogene Blätter mit freier Basis). Bei den meist horizontalen Zweigen kommen nun die kurzen und etwas starren *Annularia*-Blätter in eine ungleiche Lichtlage, je nachdem sie im Quirl auf der Zweigunterseite oder -oberseite stehen. Bei den älteren Formen hat dies keinen morphologischen Einfluß; die Blätter sind noch ziemlich gleichartig gebaut. Vom Oberkarbon ab kann man aber, namentlich bei den breitblättrigen Formen, beobachten, wie sie sich als eine Art Blatt-

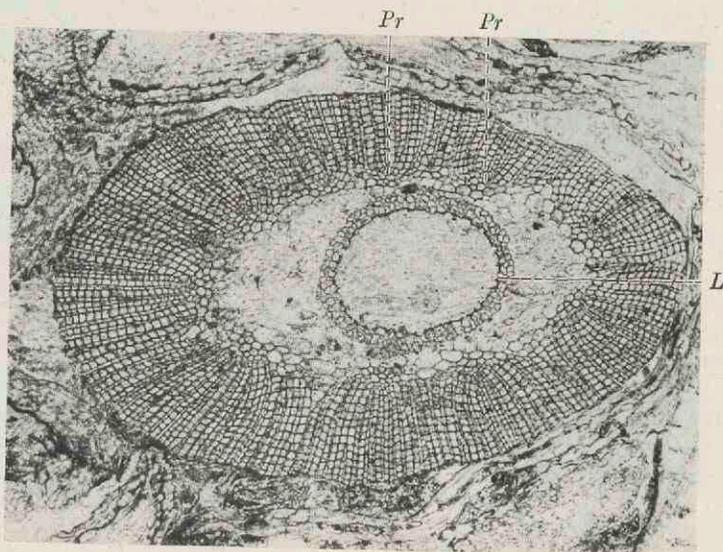


Abb. 104. Calamitenwurzel („*Astromyelon*“ Will.), quer. (O.-Karbon.)
Pr = Protoxylem (vgl. Abb. 105), das hier anstatt der Carinalhöhle des Stammes erhalten ist.
 In die Markhöhle ist ein „Appendix“, ein Lepidophytenwurzelschen (*L*), eingedrungen.
 (Original. Schiffsamm. Pflanzensyst. Inst. Berlin Nr. 19.) Vergr. 6mal.

mosaik in die Zweigebene einstellen und dabei je nach ihrer Inserierung auf der Blattunter- oder -oberseite ungleich lang werden (Halle 1928). Eine ähnliche „Anisophyllie“ wie sie unter den *Equisetales* die Annularien in besonders ausgeprägtem Maße erworben haben, ist ja bei heutigen Phanerogamen (z. B. den Tannen) weit verbreitet.

Interessant ist ferner der Nachweis, daß der Feinbau der Schließzellen, (namentlich die Kutikularstreifen) demjenigen der rezenten Equiseten ähnelt.

Wurzeln. Sie entsprangen an den Knoten der Rhizome und Stämme. Die letzten Auszweigungen waren marklos wie die Wurzeln heutiger Kormophyten und zeigten eine typische Aktinostele mit sekundärem Dickenwachstum. Bei den dickeren Wurzeln dagegen, die in der Regel als „*Astromyelon*“ bezeichnet werden, ist reichlich Mark (bzw. eine Markhöhle) entwickelt (Abb. 104). Überhaupt ähnelt ihr Aufbau sehr demjenigen des Stammes (abgesehen von den fehlenden Knoten). Besonders bemerkenswert an der

Anatomie ist, daß das Protoxylem und etwas zentripetales Metaxylem erhalten bleibt (Abb. 105) und daß dementsprechend nicht wie im Sproß eine „Carinalhöhle“ ausgebildet wird. Dies ist ein Beispiel einer oft bestätigten Regel, daß die Wurzeln ursprüngliche Verhältnisse vermitteln.

Fortpflanzungsorgane.

Die Fortpflanzungsorgane der *Equisetales* und der Articulaten überhaupt besitzen ein über diese Familiengruppe hinausreichendes Interesse. Sie sind nämlich teilweise zu „Blüten“ (s. unten) vereinigt, und es sind uns, namentlich unter den ausgestorbenen Formen, so viele verschiedene Typen überliefert, daß wir die Entstehung einer Blüte in der Phylogenie verfolgen können. Wir werden daher diese Fortpflanzungseinrichtungen etwas ausführlicher besprechen.

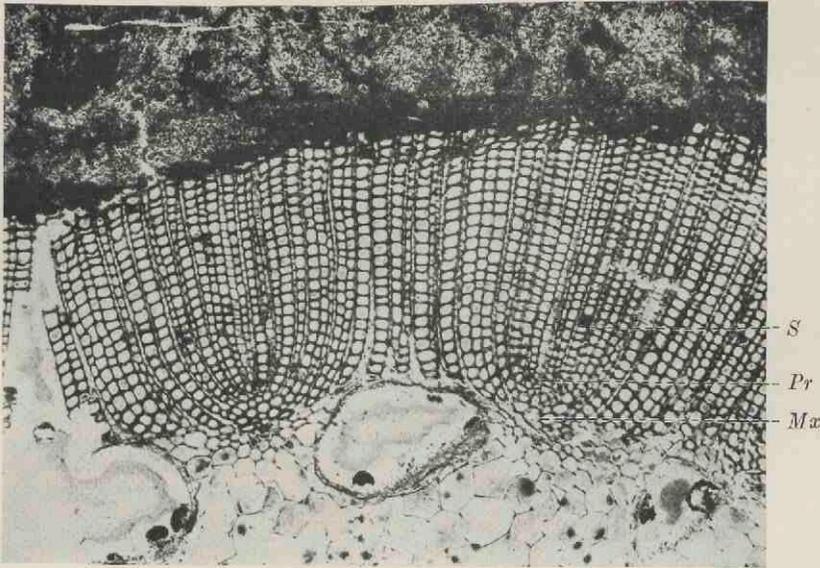


Abb. 105. (Ausschnitt aus Calamitenwurzel, entsprechend Abb. 104.)

Pr = Protoxylem; *S.* = Sekundärholz;

Mx = (schwach entwickeltes) zentripetales Metaxylem.

(Original. Schiffsamml. Pflanzensyst. Inst. Berlin Nr. 494.) Vergr. 22,5mal.

Beginnen wir mit einer einfachen Beschreibung der vorhandenen Formen:

Hyeniales — *Asterocalamitaceae* — *Equisetaceae*-Reihe.

Bei den ältesten Articulaten, den *Hyeniales*, fanden wir nur zweierlei Seitenorgane an fertilen Sprossen: am basalen Teil gegabelte Blätter und an den Zweigenden, zu einer Art „Blüte“ zusammengerückt, gabelig verzweigte „Sporangiengruppen“, die aus mehreren „anotropen“ Sporangien bestehen. Wenn man will, mag man den gemeinsamen Stiel einer Sporangiengruppe im rein beschreibenden Sinne „Sporangiophor“ nennen.

Dieser *Hyeniales*-Typ (also Sporangiengruppen ohne blattartige Bildungen) herrscht, nur unwesentlich modifiziert, sowohl bei den ältesten calamitenartigen Pflanzen, den *Asterocalamitaceen* (Abb. 109c) wie bei den vom Karbon bis heute vertretenen *Equisetaceen* (z. B. Abb. 110). Eine phylogenetische

Fortbildung besteht nur darin, daß bei diesen jüngeren Formen der einer Sporangiengruppe jeweils gemeinsame Stiel sich senkrecht zu seinem basalen Teil in eine „Schildplatte“ verbreitert (Abb. 109 b und 110). Die einzelnen Sporangien hängen dann gewissermaßen an dieser, sie nach außen schützenden Platte. Meist bezeichnet man eine solche Sporangiengruppe als „peltat“. Die Zahl der in einer Gruppe vereinigten Sporangien wechselt; bei *Asterocalamites* sind es 4, bei *Equisetum* 6 — letzteres ist zweifellos die günstigste Raumaussnutzung.

Interessanterweise läßt sich bei *Equisetum* in der Ontogenie verfolgen, wie die Einzelsporangien erst randständig an der künftigen Schildplatte angelegt und allmählich „anotrop“ nach einwärts geschlagen werden, infolge der wulst-artigen Wucherung der sie beschützenden Schildplatte (vgl. Goebel 1918, S. 1091). Ein hübsches Beispiel für die Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie!

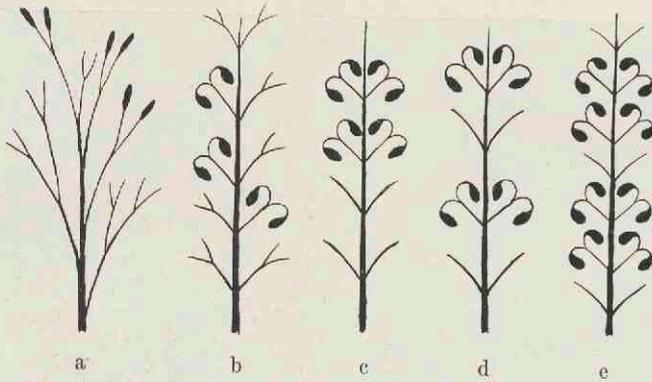


Abb. 106. Phylogenie der Articulaten-Blüte. (Schema).

- a) Ausgangstyp (Psilophyten): alle Telome (sterile und fertile) deutlich gleichartig und gegabelt.
- b) Übergangstyp (gelegentlich bei *Asterocalamites*):
 - 1) Differenzierung in Hauptachse und quirlig gestellte Seitenorgane (Gabelblätter und peltate Sporangiengruppen).
 - 2) Sporangiengruppen zwar am Achsenende gehäuft, aber noch mit Gabelblättern unregelmäßig untermischt.
- c) *Hyeniales-Equisetum*-Typ: Wie b), aber strenge Sonderung der terminalen Sporangien- und der basalen Blätter.
- d) *Calamostachys*-Typ: Wie b), aber streng regelmäßiger Wechsel zwischen Sporangienquirlen und (zu Brakteen gewandelten) Blattquirlen.
- e) *Phyllothea*-Typ: zwei oder mehr Sporangienquirlen wechseln mit einem Brakteenquirl. (Original.)

Für die Homologisierungsfrage ist wichtig, daß auch in dieser Reihe die Laubblätter, z. B. bei *Equisetum*, auf ein einziges Phylloid reduziert werden, während die ihnen homologen Sporangiengruppen (normalerweise) verzweigt bleiben, d. h. aus 4–6 Sporangien bestehen.

Calamitaceen-Reihe.

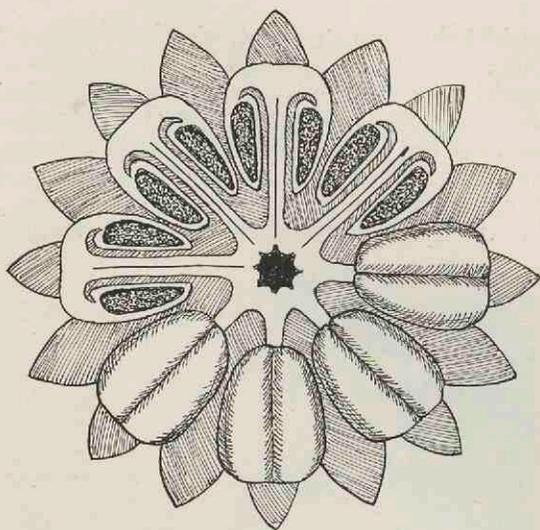
Komplizierter ist der Blütenbau in einer 2. Reihe, bei den eigentlichen Calamitaceen.

a) **Calamostachys.** Betrachten wir zuerst den häufigsten Typ, die Sporangienstände, welche unter dem Namen *Calamostachys* gehen! Auch hier finden wir wieder (genau wie bei *Asterocalamites* oder *Equisetum*) „peltate“ Sporangiengruppen, und wieder stehen diese in Quirlen. Aber je ein fertiler Quirl wechselt mit einem Quirl steriler Blätter (Brakteen), die sehr häufig an ihrer Basis wie Kelchblätter vieler Angiospermen miteinander verwachsen sind

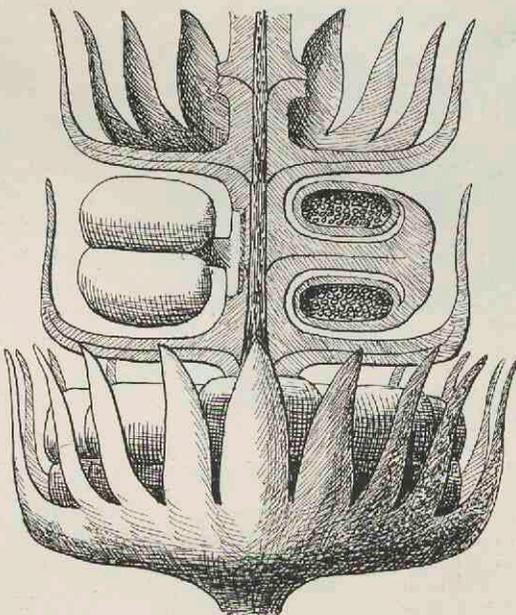
(Abb. 106—109). Die Zipfel dieser Brakteen sind aufwärts gebogen und so lang, daß sie sich und die Sporangiengruppen dachziegelig decken¹⁾.

Dieser *Calamostachys*-Typ, also abwechselnde Sporangien- und Brakteenquirle, ist mit dem *Hyeniales* — *Asterocalamitaceae* — *Equisetaceae*-Typ durch Uebergänge verbunden. Schon bei *Asterocalamites* kommt es gelegentlich vor, daß zwischen den Sporangiengruppen, bzw. vermutlich an ihrer Stelle, sterile Blätter stehen. Als „Vergrünungen“ hat Goebel bei *Equisetum maximum* (1918, S. 1092 f.) ähnliche abnorme Bildungen beobachtet (Abb. 111). — Eine andere Uebergangsbildung stellt die *Equisetum*-ähnliche Gattung *Phyllothea* dar (Karbon-Wealden, vor allem in den Gondwanaländern, im Mesozoikum auch bei uns). Bei ihr wechselte eine ganze Anzahl fertiler Quirle mit einem einzigen sterilen Brakteenquirle (Abb. 106 e).

b) **Palaeostachya, Metacalamostachys, Cingularia.** Bei anderen Calamitenblüten treten die Sporangiengruppen in eine feste Verbindung mit den Deckblättern, es kommt zur Bildung von echten Sporophyllen. So stehen die Sporangiengruppen bei *Palaeostachya* (Abb. 109 b) in den Achseln der Brakteen wie bei den Lycopsideen und *Sphenophyllum*. Der durch Hickling (1907) beobachtete Leitbündelverlauf dieser Gattung gibt nach verbreiteter



a



b

Abb. 107. Calamitenblüte, rekonstruiert (cf. *Calamostachys Binneyana* Carr., O.-Karbon).

- a Querschnitt: Brakteen- und Sporangienquirle von oben.
b Längs ansicht (unten) und Längsschnitte (oben) von 3 abwechselnden Brakteen- und Sporangienquirlen. Sporangien teilweise angeschnitten. (Original.)

1) Ob Brakteen und Sporangiengruppen auch mit ihrer Basis, die durch den Leitbündelverlauf markiert ist, alternieren, scheint mir nach eigenen Beobachtungen an vielen Schläfen mehr als zweifelhaft. Hirmer (1925 und 1927), der diese Auffassung vertritt, hat in diesen Arbeiten lediglich das Alternieren der freien Enden festgestellt! Die Auffassung J. M. Brownes (1927, S. 311 f) von einer nicht ganz regelmäßigen Stellung, namentlich in bezug auf die Sporangiengruppen, scheint mir mehr den Tatsachen zu entsprechen.

Ansicht einen Anhaltspunkt, wie diese Achselstellung aus einem *Calamostachys*-Zustand entstanden sein mag. Das, eine Sporangiengruppe versorgende, Leitbündel geht nämlich in der gemeinsamen Blütenachse erst schräg aufwärts, als ob seine Sporangiengruppe noch in der Mitte zwischen 2 Brakteenquirlen säße, und erst in der äußersten Rinde biegt das Leitbündel schräg abwärts gegen die Brakteenachsel, wo sich die Sporangiengruppe wirklich befindet. Hickling (l. c.) und zahlreiche andere Autoren schließen aus diesem Leitbündelverlauf, daß die Sporangiengruppen von *Palaeostachya* im Verlauf der Phylogenie in die Brakteenachsel verlagert seien — ein Schluß, der auch aus morphologischen Gründen sehr wahrscheinlich ist.

Als *Metacalamostachys* und *Cingularia* werden andere Calamitenblüten bezeichnet, bei denen die Sporangiengruppen nicht mit dem daruntersondern mit dem darüberstehenden Brakteenquirl verwachsen sind.

Ein zusammenfassender Überblick über die **Phylogenie der Articulatenblüte** zeigt also 3 Etappen (vgl. insbesondere Abb. 106).

1. *Hyeniales* — *Asterocalamitaceae* — *Equisetaceae*-Typ. Blüten nur aus fertilen Sporangiengruppen bestehend. Ein entwicklungsphysiologisches Charakteristikum dieses Typs ist es, daß der Vegetationspunkt eines Sprosses während der Ontogenie nur einmal von steril auf fertil umgestimmt wird: zunächst produziert er sterile Seitenorgane, zum Schluß fertile. Er ist der älteste der überlieferten Articulatentypen (*Hyeniales* und *Asterocalamitaceae*), allerdings auch bis heute erhalten (*Equisetum*). Als Formabweichung kann die fertile Umstimmung des Vegetationspunktes rückgängig gemacht werden (vgl. die „Vergrünungen“ von *Equisetum* (Abb. 111)¹).

2. *Calamostachys*-Typ (hierher gehört wohl auch *Pseudobornia* und die etwas abweichende *Phyllothea*). Blüten aus regelmäßig alternierenden Sporangien- und Brakteenquirlen bestehend. Einzelheiten der phylogenetischen Ableitung wollen wir unten (Kleindruck) erörtern. Ein entwicklungsphysiologisches Kennzeichen dieses Typs ist es, daß der Vegetationspunkt rhythmisch wechselnd von steril auf fertil umgestimmt wird; abgesehen von der anfänglichen Produktion rein steriler Laubblätter produziert er später in der „Blüte“ abwechselnd sterile und fertile Seitenorgane.

3. *Palaeostachya*-usw.-Typ. Je eine Sporangiengruppe hat sich mit einer darunterstehenden Braktee zu einem „Sporophyll“ mit achselständigen Spor-

1) Die umgekehrte Abweichung stellt die „forma *polystachya*“ genannte Abnormität dar, bei der auch die Vegetationspunkte der normalerweise sterilen Seitenäste fertil werden.

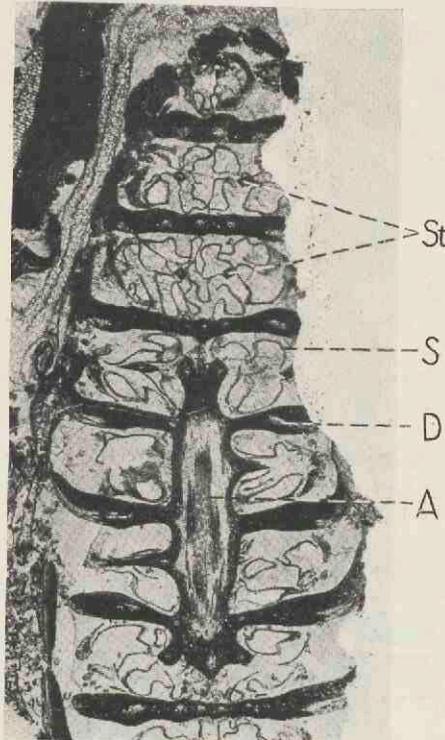


Abb. 108. *Calamostachys Binneyana* schräg-längs.

A = Achse des Sporangienstandes.
D = Deckblatt („Brakteen“-) Quirl.
S = Wände der entleerten Sporangien.
St = Stiele der Sporangien.

(Original. Schliffsamml. Bot. Inst. Heidelberg Nr. 533.) Vergr. 6mal.

angiangruppen vereinigt. Wahrscheinlich sind so auch die Sporophylle der Sphenophyllen entstanden.

Die hier vertretene Auffassung, daß Sporangiangruppen und Brakteen ursprünglich selbständige, aber gleichartige (homologe) Seitenorgane darstellen, wird keineswegs allgemein geteilt. Die Diskussion der abweichenden Ansichten gibt uns Gelegenheit, zur Phylogenie der *Calamostachys*-Blüte — meines Erachtens dem Angelpunkt des ganzen Problems — etwas näher Stellung zu nehmen. Insgesamt sind folgende Ansichten¹⁾ möglich und wohl auch alle vertreten:

Ansichtengruppe A.

Brakteen und Sporangiangruppen waren ursprünglich selbständige und gesonderte Organe. Da diese Organe in verschiedener Verteilung auftreten,

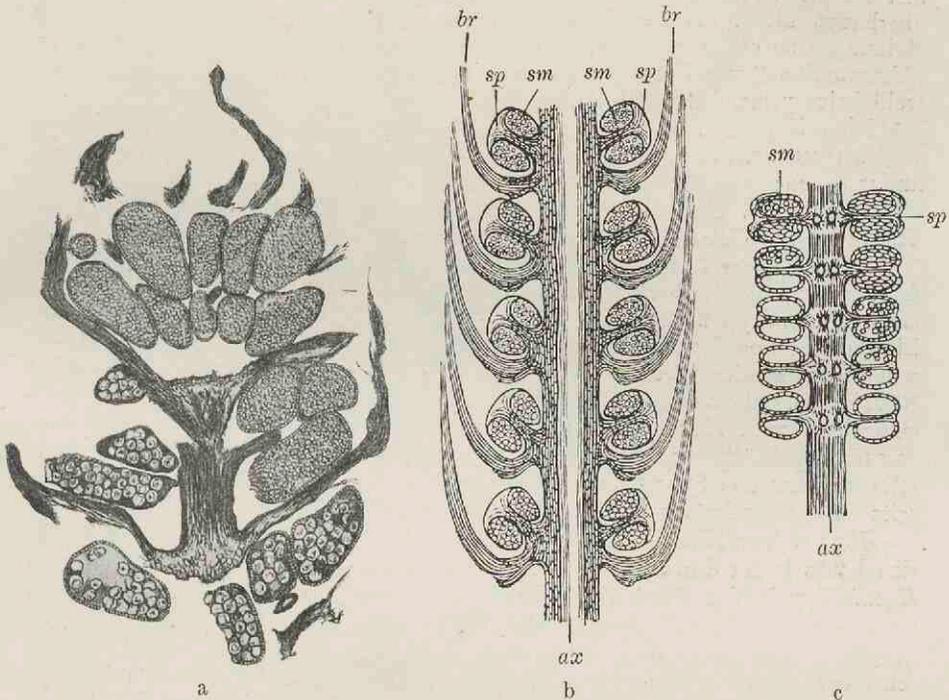


Abb. 109. Calamitenblüten (längs).

- a) *Calamostachys Casheana* (heterospor!) (Aus Scott I, 1920, Fig. 1.) Vergr. 9mal.
 • b) *Palaeostachya*. c) *Archaeocalamites radiatus*. (Aus Scott, 1907, Fig. 6 und 7.)
 br = Brakteen; sp = Sporangiangruppenstiel; sm = Sporangien; ax = Blütenachse.

wenn wir etwa *Palaeostachya*, *Calamostachys* und *Phyllothea* (vgl. Abb. 106 e), also sicher miteinander verwandte Pflanzen, vergleichen, so müssen wir annehmen, daß in der Phylogenie ein Organ (z. B. Brakteen) an Stellen auftrat, die früher durch ein anderes Organ (z. B. Sporangiangruppen) eingenommen waren. Meist formuliert man diese Auffassung dahin, daß die Brakteen sich in Sporangien (oder umgekehrt) „umgewandelt“ hätten²⁾. Die Ersetzbarkeit der Sporangiangruppen

1) Wir sehen auch hier wieder davon ab, daß ein Teil der Autoren seine Ansichten in einer „idealistisch“ morphologischen Formulierung vertritt.

2) Wenn z. B. I. Browne (1927) die Auffassung vertritt: die Brakteen seien zwischen die Sporangiangruppen eingeschoben („intercalated“), so scheint mir dies nur eine andere

durch Blattgebilde illustrieren sehr schön die von Goebel beobachteten Vergrünungen bei *Equisetum* (Abb. 111 und S. 179). Man wird ja Goebel unbedingt beipflichten dürfen, daß solche abnorme Vergrünungen nicht beweisen, daß derartige Bildungen früher einmal aufgetreten sein müssen; trotzdem zeigen sie m. E. sicher die entwicklungsphysiologische Homologie von Sporangiengruppen und Blattgebilden, d. h. sie geben die entwicklungsphysiologische Voraussetzung für unsere Annahme der Umwandlung von Sporangiengruppen in Blattgebilde. Ferner spricht für unsere Auffassung (die Sporangiengruppen und Brakteen seien ursprünglich selbständige Organe gewesen) die Tatsache, daß bei den ältesten bisher beobachteten Pteridophyten, insbesondere den *Rhyniaceen* und den *Hyeniales*, beide Organe durchweg selbständige Gebilde sind. Die Verkettung von Sporangien bzw. Sporangiengruppen mit flächenförmigen Blättern, d. h. die Bildung echter Sporophylle, ist erst ein „Fortschritt“ jüngerer Formen. Schließlich ist die Blüte von *Calamostachys* nur schwer, die von *Phyllothea* wohl überhaupt nicht, auf dem Weg der unter B. mitgeteilten, entgegengesetzten Meinungen zu erklären. Dagegen bereitet die Annahme einer phylogenetischen „Umwandlung“ von Sporangiengruppen in Brakteen im oben angezeigten Sinne wohl keine prinzipiellen Schwierigkeiten.

Diese Umwandlung könnte aber im einzelnen auf zwei verschiedene Weisen vor sich gegangen sein, und damit zerfällt die Ansichtengruppe A in zwei Unter-auffassungen:

1. Nach der einen Ansicht, die z. B. Browne (1927) vertritt, besaßen die Vorfahren von *Calamostachys* tatsächlich rein fertile Blüten wie *Hyenia*.

2. Nach einer 2., mir wahrscheinlicheren Ansicht, geht sowohl der blattlose *Hyenia*-Typ, wie der brakteenhaltige *Calamostachys*-Typ auf einen gemeinsamen noch älteren Typ zurück, der in ganz unregelmäßiger Verteilung Laub, Blätter und Sporangiengruppen produzierte (Abb. 106 a). Wir haben derartige, scheinbar gesetzlos verteilte, sterile und fertile Endverzweigungen bei manchen *Rhyniaceen*. Als Bindeglied sowohl zu *Hyenia* wie zu *Calamostachys* wäre dann eine Form vom Habitus der oben genannten *Asterocalamites*-Blüten mit eingesprengten Blättern anzunehmen. Diese Form (Abb. 106 b) führte dann einerseits zu ganz aus Sporangiengruppen bestehenden *Hyenia*-Blüten und andererseits zu der regelmäßig mit Brakteen durchsetzten *Calamostachys*-Blüte.

Eine sichere Entscheidung zwischen den beiden Auffassungen 1 und 2 läßt sich heute kaum durchführen. Für 1 spricht das Überwiegen der Blüten vom *Hyenia*-Typ in den ältesten Schichten, für 2 spricht die Tatsache, daß sich im Organismenreich ganz allgemein das Regelmäßige aus dem Regellosen phylogenetisch entwickelt, d. h. daß man sehr häufig beobachten kann, wie eine scheinbar gesetzlose Folge von Zuständen, Organen, Generationen (also eine Folge von Zuständen usw., die wohl lediglich durch einen Wechsel der Außenumstände bedingt ist) sich im Laufe der Phylogenie in eine streng innerlich bedingte Folge wandelt.

Ansichtengruppe B.

Brakteen und Sporangiengruppen von *Calamostachys* waren ursprünglich in der Phylogenie ein einziges Seitenorgan, nämlich eine „gemischte“ Telomgruppe, deren unterer Ast steril, d. h. zur Braktee, deren oberer Ast dagegen zur Sporangiengruppe wurde. Die Articulaten hatten also von vornherein „typische“ Sporophylle. Hirmer vertritt z. B. diese Auffassung, die für die Entstehung der Lycopsiden-Sporophylle verhältnismäßig wahrscheinlich ist. Bei den Articulaten scheint mir aber manches gegen eine solche Annahme zu sprechen:

Formulierung derselben Auffassung. Browne ist ja von der Homologie der Brakteen mit Blättern überzeugt, sie denkt sich also keineswegs die Brakteen als allmählich vergrößerte Wucherungen im Sinne der „Trichome“.

1. Die so ähnlichen Sporangien­gruppen, etwa bei *Asterocalamites* und *Calamostachys*, wären nach dieser Auffassung einander nicht homogenetisch. Die Sporangien­gruppen von *Calamostachys* entsprächen nur der oberen Hälfte der Sporangien­gruppen von *Asterocalamites*. Vermittelnde Formen sind aber hier unbekannt.

2. Die Ansicht versagt — mindestens ohne komplizierte Hilshypothesen — vollständig, wenn es gilt, Blüten mit mehreren fertilen und einem sterilen Wirtel, wie bei *Phyllothea*, zu erklären. Auch für manche *Calamostachys*-Arten, z. B. bei *C. Binneyana* braucht Hirmer zur Beweisführung dieser Ansicht Hilshypothesen von Spaltungen und Verwachsungen, die nur im Sinne der „Idealistischen“ Morphologie verständlich sind.

3. Eigentliche Übergangsbildungen, die vom Typus der ganz sterilen Sporangien­gruppen zur Sporophylleinheit mit unterem brakteenartigen Teil und oberem Sporangienteil vermitteln, sind bisher nicht bekannt. Die von Goebel (s. oben) beobachteten Vergrünungen bei *Equisetum* beweisen ja nur die Homologie von

Sporangien­gruppen und Blattgebilden, nicht deren Teilung in zwei selbständige Teile während der Phylogenie. Und die fossilen Formen, wie *Palaeostachya*, lassen sich viel leichter als beginnende Verschmelzung denn als beginnende Trennung deuten.

4. Es ist schwer zu verstehen, daß die

Sporangien­gruppe von *Calamostachys* sich im Laufe der Phylogenie aus der Achsel der sie schützenden Braktee entfernt haben soll;

leichter verständlich — und wenigstens durch den Leitbündelverlauf von *Palaeostachya* etwas gestützt — ist die Annahme einer umgekehrten Verlagerung der Sporangien­gruppen in die Achsel von Deckblättern. Ich gebe aber zu, daß dieses letzte Argument allein genommen nicht ausschlaggebend ist; man kann ihm unsere mangelnde Einsicht in die Ökologie der fossilen Formen und eventuell auch die Möglichkeit einer dysteleologischen Entwicklung entgegenhalten.

Aus all diesen Gründen erscheint mir die Annahme der Umwandlung von Sporangien­gruppen in Brakteen weitaus die wahrscheinlichste.

Fast alle *Equisetales* sind isospor wie die heutigen Equiseten. Nur bei wenigen *Calamostachys*-Arten, z. B. bei *C. Casheana* Williams. (Abb. 109a), hat man Heterosporie entdeckt.

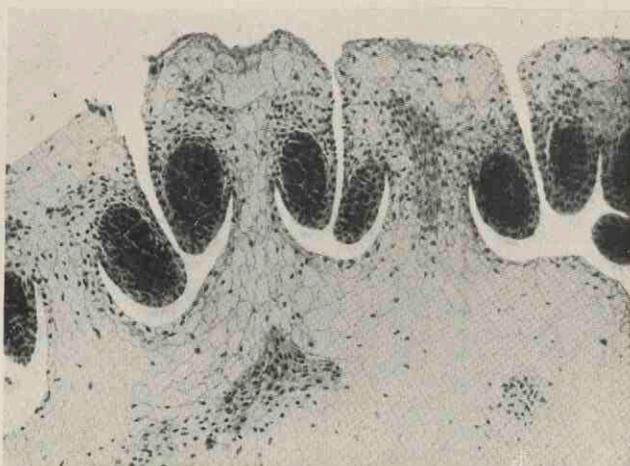


Abb. 110. *Equisetum maximum* Lam. Blüte (längs), Teilansicht mit 4 jungen Sporangien­gruppen. Vergr. 56mal. Dunkles Gewebe: das Archespor in den peltaten Sporangien. (Original.)

3. Equisetaceae.

Über diese heute noch lebende Familie haben wir die wichtigsten Daten, z. B. die Brakteenlosigkeit ihrer Blüten, bereits besprochen (S. 174 und Abb. 110). Ihrem Stammbau nach waren und sind die Equisetaceen durchaus krautige

Pflanzen. Sekundärholz fehlt entweder ganz, wie bei den heutigen Formen, die aber an ihrer großen Carinalhöhle (vgl. Abb. 112) die anatomische Verwandtschaft mit den Calamiten zeigen; oder das Sekundärholz war doch im Gegensatz zu den Calamiten recht reduziert, wie bei den mesozoischen bis zu 10 m hohen *Equisetites*-Arten.

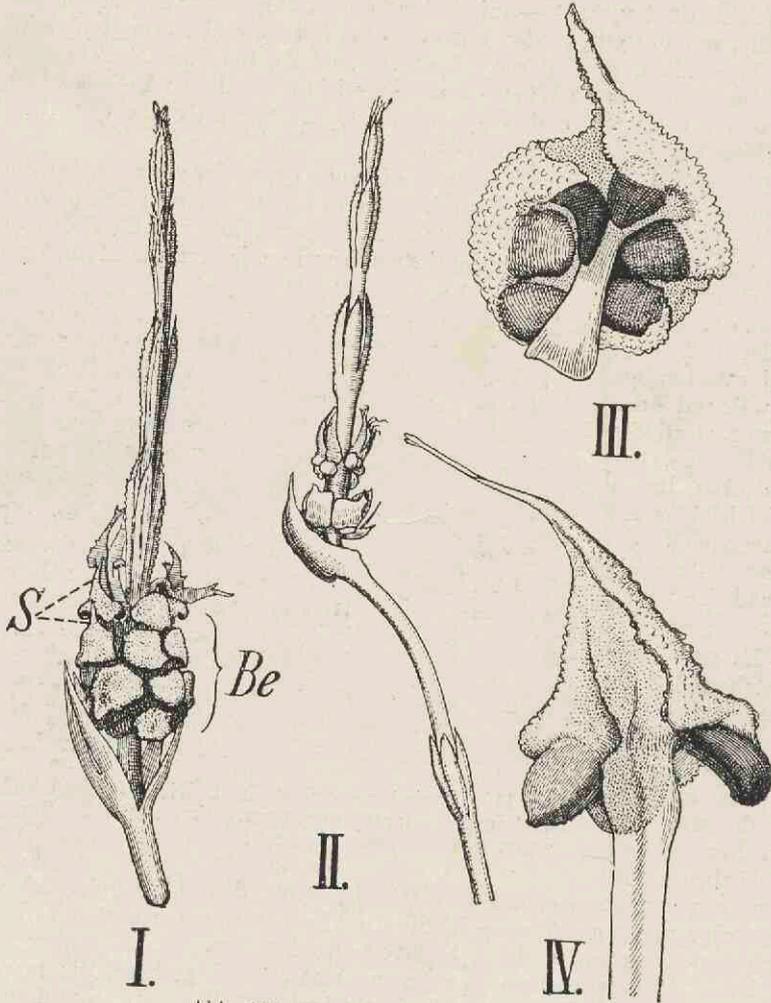


Abb. 111. *Equisetum maximum* Lam.

Vergrünungen, d. h. anomale Umwandlung von Sporangien in Laubblätter.

I und II verschieden stark umgewandelte Blüten. *Be* = relativ normale Sporangien.

S = Uebergangsbildungen, Sporangien teilweise als Phylloide ausgebildet.

III und IV solche Uebergangsbildungen stärker vergrößert. (Aus Goebel, 1918, S. 1076.)

Die Blätter sind — namentlich bei den rezenten Formen — gleichfalls sehr stark reduziert. Sie dienen kaum mehr der Assimilation, sondern sie sind schuppenartig und als eine schützende Scheide um die Knoten herum miteinander verwachsen. Das Hauptorgan der Assimilation sind die Sprossachsen selbst geworden. Übrigens läßt sich diese Verwachsung der Blätter zu einer Scheide im Verlaufe der Phylogenie während des Mesozoikums gut verfolgen. Weil bei den älteren, mesozoischen Formen freie Blätter vorherrschen, hatte

man sogar früher auf dieses Merkmal die Diagnose der Gattung *Equisetites* gegenüber *Equisetum* mit verwachsenen Blättern gegründet. Da aber entsprechend der phylogenetischen Abwandlung das Merkmal der Blattverwachsung keineswegs scharf ist¹⁾, so unterscheidet man heute lieber beide Gattungen willkürlich nach dem Alter, indem man die seit der Kreide lebenden Formen als *Equisetum* zusammenfaßt.

Man muß sich übrigens hüten, die heutigen *Equisetum*-Arten wegen ihrer geringen Größe (gegenüber *Calamites*) ganz allgemein als reduziert aufzufassen. Sie besitzen vielmehr auch manche „fortschrittliche“ Erwerbungen. Ich erinnere nur an die Sporenanhängsel, welche die äußerste Sporenmembran, das „Epispor“, bildet, an die Gliederung der Sprosse bei manchen Arten, z. B. bei *Equisetum arvense*, in fertile und rein vegetative Sprosse u. a. m.

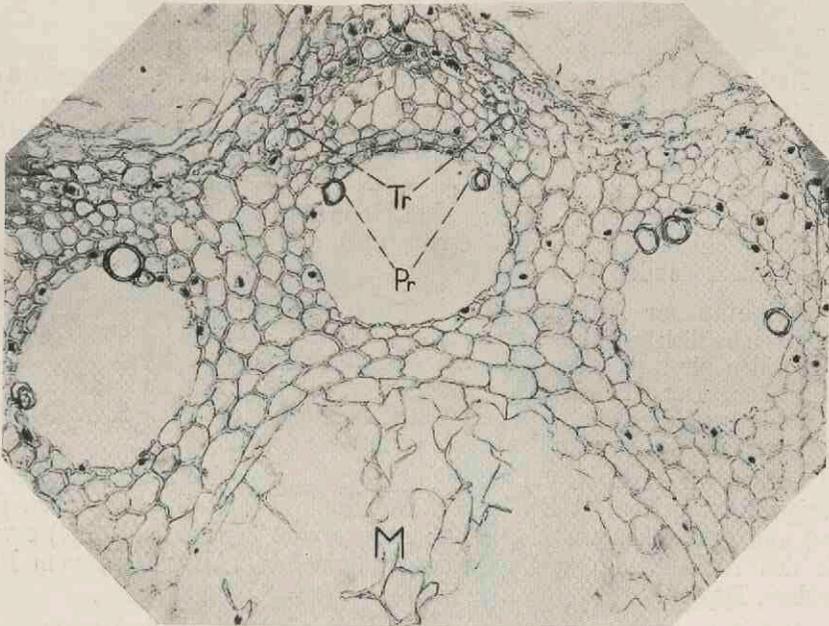


Abb. 112. *Equisetum maximum* Lam. Querschnitt des Rhizoms (Auschnitt). Drei Carinalhöhlen mit vereinzelt Tracheiden des Protoxylems (*Pr*) und Metaxylemtracheiden (*Tr*); *M* = Markhöhle. Vergr. 120mal. (Original.)

Literatur.

Articulata.

- Barrels, K. A., Contribution to our Knowledge of the Anatomy of the Vascular System of the Genus *Equisetum*. *Ann. of Bot.*, 1920, Vol. 34, p. 201.
 Browne, I. M., Phylogenetic Consideration on the Internodal Strands of *Equisetum*. *New Phytolog.*, 1920, Vol. 19, p. 11.
 — Notes on the Cones of the *Calamostachys* Type etc. *Ann. of Bot.*, 1925, Vol. 39, p. 313.
 — A New Theory of the Morphology of the Calamarian Cone. *Ann. of Bot.*, 1927, Vol. 41, p. 301.
 Gothan, W., Paläobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. *Fortschr. d. Geol. u. Paläontologie*, 1924, H. 8.
 Halle, F. G., On Leaf Mosaic and Anisophylly in Palaeozoic Equisetales. *Sv. Bot. Tidskr.*, 1928, Bd. 2, S. 230.
 Hickling, F., The Anatomy of *Palaeostachya vera*. *Ann. of Bot.*, 1907, Vol. 21, p. 369.

1) So kommen verwachsene Scheiden schon im Mesozoikum vor.

- Hirmer, M., Zur Kenntnis der Organstellung und der Zahlenverhältnisse in der Gattung *Calamostachys* Schimper. Flora (Goebelfestschrift) 1925. N. F. Bd. 18/19, S. 227.
- Jongmanns, W. J., Anleitung zur Bestimmung der Karbonpflanzen Westeuropas I. Freiburg 1911.
- Kräusel, R. und Weyland, H., Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II. Senckenb. Naturf. Ges., 1926, Bd. 40, H. 2.
- Meyer, Fr. J., Das Leitungssystem von *Equisetum arvense*. Jahrb. f. wiss. Bot., 1920, Bd. 59, S. 262.
- Nathorst, A. G., Zur Oberdevonischen Flora der Bäreninsel. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., 1902, Bd. 36, N. F. 36, Heft 3.
- Potonié, H., Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie. Berlin. 1897—99.
- Scott, D. H., 1907 s. S. 19; 1920 s. S. 19.
- Notes on Palaeozoic Botany. Rec. trav. bot. néerl., 1928, T. 25 a, p. 346.
- Thomas, H. H., On a Cone of *Calamostachys Binneyana* (Carruthers) Attached to a Leafy Shoot. New Phytolog., 1909, Vol. 8, p. 249.

5. Abt.: Pteropsida.

Nach ihrer zeitlichen Verbreitung (Abb. 2, 113 und 157) stehen die Pteropsiden in starkem Gegensatz zu den Articulaten und den Lycopsiden. Die Pteropsiden machen nämlich keineswegs den Eindruck einer im Aussterben begriffenen Pflanzenabteilung. Vielmehr liegt das Verbreitungsschwergewicht mancher Pteropsidengruppen, z. B. der leptosporangiaten Farne oder der Angiospermen, vorzugsweise im Neozoikum. Auch durch ihre große Individuenzahl beherrschen diese Gruppen heute durchweg das Vegetationsbild auf dem Lande.

Allgemeiner Aufbau der Pteropsiden. Es ist schwer, die Pteropsiden einheitlich zu charakterisieren. Das hat 2 Gründe: Einmal sind die Pteropsiden phylogenetisch kaum so einheitlich wie die Lycopsiden und die Articulaten. Dann haben sich aber auch gerade jene Merkmale, welche man meist als besonders charakteristisch für die heutigen Pteropsiden ansieht, erst innerhalb der Pteropsidenabteilung herausgebildet.

Gehen wir aber einmal aus von diesen Merkmalen eines „typischen“ heutigen Pteropsiden, z. B. eines Wurmfarne (*Dryopteris* = *Aspidium filix mas*) und vergleichen wir einen solchen Farn als „Typus“ (Abb. 114) sowohl mit den Articulaten und Lycopsiden wie mit den Abweichern vom Pteropsiden-„Typus“!

1. Die Farnpflanze ist „makrophyll“¹⁾, d. h. sie besitzt große, reich gegliederte, (oder jedenfalls mit reich verzweigter Aderung versehene) Laubblätter (vgl. Abb. 114 und 132).

Ausnahmen finden sich einerseits bei den ältesten Farnen (vgl. S. 188). Diese haben noch durchweg isolierte Phylloide wie die Rhyniaceen. Sie sind also eigentlich „mikrophyll“ gleich den Lycopsiden und Articulaten, zumal die Einteilung ihres Körpers in Sproßachsen, Blätter usw. recht willkürlich ist. Aber solche isolierte Phylloide haben sich durch Verschmelzung in einer Ebene zu „makrophyllen“ Laubblättern, zu „typischen“ Farnwedeln gewandelt.

Eine weitere Ausnahme ohne „makrophyll“ Laubblätter sind fast alle Koniferen („Nadelhölzer“) mit ihren Nadelblättern. Dabei sehen wir davon ab, Formen mit offensichtlich reduzierten Laubblättern, z. B. manche Angiospermen, hier aufzuführen.

Im Gegensatz dazu haben wir als Konvergenzerscheinung zum Pteropsidenblatt schwach „makrophyll“ Blätter bei manchen Articulaten [*Pseudoborniales* (S. 162 und Abb. 93) und *Sphenophyllales* (vgl. S. 163 und Abb. 23 und 94)].

1) Wegen etwaiger philologischer Bedenken vergleiche die analogen Ausführungen für Makrosporen bei Goebel (1918, S. 904f.).

2. Die Stele des Farnstammes zeigt eine sehr weitgehende Auflösung des Holzkörpers in einzelne Leitbündel.

Die großen Blätter erzeugen nämlich oberhalb der Einmündung der Blattspurstränge in der Sproßachsen-Stele breite Markstrahlen (Abb. 114 und 115), die „Blattlücken“. Eben durch diese Blattlücken erscheint die Stele dann in einzelne Leitbündel zerlegt als Eustele oder als Polystele. Namentlich für die Lycopsiden ist es dagegen charakteristisch, daß sich die von kleinen Blättern herkommenden Blattspurstränge der Stele außen anschmiegen, ohne hier Blattlücken zu erzeugen. Zweifellos besteht ein ökologischer Zusammenhang zwischen der Großflächigkeit des Blattes und der Größe der Blattlücken, da deren parenchymatisches Gewebe die im Blatt gebildeten Assimilate aufnimmt. — Auch hier finden wir jedoch bei den Stelen der ältesten Pteropsiden Ausnahmen. Diese schließen sich nämlich eng an die Protostelen der Rhyniaceen an, so daß wir auch hier ein weiteres „typisches“ Pteropsidenmerkmal in der Phylogenie entstehen sehen. — Die Blattstele erfährt bei den Farnen eine entsprechende Umbildung.

3. Die Sporangien stehen an Sporophyllen, aber nicht achselständig wie bei den Lycopsiden, Sphenophyllen usw., sondern blatt-randständig oder auf der Blattfläche.

Wieder machen sowohl die ältesten Pteropsiden (*Coenopteridales* s. str.) mit ihren terminalen Sporangien¹⁾, als auch die Koniferen mit ihren

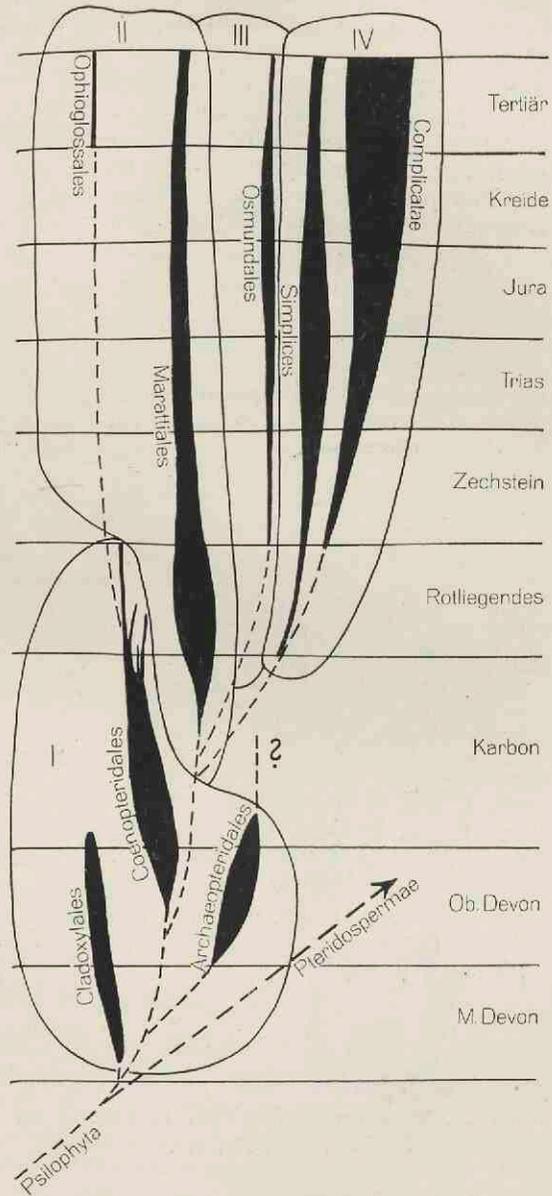


Abb. 113. Stammbaum der *Filicinae* (ohne *Hydropterides*).¹⁾

- I Klasse der *Primofilices*.
 II Klasse der *Filicinae eusporangiatæ*.
 III Klasse und Ordnung der *Osmundales*.
 IV Klasse der *Filicinae leptosporangiatæ*. (Original.)

1) Daß auch manche andere rezente Pteropsidensporophylle nur schlecht dem „Typus“ des Farnsporophylls einzuordnen sind, wird unten S. 270 und 298 näher ausgeführt.

an die Lycopsiden gemahnenden blattachselständigen Makrosporangien eine Ausnahme. Ja, selbst bei heutigen Pteropsiden finden wir noch terminalstehende Makrosporangien, wie wir das oben für *Ginkgo* (S. 21) bereits geschildert haben.

Wir werden darum unser besonderes Augenmerk auf die phylogenetische Herausbildung dieser 3 „typischen“ Pteropsidenmerkmale lenken: das großflächige Blatt, die durch Blattlücken unterteilte Stele und die Sporophyllgestaltung. Weitere Gesichtspunkte ergeben sich aus der üblichen Gliederung der Pteropsiden nach ihrer Fortpflanzung in folgende vier Hauptgruppen:

A. *Filicinae* oder echte Farne.

- 1) isospore Farne (*Filices*),
- 2) heterospore Farne (*Hydropterides*).

(also den isosporen und heterosporen *Lycopsida* entsprechend).



Abb. 114. Typus der heutigen Pteropsiden.
(Aus Jeffrey, 1917, Fig. 177.)

B. *Gymnospermen*.

Umwandlung des Makrosporangiums in Samenanlagen, die während der Bestäubung nicht vom Makrosporophyll umwachsen sind.
(also eine Parallelbildung zu den Lepidospermen).

C. *Angiospermen*.

Ebenfalls durch die Umwandlung der Makrosporangien zu Samenanlagen charakterisiert; diese sind aber während der Bestäubung vom Makrosporophyll umwachsen.

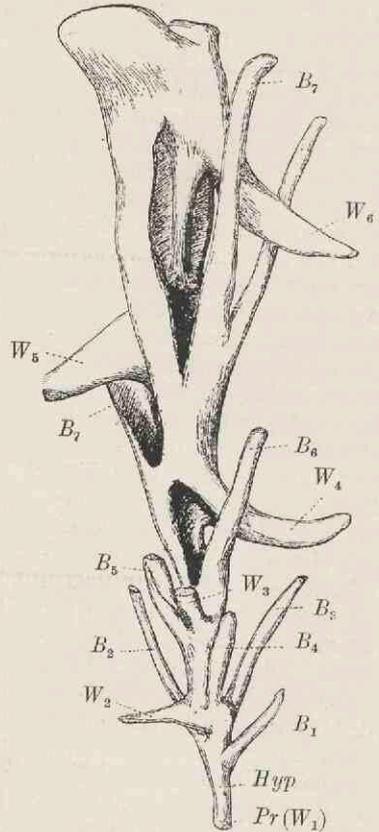


Abb. 115. Holzkörper von *Danaea alata* (Rhizom)
zeigt die mit dem Alter zunehmende Masse und Komplikation:
In der Jugend bis zum Hypokotyl (*Hyp*) eine Protostele (*Pr*), später die als „Dictyostele“ bezeichnete Form der Siphonostele.
 B_1 — B_7 Blattspurstränge der ersten 7 Blätter; W_1 — W_6 Stelen der ersten 6 Wurzeln.
(Aus Bower, 1926, Fig. 398.)

Gewiß gelangt man auf diese Weise zu phylogenetisch voneinander gesonderten Gruppen. Mehr und mehr hat aber die Überzeugung Boden gewonnen, daß es sich keineswegs um eine einzige phylogenetische Reihe handelt, sondern um Organisationsstufen, die in verschiedenen Reihen mehr als einmal erreicht wurden. Das gilt vor allem für die heterosporen Farne und vielleicht für die Gymnospermen. Jedoch scheint mir eine Aufteilung dieser beiden Gruppen auf andere Pflanzengruppen heute noch allzu problematisch; deshalb habe ich hier das alte Einteilungsschema zur Darstellung benutzt.

1. U.-Abt.: Filicinae.

- | | |
|---|--|
| | I. Isospore Farne. |
| 1. <i>Cladoxylales</i> | } <i>Primofilices</i> : Ganz aufs Paläozoikum (Ob.-Devon — Karbon, Nachzügler im Rotliegenden) beschränkt. Hauptcharakteristika der Farne noch nicht ausgebildet, d. h. Sporangien noch wie bei den Rhyniaceen terminalständig an den Trieben; meist blattlos oder mindestens ohne großflächige Blätter; Stele = Protostele, bzw. verschieden stark entwickelte Glieder der Aktinostelenreihe. |
| 2. <i>Coenopteridales</i> | |
| 3. <i>Archaeopteridales</i> | |
| 4. <i>Marattiales</i> | } <i>Filicinae eusporangiatae</i> : Hauptentfaltung im Paläozoikum, mit einigen Formen bis heute reichend. |
| 5. <i>Ophioglossales</i> | |
| 6. <i>Osmundales</i> | Übergangsgruppe zwischen eusporangiaten und leptosporangiaten Farnen. |
| 7. <i>Filicinae leptosporangiatae</i> : | Vorkommen (abgesehen von einigen paläozoischen Vorläufern) mit der Hauptmasse im Mesozoikum und Neozoikum; Farnmerkmale typisch ausgebildet, Vegetationspunkt der Achsen und Sporangien mit einer Scheitelzelle, Sporangienwand im reifen Zustand einschichtig. |

1. Kl.: Primofilices.

1. Ordn.: Cladoxylales.

Die Stellung der hierher gehörigen Gattungen: *Cladoxylon* (Abb. 116) und *Völkeia* aus dem M.-Devon und Unterkulm ist recht unsicher. Bemerkenswert ist jedenfalls die große morphologische Ähnlichkeit mit *Pseudosporochnus* (S. 111 und Abb. 45). Wie diese zu den Psilophyten gerechnete Gattung vermitteln auch die *Cladoxylales* zwischen Psilophyten und Farnen. Wir sehen die Organe einer Farnpflanze sozusagen in statu nascendi: die basalen Teile der ganzen oberirdischen Pflanze schließen sich zu einem strauchig-gabelig verzweigten Stämmchen zusammen (Abb. 116 a), die Endverzweigungen bilden noch kleinflächige, unregelmäßig gabelig verzweigte Blättchen (Abb. 116 b) oder wenn sie fertil sind, ähnlich gebaute Sporangiengruppen, d. h. Sporophylle mit randständigen Sporangien (Abb. 116 c).

Höchst eigentümlich gebaut ist jedoch die reichgegliederte Stele, die an die Pteridospermengruppe der *Medullosaceae* (vgl. S. 254) anklingt, so daß wir bei

dieser Samenpflanze nochmals auf die *Cladoxylales* zurückkommen werden. *Cladoxylon* war offenbar isospor.

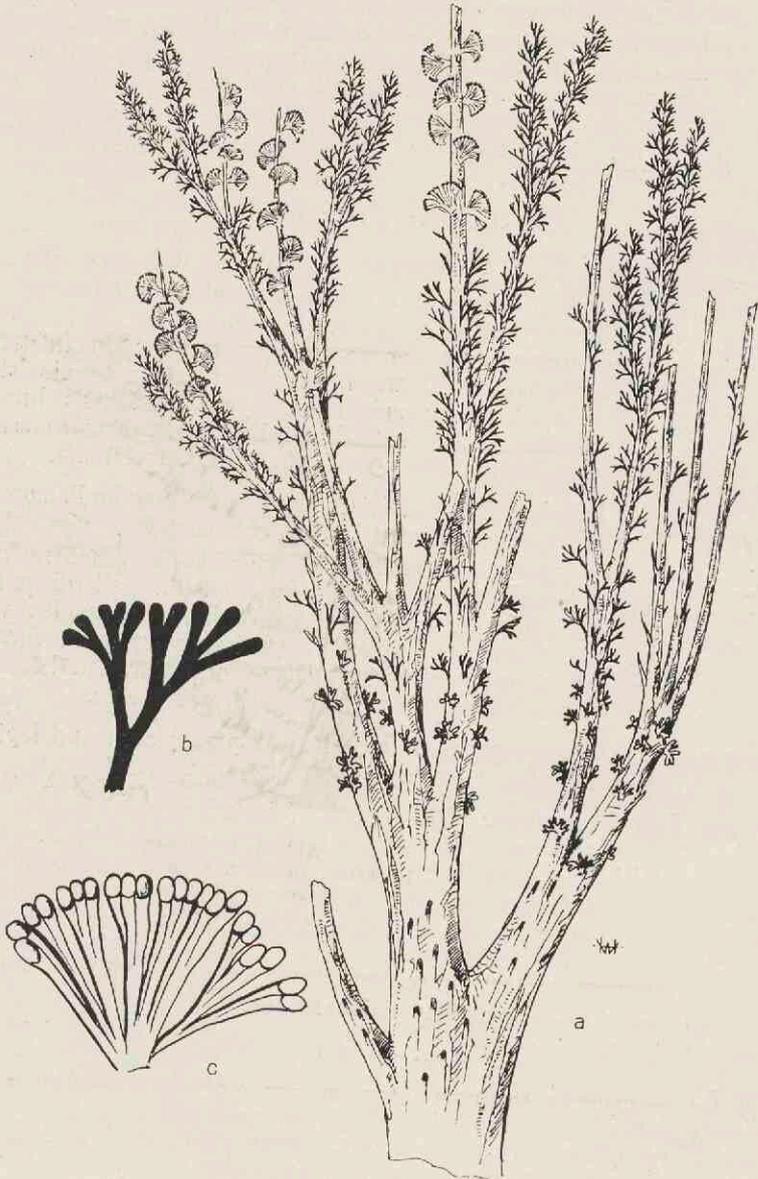


Abb. 116. *Cladoxylon scoparium* Kräusel u. Weyland.
(Ob. M.-Devon.)

a Habitus rekonstruiert. Vergr. ca. $\frac{2}{3}$ mal.

b Blättchen. c Sporangiengruppe. Vergr. ca. 3mal.

(Aus Kräusel und Weyland, 1926, Taf. 17, Fig. 34 und 38.)

Da die *Cladoxylales* aber deutlich eine Parallelgruppe zu den übrigen Farnen darstellen, können wir uns hier mit dieser kurzen Notiz begnügen und mit der Feststellung, daß auch die Pteropsidenabteilung zunächst in besonderer Formenvielfaltigkeit auftritt.

2. Ordn.: Coenopteridales.

Wir verdanken es erst den paläobotanischen Untersuchungen aus den letzten Jahren, daß diese rein paläozoische Farnordnung ihrer phylogenetischen Bedeutung entsprechend gewürdigt werden konnte. Die so eigenartige Morphologie der *Coenopteridales* ist in ihren mannigfaltigen Abwandlungen allerdings schon lange bekannt. Die Arbeiten von Tansley (1907), P. Bertrand (1909), Kidston und Gwynne-Vaughan (1911) haben die wichtigsten Erkenntnisse zutage gefördert. Aber erst die Psilophytenuntersuchungen der letzten Jahre haben die Übergangscharaktere der *Coenopteridales* ins richtige Licht gerückt.

Denn diese *Coenopteridales* vermitteln in einer ganzen Reihe von Merkmalen zwischen den Psilophyten (d. h. vor allem den Rhyniaceen) und den „typischen“, heute noch existierenden, Farnen. Sie bilden in ähnlicher Weise eine Ausgangsgruppe zu den Pteropsiden, wie die *Hymeniales* eine Ausgangsgruppe zu den Articulaten sind.

Das Vorkommen der *Coenopteridales* deckt sich ungefähr mit dem der Lepidophyten und Calamiten; es erstreckt sich vom Ober-Devon bis zum Rotliegenden mit einem Höhepunkt der Formenneubildung im oberen Unterkarbon.

Wir greifen wieder der leichteren Darstellung wegen eine besonders gut bekannte Form als „Typus“ der *Coenopteridales* heraus und schildern erst einmal rein beschreibend ihre Gestalt:

A. *Stauropteris Oldhamia*
Binney

aus dem Ob.-Karbon. Doch sei betont, daß dies Verfahren der „Typus“-Auswahl bei den *Coenopteridales* keineswegs einfach und einwandfrei ist — wie wir namentlich hinsichtlich des Steläraufbaus noch

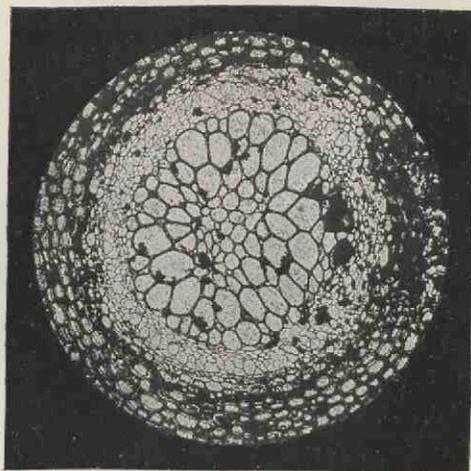


Abb. 117. *Botryopteris cylindrica*.
Stamm (quer) mit typischer mesarcher Proto-
stele wie bei *Rhynia major* (vgl. Abb. 39).
(Aus Bower, 1913, Fig. 5.) Vergr. ca. 50mal.

erläutern werden.

Äußere Morphologie der vegetativen Teile.

a) **Unterirdische Organe.** Die in der Erde wurzelnden Teile von *Stauropteris* kennen wir nicht. Aber wegen der Übereinstimmung mit anderen *Coenopteridales* dürfen wir sicher schließen, daß *Stauropteris* noch ähnlich wie die Psilophyten ein kriechendes Rhizom von einfachem Bau, d. h. mit gabeliger Verzweigung und zentraler Protostele besessen hat. Abb. 117 gibt den Querschnitt durch das Rhizom einer verwandten Form wieder. Jedenfalls ist dieser Rhizombau bei den *Coenopteridales* weit verbreitet.

b) **Oberirdische Organe.** Am besten bekannt ist das „Blatt“ (Abb. 118). Ein solches „Blatt“ ähnelt allerdings auf den ersten Blick mehr einem buschigen Zweig¹⁾ als jenem „Typus“ des Blattes, den wir von den Laub-

1) Man hat darum schon debattiert, ob diese oberirdischen Triebe „eigentlich“ Blätter oder Achsenorgane seien. Unsere an rezenten Pflanzen geformten Begriffe sind hier wieder

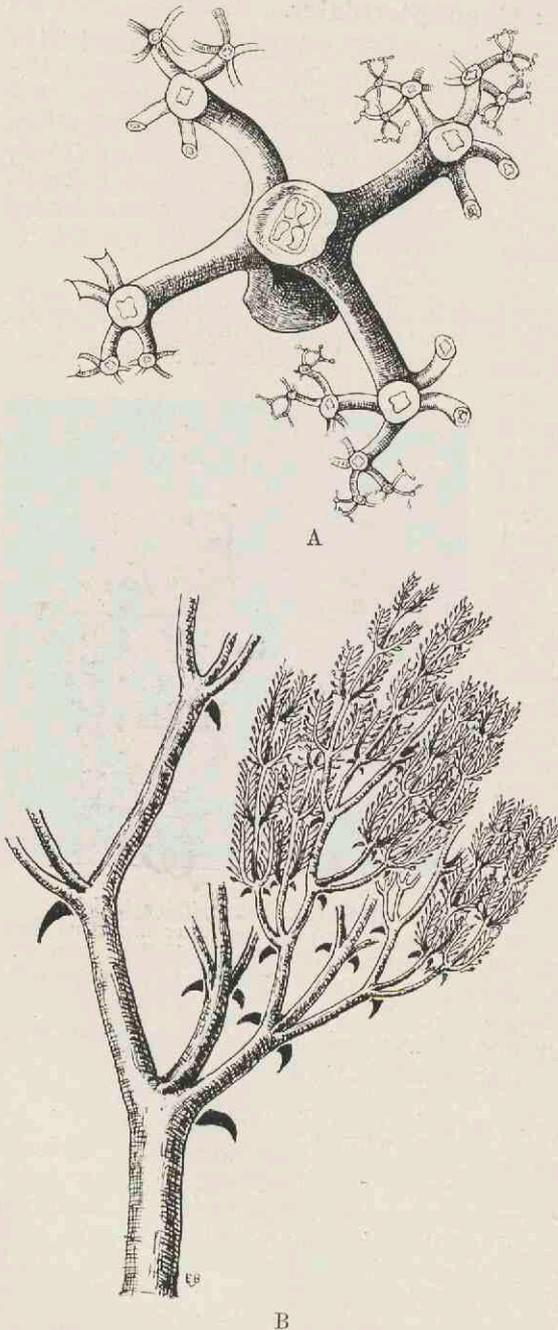


Abb. 118. *Stauropteris Oldhamia* Binney. (Ob.-Karbon.)
Teile eines Wedels, rekonstruiert. A schemat. Querschnitt;
B Seitenansicht. Letzte Fiederchen als Sporangien aus-
gebildet. An der Abgangsstelle der Fieder die „Aphlebien“
angedeutet.

(Nach Hirmer, 1927, Fig. 580; etwas modifiziert.)

blättern der rezenten Farne abstrahiert haben; ja beim ersten Anblick eines solchen „Blattes“ könnte man zweifeln, ob es sich wirklich um einen Farnwedel handelt. Und nur die Übereinstimmung mit anderen farnähnlicheren Vertretern der *Coenopteridales* rechtfertigt unsere Bezeichnung. Der abweichende Habitus des *Stauropteris*-Blattes hat vor allem zwei Gründe:

1. Die „Rhachis“, d. h. die Achse 1. Ordnung, ist fast genau so gebaut wie die Fieder 1. bis letzter Ordnung. Mit anderen Worten, das ganze Gebilde repräsentiert noch, wie bei den Rhyniaceen, ohne ausgesprochene Arbeitsteilung die „Sproßachse“, „Blätter“ und „Fieder“. Es ist ein undifferenzierter Telomstand. Alle Teile sind noch wie bei *Rhymia* stielrund.

2. Sie liegen auch noch keineswegs in einer einzigen Ebene wie die Blatteile eines rezenten Farnblattes; die Fieder sind nämlich nicht zweizeilig, sondern vierzeilig gestellt.

Im Gegensatz zu den Rhyniaceen ist allerdings der „Blatt“-Aufbau und

einmal zu eng für diese alten Formen. Wir gebrauchen also hier die üblichen Begriffe und Worte: „Rhachis“, „Fieder“ usw. im erweiterten Sinne, weil sie — was gerade bei den *Coenopteridales* zu verfolgen ist — den „typischen“ Farnblättern homogenetisch sind. Das schließt nach unseren phylogenetischen Anschauungen eine gemeinsame phylogenetische Beziehung zu Achsenorganen nicht aus (vgl. auch S. 65 ff.).

seine Verzweigung schon durch sehr regelmäßige und etwas kompliziertere Architekturgesetze bestimmt (vgl. Abb. 118). Gewiß, die gabelige Verzweigung, die bei den Rhyniaceen allein vorhanden war, findet sich auch hier noch; alle Seitenfieder 1. und höherer Ordnung stehen paarig, je ein Paar rechts und links abwechselnd; d. h. sie bestehen eigentlich aus einem äußerst kurzen bzw. völlig reduzierten Seitenast, der sich sofort beim Verlassen der Hauptachse gabelt. Im übrigen setzen sich jedoch die Hauptachse und die ganz gleich gestalteten Fiederachsen 1. und 2. Ordnung monopodial fort. Nur die Achsen letzter Ordnung sind zweizeilig gestellt. Kurz, wir haben eine eigentümliche Kombination von gabeliger und monopodialer Verzweigung in recht starrer Regelfolge.

Eigentümlich sind auch die nebenblattähnlichen „Aphlebien“, jeweils an der „Blatt-“ bzw. „Fiederbasis“ (vgl. Abb. 118 B sowie S. 204).

Blattanatomie.

Der Stelenbau (Abb. 119) entspricht der kreuzweise vierzeiligen Fiederanordnung. Wir haben eine vierstrahlige Aktinostele (Abb. 119, 120); jeder Strahl oder „Kreuzarm“¹⁾ trägt (fast an seinem Ende) eine Protoxylemgruppe. Beachtenswerterweise liegen diese Protoxylemgruppen jedoch strenggenommen noch wie bei *Asteroxylon* „mesarch“, d. h. wie bei *Asteroxylon* umgibt ein schmaler (meist aus einer Tracheidenreihe bestehender) Metaxylemmantel jede einzelne Protoxylemgruppe auch an ihrer peripheren Seite. Dies gibt ähnlich wie für *Asteroxylon* (vgl. oben S. 116) einen Fingerzeig für die mutmaßliche Phylogenie der *Coenopteridales*-Stele. Einzelheiten besprechen wir unten (S. 193) im Zusammenhang mit den anderen Formen.

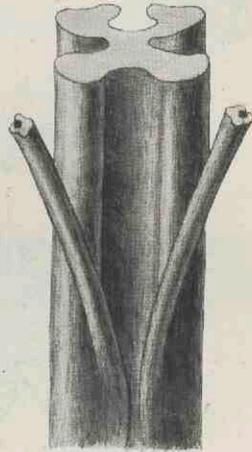


Abb. 119. *Stauropteris Olāhamia*. Modell des Xylems in der oberirdischen Hauptachse („Rhachis“) beim Abgang der paarigen „Fieder“ 1. Ordnung. (Original.)

Von jedem Kreuzarm nimmt unter Teilung des Protoxylems (vgl. Abb. 119, 120) eine Seitenstele, d. h. die Blattspur eines Fieders, ihren Ursprung. Wie oft bei den Gefäßpflanzen ist die Stelengliederung in dickeren Achsen reicher als in schwächeren. Bei den Hauptachsen haben wir eigentlich eine Plektostele (Abb. 120), die 4 Arme liegen ziemlich isoliert; bei den Achsen höherer Ordnung ist die Stele dagegen geschlossen, also eine echte Aktinostele.

Die Protoxylemtracheiden besitzen schraubenförmige, die Metaxylemtracheiden treppenförmige Wandverdickungen. Das gegen die Rinde unscharf abgegrenzte Phloëm umgibt das Xylem noch als geschlossener Mantel. Namentlich in den letzten Auszweigungen besitzt die Rinde eine Art „Palisadenparenchym“, wohl ein Anzeichen hochentwickelter Assimilationsfähigkeit.

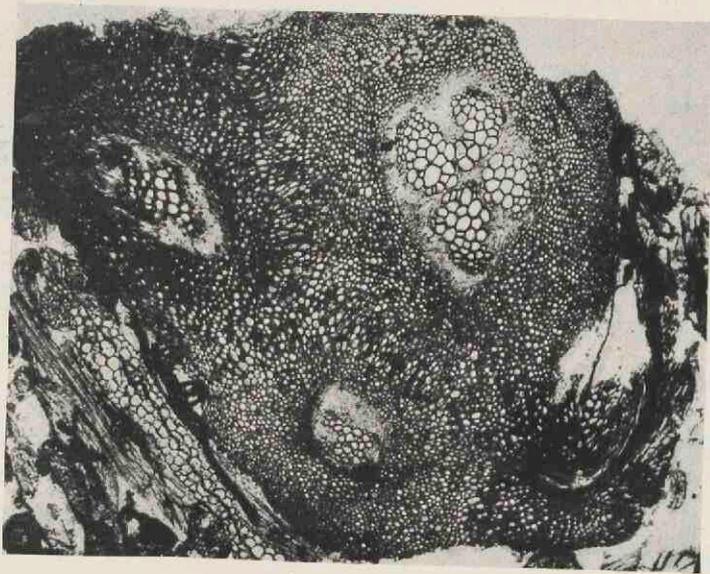
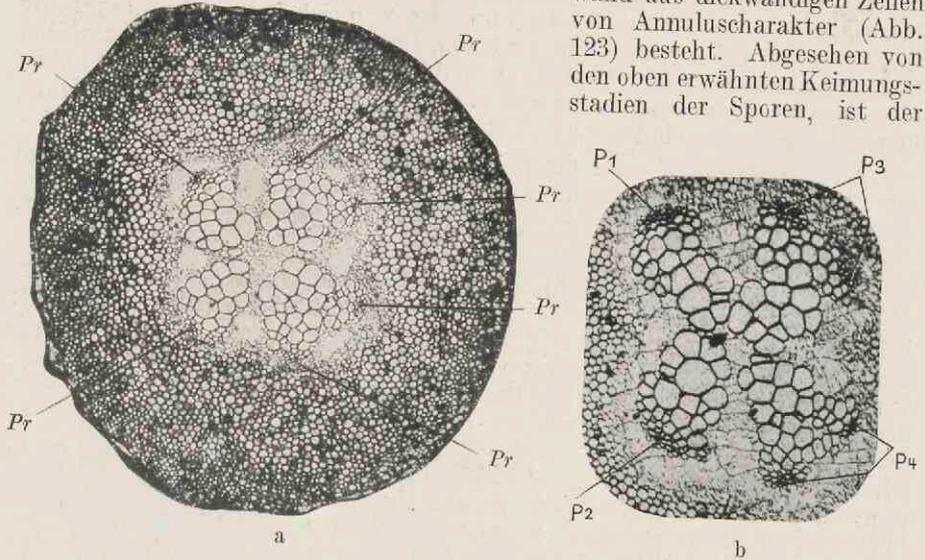
Sporangien.

Stauropteris war isospor. Mindestens kennen wir von keiner einzigen *Coenopteridale* bisher Makrosporen; auch hat Scott im Sporangium von *Stauropteris* gekeimte Sporen gefunden, wodurch ihre Deutung als Mikrosporen höchst unwahrscheinlich ist. Die Sporangien standen terminal (Abb. 121/22),

1) = Ersatzstücke = sidepieces = pièces réceptrices.

d. h. sie sind noch recht ursprünglich gestaltete fertile Telome wie bei den Psilophyten. Auch die Anwesenheit von Stelen in ihrem Stiel (insbesondere bei *Botryopteris*) sowie die durchweg mehrschichtige Wandung beweisen diesen ursprünglichen Charakter. Die Öffnung ist apikal vorgezeichnet durch dünnwandige Zellen, während weiter basalwärts die Außenschicht der Sporangienwand aus dickwandigen Zellen

von Annuluscharakter (Abb. 123) besteht. Abgesehen von den oben erwähnten Keimungsstadien der Sporen, ist der



c

Abb. 120. *Stauropteris Oldhamia* Binn. (O.-Karbon.)

- a) Rhachis mit Aktinostele, quer. Vergr. 20mal. *Pr* = Protoxylem.
 b) Stela allein. Vergr. 27mal. *P*₁–*P*₄ = die 4 Protoxylemgruppen: links ungeteilt, rechts geteilt.
 c) Rhachis bei Abgabe eines Fiederpaares (nach links unten). Vergr. 16mal.
 (Aus Bertrand, 1913, Fig. 17, und Originale. Schliffsamml. Berlin Nr. 62 und 390.)

Gametophyt unbekannt. Wir haben aber keinen Grund, an der Existenz eines selbständigen Prothalliums irgendwie zu zweifeln.

B. Die übrigen *Coenopteridales*.

Wir beschränken uns auch hier auf die allgemeiner interessierenden Daten. Dabei wollen wir jedoch die Schwierigkeiten einer vergleichend-phylogene-

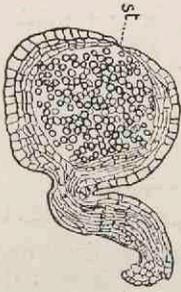


Abb. 121. *Stauropteris Oldhamia*. Sporangium längs. *st* apikale Öffnungsstelle. Vergr. 35mal. (Aus Scott, 1907, Fig. 15.)

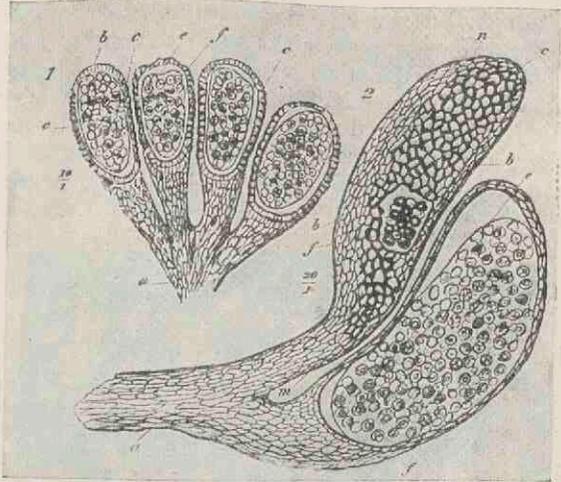


Abb. 122. *Zygopteris Lacatzei*. Sporangiengruppen größtenteils längsgeschnitten. *a* gemeinsamer Stiel, *m* einzelner Stiel, *b* Sporangienwand, *c* Annulus, *e* Tapetum? *f* Sporen, *n* apikale Öffnungsstelle. Vergr. 1 = 9mal; 2 = 18mal. (Aus Arber, 1913, Fig. 9.)

tischen Betrachtung der *Coenopteridales* nicht übersehen. Gewiß, in dieser ältesten unzweifelhaften Farngruppe finden wir sehr viel primitive, d. h. mit den Psilophyten übereinstimmende Merkmale; mehr primitive Merkmale als in irgend einer anderen Farngruppe! Aber keine einzige *Coenopteridale* vereinigt alle diese primitiven Merkmale. Es ist darum höchst zweifelhaft, ob die bisher bearbeiteten Reste gerade den allerältesten gemeinsamen Farn-Ahn enthalten, zumal zur *Coenopteridales*-Zeit auch schon andere Pteropsidengruppen aufzutreten beginnen. Wir können also nur sagen: die *Coenopteridales* standen — namentlich wenn wir sie in ihrer Gesamtheit betrachten — den eigentlichen Urfarnen außerordentlich nahe.

Jedenfalls war es eine sehr reich verzweigte Pflanzengruppe. Die Umbildungsvorgänge innerhalb der *Coenopteridales* verliefen in gesonderten Reihen. Es kann also

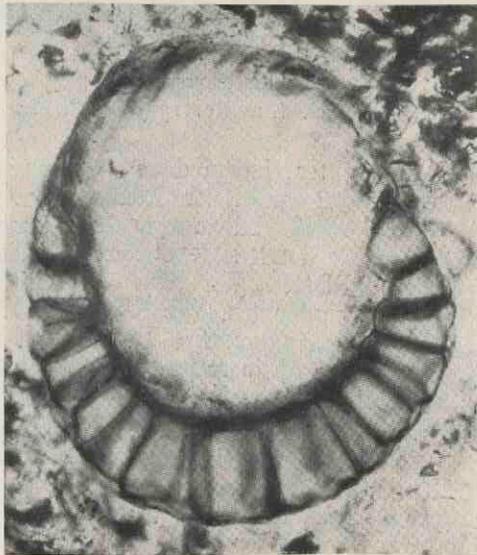


Abb. 123. Sporangium zu einem Farn (wohl einem Vertreter der *Coenopteridales*) gehörig. Unten der Annulus (vielerlei! die Zellen der darunter liegenden Reihe schimmern durch); Oben die dünnwandige Öffnungsstelle. Vergr. 270mal. (Original. Schiffsamml. Pflanzensystem. Inst. Berlin Nr. 176.)

eine Form (z. B. *Stauropteris*) in einzelnen Merkmalen (z. B. äußerer Morphologie und Sporangienbau) primitiv, in anderen Merkmalen (etwa Stelengestaltung) abweichend differenziert sein. Überdies haben sich sicher bei den *Coenopteridales* auch Merkmale selbständig herausgebildet, die bei den heute überlieferten Farngruppen nicht wiederkehren; so z. B. die oben geschilderte eigentümliche Kombination von Fiederung und Gabelung. Zudem finden wir die einzelnen Organe meist isoliert. Kurz, wir können auch hier wieder viel besser die Umbildung der einzelnen Merkmale und Organe als die Umbildung der gesamten Pflanzen verfolgen. Ich verzichte daher auf eine gesonderte Darstellung der *Coenopteridales*-Familien, -Gattungen usw., die sicher noch recht künstlich begrenzt sind, und beschränke mich darauf:

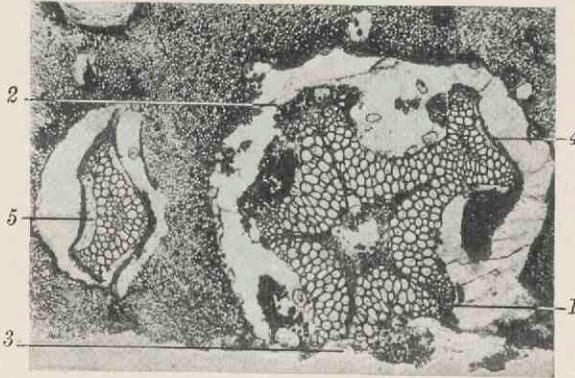


Abb. 124. *Ankyropteris Grayi* Wl. (O.-Karbon.)
Querschnitt durch die fünfstrahlige Stammstele. 1—5 Fünf aufeinanderfolgende Stadien der Ablagerung von Blattspursträngen; 4 ein sich lösender, 5 ein losgelöster Blattspurstrang.

Vergr. 7mal. (Aus Bertrand, 1913, Fig. 34.)

1. die Differenzierung von Achsen und Blättern,
2. die Haupttypen der Blattstele,
3. die Haupttypen der Sporangien zu schildern.

1. Differenzierung von Achsen und Blättern.

Neben den obenerwähnten Rhizomen finden wir bei manchen *Coenopteridales* gelegentlich auch aufrechte Stämme. Ein solcher Stamm hat sich auf 2 verschiedenen Wegen herausgebildet. Auf dem einen Entwicklungsweg erhielt er eine prinzipiell den Rhizomen gleichgestaltete Achse von Haupt-

achsencharakter, indem diese sich massiger entwickelte als die „Blattstiele“. Hierzu gehörte wohl der Stamm von *Tubicaulis* Cotta, der im Innern eine Protostele besaß und an seiner Peripherie wie viele heutige Farnstämme verstärkt wurde durch sitzenbleibende „Blattfüße“, d. h. durch die Basis der abgefallenen Blätter. Wir lernen später einen ganz ähnlichen Stamm bei den Osmundaceen kennen (vgl. Abb. 141). In der Anatomie wich von ihm der Stamm von *Ankyropteris* Bertr., vermutlich ein Schlingfarn, mit seiner fünfstrahligen Aktinostele (Abb. 124) ziemlich stark ab. Prinzipiell ähnlich gebaut, aber mit mehr als fünf Strahlen, war *Asterochlaena* Corda aus dem Rotliegenden, dessen Anatomie etwas an die *Cladoxylales* erinnert.

Einen anderen hochinteressanten Entwicklungsweg hat uns kürzlich Sahni (1928) aufgezeigt. *Clepsyropsis australis* Osb. bildet nämlich einen „Schein“-Stamm¹⁾ durch Verflechtung zahlreicher dünner Stämmchen, die *Ankyropteris* ähnlich sind und zahlreicher aufrechter Blattstiele, zwischen denen sich Wurzeln durchschlingen. Wir werden später bei den Farnen noch öfter einer Stammbildung begegnen, die gewissermaßen eine Kombination dieser beiden soeben genannten Typen darstellt (vgl. auch S. 208).

1) *Tieta singularis* Solms aus dem Permokarbon von Brasilien und vielleicht auch *Tempskya* aus der Kreide haben nach Solms-Laubach sowie Kidston und Gwynne-Vaughan (1911) einen ähnlichen Stamm. Es handelt sich hier um Farne unsicherer Stellung.

An den Blättern der *Coenopteridales* läßt sich die allmähliche Entstehung des dorsiventralen Blattes gut verfolgen. Den völlig radiären Ausgangstyp von *Stauropteris* erwähnten wir oben. Eine erste Überleitung zum dorsiventralen Blatt zeigt z. B. *Diplolabis Roemeri* Bertr., weit verbreitet im U.-Karbon. Hier war noch die Hauptachse des ganzen Blattes, die eigentliche „Rhachis“, vierzeilig mit Fiedern 1. Ordnung besetzt. Diese Fieder selbst aber und die

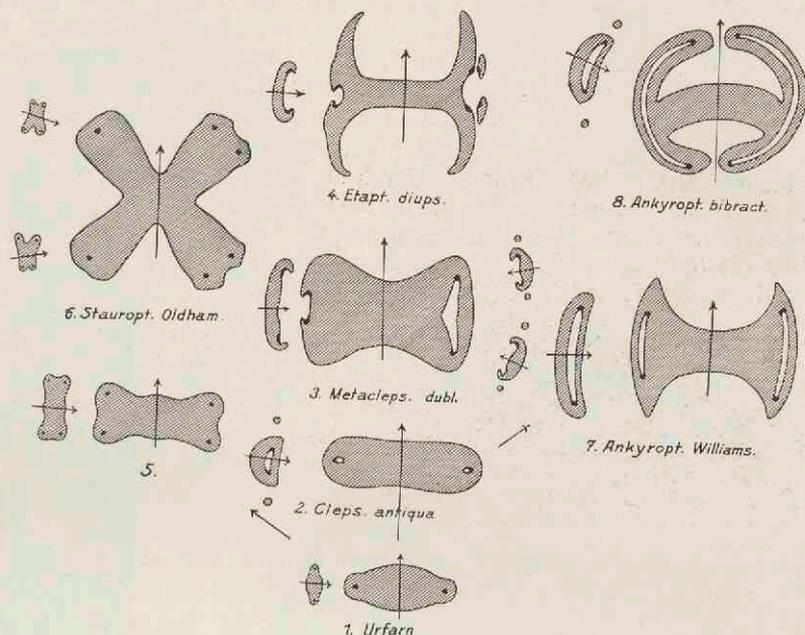


Abb. 125. Rhachis-Stelen einiger *Coenopteridales* in diagrammatischem Schema.
(Nach Kidston und Gwynne-Vaughan IV, 1910, S. 472 und Originale.)

Unten 1) und 2) Ausgangsformen:

- 1) hypothetischer (devonischer?) Urfarn.
 - 2) *Clepsydropsis antiqua* Ung. U.-Karbon. Markbildung in den beiden Strahlen und in der Fiederstelen links (ohne Verbindung mit Rinde!).
- Mittlere Reihe (3 u. 4): *Etapteridaceen*.
Das Mark tritt mit der Rinde in Verbindung.
- 3) *Metaclepsydropsis duplex* Will. U.-Karbon (ähnlich wie *Diplolabis Römeri*, vgl. Abb. 126 u. 127). Fiederstelen anfangs noch ungeteilt, Mark daher anfangs (rechts) noch vom Xylem umschlossen.
 - 4) *Etapteris diupsylon* Will. Ob.-Karbon. Fiederstelen an der Basis bereits geteilt, dann vorübergehend (entsprechend der Fiederspuren links) wieder vereinigt. Mark tritt daher sehr frühzeitig mit der Rinde in Verbindung.
- Linke Reihe (5 u. 6): *Stauropteridaceae*;
ohne Markbildung, Aktino-Plektostele.
- 5) Hypothetische Überleitungsform vom „Urfarn“ zu *Stauropteris*.
 - 6) *Stauropteris Oldhamia* Binney. Ob.-Karbon.
- Rechte Reihe (7 u. 8): *Ankyropteris*.
Mark ohne Verbindung mit der Rinde.
- 7) *A. Williamsoni* P. Bertr. Ob.-Karbon.
 - 8) *A. bibractensis* Ren. Rotliegendes. Kreuzarme weitausladend, schwach dorsiventral.

Fieder höherer Ordnung waren durchweg in einer einzigen Ebene verzweigt; ihre Seitenorgane standen also nur noch in zweizeiliger, flächiger, echter Fiederstellung.

Und doch war auch bei *Diplolabis* der Gesamteindruck eines solchen Blattes noch ziemlich buschig. Denn die Verzweigungsebene der Fieder 2. Ordnung

stand senkrecht auf der Verzweigungsebene der Fieder 1. Ordnung usw.; d. h. jedes Fieder höherer Ordnung verzweigte sich senkrecht zur Verzweigungsebene des sie tragenden Fieders niederer Ordnung.

Es gibt übrigens eine ganze Reihe solcher altertümlicher Formen, welche durch ihre nicht bzw. wenig flächenförmigen Telome und ihren mehr oder minder buschigen Phylloidstand zu den Psilophyten vermitteln. Da wäre die noch weitgehend Psilophyten-ähnliche Gattung *Milleria* (Lang 1926) aus dem M.-Devon zu nennen. Auch *Aneurophyton germanicum* Kräusel und Weyland, eine vielleicht hierher gehörige Pteropside aus dem M.-Devon, besitzt noch nach Kräusel und Weyland (z. B. 1929, S. 354) eine etwas unregelmäßige Verzweigung der Triebe nach allen Richtungen des Raums.

Diese letztgenannte Form weicht allerdings in ihrer inneren Anatomie, insbesondere durch die drei-strahlige Aktinostele und das Sekundärholz stark von den übrigen *Coenopteridales* ab, so daß sie sowohl an die *Sphenophyllales* wie an manche zu den Samenpflanzen gestellte Hölzer (S. 256) anklingt. Wir

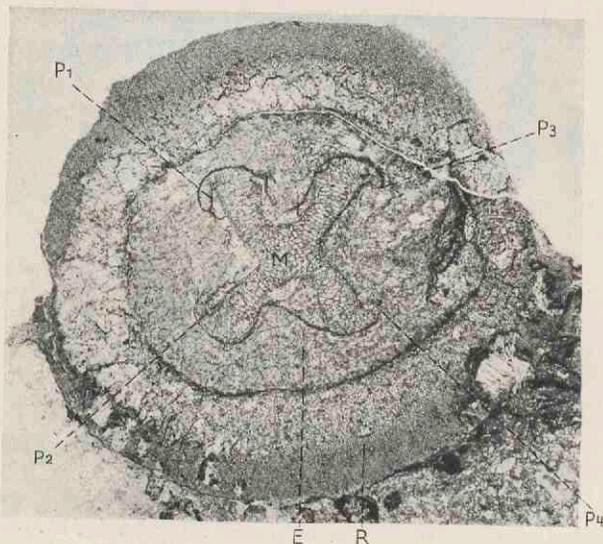


Abb. 126.

Abb. 126 und 127. *Diptolabis Roemeri* Bertr. (O.-Karbon.)

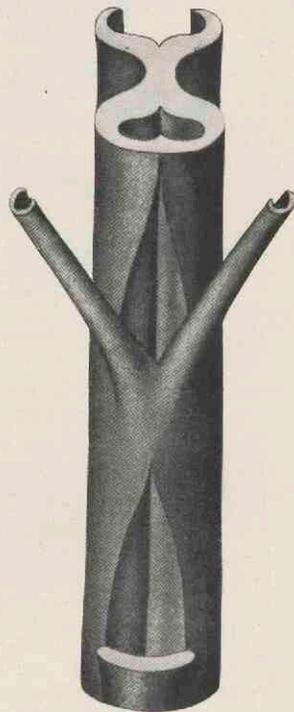


Abb. 127.

Abb. 126. Rhachis (quer), in der Mitte die vierstrahlige Stele.

P_1 — P_4 = die vier Protoxylemgruppen.

M = Metaxylem; E = Endodermis.

R = Rinde. Rechts ein zu den Seitenfiedern führender Fiederspurrang.

(Original, Schiffsamml. Tüb. Bot. Inst. Nr. 209.) Vergr. 5mal.

Abb. 127. Modell des Rhachis-Xylems. (Nach Posthumus, 1924, Fig. 8.)

nennen *Aneurophyton* zunächst einmal hier, da die Fortpflanzungsweise noch nicht recht geklärt ist.

Manche *Coenopteridales* leiten aber doch schon sehr stark zu den „typischen“ Farnwedeln über; z. B. bei *Etapteris Lacattei* Ren. aus dem Rotliegenden sind alle Fiederchen nahezu völlig in eine Ebene gedreht. Ja, die Fiederchen letzter Ordnung sind bereits flächig verbreitert. Es läßt sich allerdings schwer übersehen, wie weit solche völlig farnartig differenzierte Formen unter den *Coenopteridales* verbreitet waren.

2. Blatt- (= „Rhachis“-)Stele.

Sie bietet der phylogenetischen Betrachtung die schwierigsten Probleme. Es lassen sich nämlich bei den *Coenopteridales* mindestens 3 getrennte Differenzierungsreihen (s. Abb. 125) verfolgen, die von einer gemeinsamen Ausgangsform ausstrahlen. Dabei handelt es

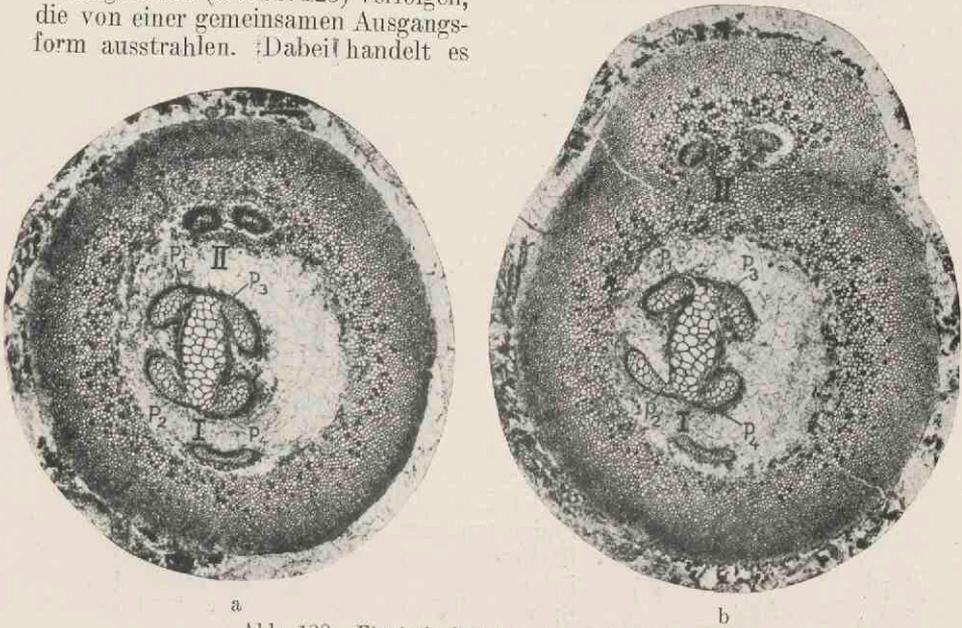


Abb. 128. *Eptaeris Scotti* Bertr. (O.-Karbon.)

Rhachis während der Bildung eines Fiederpaares 1. Ordn., quer.

a tieferer, b höherer Schnitt, oben*) löst sich das (äußerlich noch ungeteilte) Fiederpaar ab. P_1 — P_4 = die vier Protoxylemgruppen der vierstrahligen Aktinostele.

I = noch ungeteilter, II geteilter Fiederspursrang.

(Original. Schiffsammlung Berlin. Pflanzensyst. Inst. Nr. 557.) Vergr. 9mal.

*) „oben“ müßte, der üblichen Orientierung nach, eigentlich nach rechts gerichtet sein.

sich vor allem um folgende 3 elementare Wandlungsprozesse:

- a) Herausdifferenzierung der vierstrahligen Aktinostele, die Strahlen verstärken die Stele mechanisch.
- b) Markbildung („Medullation“).
- c) dorsiventrale Umbildung der Stele (Hand in Hand mit dem Dorsiventralwerden der Blätter (vgl. z. B. Abb. 129).

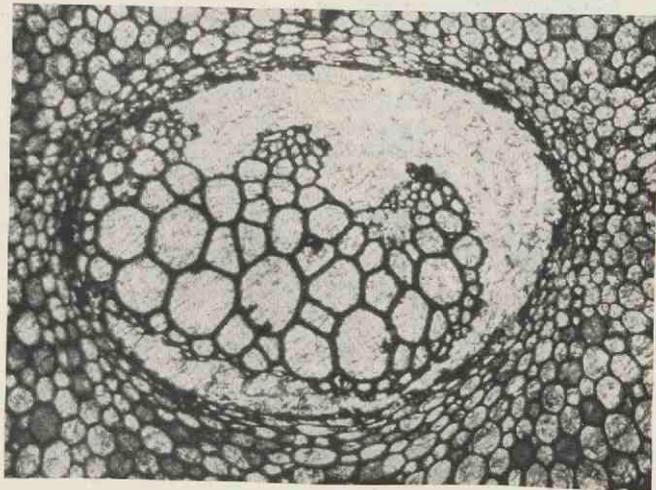


Abb. 129. *Botryopteris forensis* Ren. (O.-Karbon).
Dorsiventrale Rhachis mit 3 Protoxylemgruppen.
(Original. Schiffsammlung. Pflanzensystem. Inst. Berlin Nr. 64.)
Vergr. 52mal.

Das Bild, das wir uns heute von diesen 3 Vorgängen machen können, veranschaulichen wohl die Abb. 125—129 zur Genüge. Da wir die prinzipiell wichtigsten Umbildungsprozesse bei anderen Gruppen in ganz gleicher Weise noch verfolgen können (z. B. die Medullation bei den Osmundaceen, S. 211), mag ein Hinweis auf diese Abbildungen genügen.

3. Fortpflanzungsorgane.

Die Sporangien zeigen 2 Differenzierungserscheinungen:

1. Z. B. bei *Etapteris Lacatlei* (Abb. 122) sind die dickwandigen „Annulus“-Zellen auf Längsreihen reduziert. Wir haben also ein ähnliches Bild wie beim Annulus rezenter Farne, aber dieser „Annulus“ von *Etapteris* besteht noch aus mehreren Zellreihen (ähnlich wie bei Abb. 123).

2. Z. B. *Corynepteris* aus dem Ob.-Karbon besitzt Synangien wie manche heutigen Marattiaceen, d. h. die Sporangien sind seitlich miteinander verwachsen (Abb. 130).

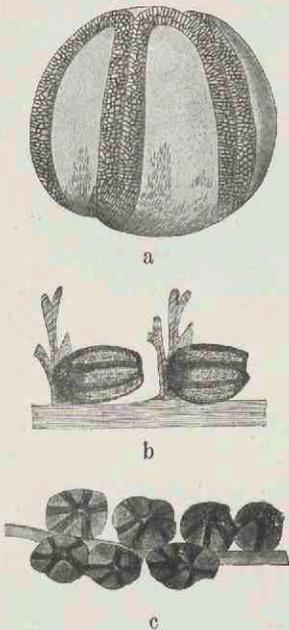


Abb. 130. *Corynepteris* Synangien. Bei b an Fiederchen des schon recht farnähnlichen Wedels sitzend. (Aus Lotsy, 1909, Fig. 393.)

Pteridophyllen.

Die nun folgenden Gruppen der Pteropsiden sind gemeinsam durch den Besitz echter Laubblätter charakterisiert. Vor allem finden wir hier „Pteridophyllen“, d. h. großflächige, unseren rezenten Farnen recht ähnliche Blätter, die sich vermutlich parallel in verschiedenen Pteropsidengruppen herausdifferenziert haben.

Solche Pteridophyllen waren wohl die ersten fossilen Pteropsidenreste, die man als Abdrücke aus dem Paläozoikum kennen lernte. Sie sind namentlich im Karbon äußerst häufige Fossilien und fehlen kaum in einer Versteinerungssammlung mit paläozoischen Pflanzenresten. Naturgemäß rechnete man sie zunächst alle zu den echten Farnen, so daß man direkt von einem Farnzeitalter sprach. Später schlug die Beurteilung allerdings ins Gegenteil um. Zeiller (1905) vertrat z. B. gelegentlich die Auffassung: „die Farne fehlten zwar im Paläozoikum nicht ganz, sie spielten aber eine ganz untergeordnete Rolle.“ (Ähnlich auch Kidston und Scott 1928.)

Beide extreme Auffassungen haben sich wohl im allgemeinen heute in einer mittleren Linie geeinigt. Woher kam aber diese wechselnde Beurteilung? Nun, nicht alles, was wie ein Farnblatt aussieht, gehört auch zu echten, d. h. isosporen Farnen. In der Vergangenheit haben auch samen tragende Pflanzen, insbesondere Pteridospermen, Cycadophyten und vielleicht auch Angiospermen neben den echten Farnen „Pteridophyllen“ getragen. Bei der meist isolierten Überlieferung der fossilen Reste konnte man anfangs ihre Zugehörigkeit nicht bestimmen. Auch heute ist bei der übergroßen Menge der Pteridophyllen aus dem Paläozoikum eine sichere Bestimmung, vor allem die Entscheidung der Frage: „Farn oder Pteridosperme?“ nicht möglich.

Wir betrachten daher hier die Pteridophyllen zunächst einmal im Zusammenhang. Auch dabei ergeben sich für die Organphylogenie wichtige Daten. Der

Ausgangstyp des Pteropsidenblattes, der Phylloidstand nach Art der Rhyniaceen bzw. *Coenopteridales* war offenbar für alle diese Pteridophyten gemeinsam, und auch die Weiterentwicklung ging in den verschiedenen Gruppen, z. B. den Farnen und Pteridospermen, weitgehend parallel.

Die allgemeinen Richtlinien dieser Phylogenie haben wir schon bei den *Coenopteridales* angebahnt gefunden (S. 193 ff.) und bei der allgemeinen Kormophytenmorphologie ausführlicher geschildert (S. 68); ich kann mich daher hier mit einer kurzen Zusammenfassung und einer Schilderung der Pteridophylleneigentümlichkeiten begnügen. Folgende drei Hauptpunkte finden wir bei der Entstehung der Pteridophyten oder der makrophyllen Pteropsidenblätter:

1. Verzweigung aller Achsen (Rhachis, Fieder usw.) in einer Ebene. Ausnahmen (abgesehen von vielen *Coenopteridales*) nur die *Ophioglossales*.

2. Flächigwerden der Phylloide und mehr oder weniger weitgehende seitliche Verwachsung.

3. Umwandlung der ursprünglichen gabeligen Phylloidvereinigung in fiedrigen bzw. noch komplizierteren Aufbau. Diese letzteren Umbildungsvorgänge beziehen sich sowohl auf den Gesamtwedelaufbau wie auf die Aderung der Blattfläche.

a) Gesamtwedelaufbau (Verzweigung der Rhachis).

Der Gesamtwedelaufbau wechselt: einmal in der Zahl der Verzweigungsstellen und dann in der Verzweigungsart: im Übergang von der gabeligen zur fiedrigen Verzweigung. Für den Wechsel in der Zahl der Verzweigungsstellen läßt sich kaum eine bestimmte Umwandlungstendenz angeben. Man kann bei einem Wedel sehr leicht beobachten, daß oft ein einziges Fieder letzter Ordnung, ein Phylloid, einem ganzen, reichverzweigten Fiedersystem homolog ist und umgekehrt. Im einen Fall hat also der Vegetationspunkt nur ein einziges Phylloid ausgebildet, im anderen Fall hat der entsprechende Vegetationspunkt seine Tätigkeit erst eingestellt, nachdem er sich reicher verzweigt hat. Dieser Wechsel in der Verzweigungskraft der Vegetationspunkte macht sich bei nah verwandten Arten, bei Individuen derselben Art, ja bei Wedeln derselben Pflanze bemerkbar. Meist sind die zuerst ausgebildeten Blätter viel schwächer verzweigt als die späteren. Es ist offensichtlich, daß die Verzweigungskraft der Blattvegetationspunkte sowohl in der Ontogenie wie in der Phylogenie bald verstärkt und bald geschwächt werden konnte. Wir sprechen dann entweder von „Spaltung“ oder von völliger „Verwachsung“ (vgl. Abb. 23 und S. 371).

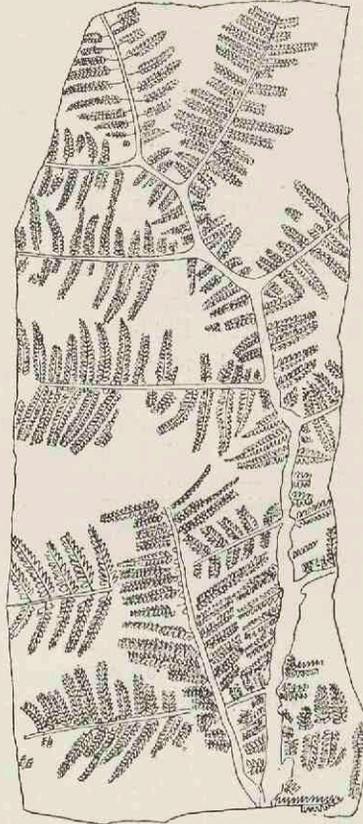


Abb. 131. *Callipteridium Pteridium*.
(Ob. prod. Karbon),
mit beginnender Übergipfelung in den
Hauptachsen und vollendeter Übergipfelung
in den Nebenachsen.
(Aus Potonié, 1912, Fig. 80.)

Für den Wechsel in der Verzweigungsart nur einige konkrete Beispiele: Im Paläozoikum finden sich noch viele Pteridophyten mit echt gegabelter Rhachis. Ein berühmtes Beispiel ist die Pteridosperme *Lyginodendron Oldhamium* (Abb. 167) aus dem Ob.-Karbon (vgl. auch Abb. 163). Bei anderen paläozoischen Pteridophyten, z. B. bei *Callipteridium Pteridium* Schlotheim (Abb. 131) aus dem Karbon von Commeny, wohl ebenfalls einem Pteridospermenblatt, ist dieser Übergang vom gabeligen Bau zum fiedrigen sehr wohl zu beobachten. Die Verzweigung der Hauptachsen ist im Grunde noch rein gabelig. Aber eine der beiden Gabelachsen überwiegt dadurch, daß sie allein die weitere Verzweigung übernimmt. Heute herrscht bei den Blättern ausgewachsener Pteropsiden fast immer die fiedrige Achsenverzweigung.

b) Aderung der Blattfläche.

Es lassen sich hier vier verschiedene Stufen verfolgen:

α) Bei den ob.-devonischen und u.-karbonischen Pteridophyten überwiegt durchaus die **Gabeladerung**, wie z. B. bei den ob.-devonischen Archäopteriden (Abb. 132 a). Wenn diese Gabelungen sehr häufig und dicht aufeinander folgen, spricht man von Fächer- bzw. Paralleladerung.

β) vom mittleren Karbon bis zum Rotliegenden dominiert die **Fiederaderung** (Abb. 132 b—h).

γ) Vom oberen Karbon ab (in der Hauptsache jedoch erst im Mesozoikum, insbesondere Keuper) anastomosieren die Adern miteinander, es entwickelt sich die „**Maschenaderung**“ (Abb. 133), welche ja z. B. für die heutigen Angiospermen, aber auch für manche Farne und andere Pteropsiden durchaus charakteristisch ist. Goebel (1922) hat bei rezenten Farnen die Entstehung solcher Anastomosen verfolgt und gefunden, daß 2 Adern, die sich berühren, zunächst unabhängig wie beim Fieder- oder Gabeltyp angelegt werden. Dann aber stellt das Meristem des Füllgewebes an der künftigen Berührungsstelle zwischen den Adern sein Wachstum ein, so daß die Adern in unmittelbarem Zusammenhang bleiben. Auch hier wiederholt also die Ontogenie die Phylogenie; denn es ist durchaus anzunehmen, daß die Maschenaderung aus der Fiederung durch eine entsprechende Wachstumsdifferenzierung im Füllgewebe entstanden ist (vgl. z. B. Potonié 1912, S. 114 ff.).

δ) Im Laufe der Phylogenie ist diese Maschenaderung selbst wieder **komplizierter** geworden. Seit dem Keuper, vor allem seit dem Rhät, tritt neben der einfachen Maschenaderung auch eine doppelte oder vielfache auf, wie wir sie regelmäßig bei den Angiospermen beobachten können.

Neben den abgeleiteteren Typen blieben allerdings auch ursprünglichere Formen, namentlich in der Gruppe der echten Farne und der Pteridospermen, erhalten. Die gabelige und fiedrige Aderung bezeichnet man hier auch als offene. Goebel (1922) betont, daß sie gerade bei den auch sonst primitiv organisierten Farnfamilien besonders stark vertreten ist.

Die wichtigsten „Pteridophyten“-Gattungen (besser als Formtypen der Blätter zu bezeichnen), auf die wir an verschiedenen Stellen im Laufe der Einzelbesprechungen zurückkommen, seien hier im Zusammenhang aufgeführt¹⁾:

a) *Archaeopteris* (Abb. 132 a): Fiederchen klein, Fächeraderung, Enden der Telome meist noch nicht völlig verwachsen, Fiederblättchen daher am Rande zerschlitzt. Vermutlich echte Farne, O.-Devon (vgl. unten S. 200).

¹⁾ Die systematischen Schwierigkeiten bringen es mit sich, daß fast jeder Autor die Gattungen anders abgrenzt. Die obige Zusammenstellung soll darum nur ein Anhaltspunkt für das Verständnis der im Text weiterhin genannten Formen sein.

b) *Sphenopteris* Brongn. (Abb. 132 b): Fiederchen klein; am Grunde keilförmig oder eingeschnürt. Fiederaderung. Besonders zierliche, oft reich gegliederte und großflächige Blätter. Wohl vorzugsweise Pteridospermen. Hauptverbreitung unt. und mittl. Ob.-Karbon, aber ähnliche Blattgestaltung bei Farnen durchs ganze Mesozoikum bis heute.

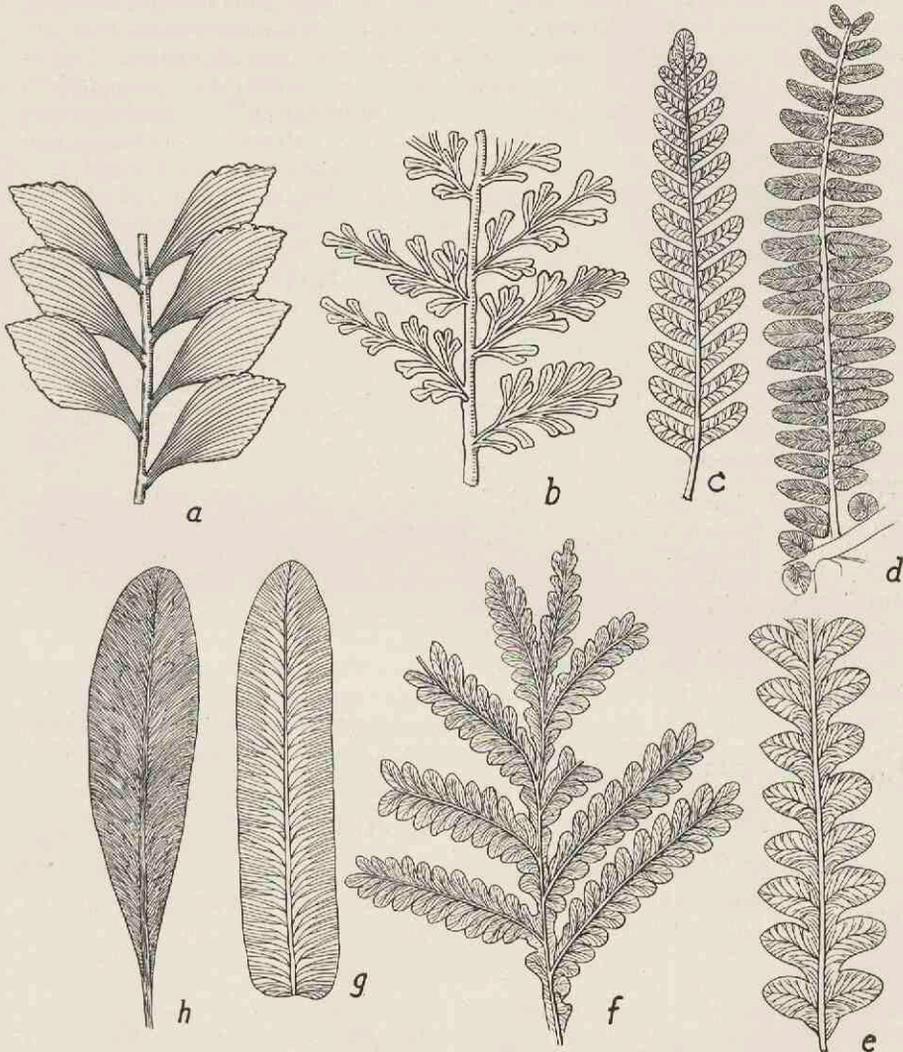


Abb. 132. Die wichtigsten Typen der paläozoischen Pteridophyten.

- a) *Archaeopteris*. Beispiel: *Archaeopteris hibernica* (Forb.). (Ob.-Devon.)
 b) *Sphenopteris*. Beispiel: *Sph. elegans*, auch *Diplotmema (Sph.) adiantoides* Schloth. Fieder ca. 2. und 3. Ordnung. (O.-Karbon.) (Nach Gothan, 1921, Fig. 17 b und Original).
 c) *Pecopteris*. Beispiel: *Asterotheca (Pecopteris) Miltoni* (Artis) sp. Fieder 2. Ordnung. (Ob.-Karbon.)
 d) *Neuropteris*. Beispiel: *Neur. Schützei* Pot. (Ob.-Karbon.) (Nach Potonié, 1912, Fig. 84.)
 e) *Alethopteris*. Beispiel: *Al. Serli* Brongn. (O.-Karbon-Perm.) (Original, Geol. Inst. Tübingen.)
 f) *Callipteris*. Beispiel: *Callipt. conferta* Brongn. (Perm.) (Original, Geol. Inst. Tübingen.)
 g) *Taeniopteris*. Beispiel: *Taeniopt. jejunata* Gr. Eury. (Perm.) (Gothan, 1921, Fig. 60.)
 h) *Glossopteris*. Beispiel: *Glossopt. Browniana* Brongn. (Permokarbon der Gondwanaländer.) (Gothan, 1921, Fig. 96.)

c) *Pecopteris* Brongn. (Abb. 132 c): Fiederchen mit breiter Basis ansitzend, Seitenränder ungefähr parallel, Fiederaderung ohne Nebenadern. Wohl vorwiegend Farne (die paläozoischen meist zu den *Marattiales* gehörig). Vorkommen: Ob.-Karbon (vorwiegend ob.) bis Rotliegendes, ähnliche Blattgestaltung bis heute (z. B. *Dryopteris filix mas*) vertreten.

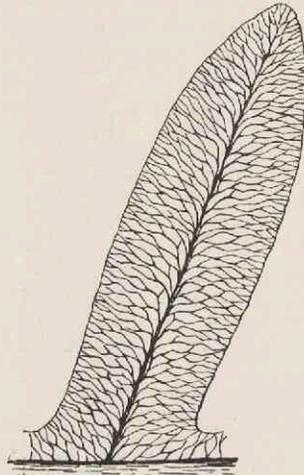


Abb. 133. *Lonchopteris silesiaca*.
Ob.-Karbon. Fiederblättchen
mit Maschenaderung.
Vergr. 4mal.

(Aus Gothan, 1912, Fig. 3.)

d) *Neuropteris* Brongn. (Abb. 132 d): Fiederchen im Gegensatz zu *Pecopteris* mit schmaler Basis ansitzend (daher häufig isoliert zu finden). Fiederaderung (seltener Maschenaderung — „*Linopteris*“). Große Wedel, vorzugsweise zu den Pteridospermen (Medullosen) gehörig. Vorkommen: mittleres und oberes Oberkarbon (seltener im Rotliegendes).

e) *Alethopteris* Sternberg (Abb. 132 e): wie *Pecopteris*, aber Fiederchen mit Nebenadern aus der Rhachis und am Grunde zusammenlaufend. Wohl vorwiegend Pteridospermen (Medullosen). Vorkommen: Ob.-Karbon (vorzugsweise mittleres Ob.-Karbon).

f) *Callipteris* Brongn. (Abb. 132 f): ähnlich wie *Alethopteris*, aber „Zwischenfiedern“. Wohl vorwiegend Pteridospermen. Beispiel: *Callipteris conferta* Brongn. Vorkommen: Rotliegendes, Nachzügler im Zechstein.

g) *Taeniopteris* Brongn. (Abb. 132 g): zungenförmige ungeteilte oder höchstens einmal verzweigte Wedel. Fiederaderung. Vorkommen: oberstes Oberkarbon-Rotliegendes. Außerdem im Mesozoikum ähnliche Blätter, die sicher zu den Cycadophyten gehören.

h) *Glossopteris* Brongn. (Abb. 132 h): zungenförmige große, oft gestielte, ungeteilte Wedel. Maschenaderung mit Mittelnerv (Parallelform ohne Mitteladerung: *Gangamopteris* Mc Coy. Mit Fiederaderung: *Linguifolium* Arber). Wohl sicher Samenpflanzen. Vorkommen: im Bereich der „Gondwanaländer“ (vgl. S. 353) Permokarbon bis Rhät-Lias.

3. Ordn.: Archaeopteridales.

Wichtigste Gattung: *Archaeopteris*.

Ihre Hauptcharakteristika, die gabelige bzw. fächerförmige Fiederaderung (Abb. 132 a) haben wir bereits oben erwähnt. So mag denn nur noch einiges

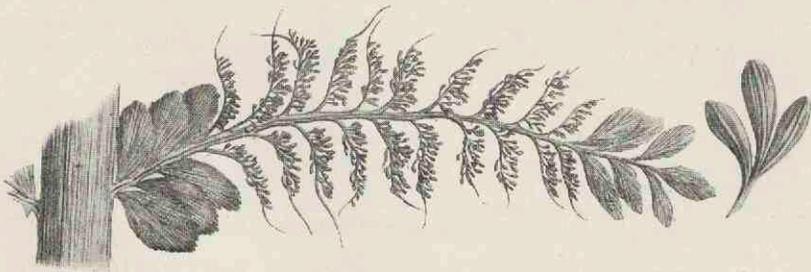


Abb. 134. *Archaeopteris hibernica* (Forb.). (Ob.-Devon.) Fieder erster Ordnung.
In den mittleren Abschnitten fertil; ca. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.
Rechts eine Sporangiengruppe, vergrößert.

(Aus Schimper, 1869/1874, Taf. XXXVI, Fig. 34.)

über die Fortpflanzung nachgetragen sein. Es handelt sich nach der heute herrschenden Ansicht (vgl. z. B. Hirmer, 1927, S. 661) um echte isospore Farne. Als ein primitives Merkmal erwähnen wir ferner die oft noch unverkennbar homologe Stellung der Phylloide und der ziemlich großen derben Sporangien (Abb. 134). Ein eigentlicher Annulus ist bei letzteren noch nicht ausgebildet. Die *Archaeopteridales* vermitteln also unverkennbar zur nächsten Klasse, den *Filicinae eusporangiatae*, zu denen man sie ebensogut stellen kann.

Die *Archaeopteridales* sind durch ihre zeitliche Abgrenzung (Ob.-Devon — U.-Karbon) gut charakterisiert. So sind sie direkt Leitfossilien für das Ob.-Devon und kennzeichnen hier (im Gegensatz zu den Psilophyten) eine 2. jüngere devonische Flora.

2. Kl.: *Filicinae eusporangiatae*.

Als eusporangiate Farne (im engeren Sinne, d. h. ohne *Primofilices*) werden die heute noch vertretenen *Ophioglossales* und *Marattiales* zusammengefaßt. **Sporangien:** Die Bezeichnung „eusporangiat“ weist auf einen Gegensatz im Sporangienbau zu den „leptosporangiaten“ Farnen hin. Die eusporangiaten Sporangien sind nämlich „wohl“ ausgebildet, d. h. auch im reifen Zustand derbwandig, sie besitzen eine aus mehreren Lagen bestehende Wandung. Ferner ist eine ontogenetische Eigentümlichkeit der eusporangiaten Sporangien für uns besonders interessant. Die ontogenetische Entwicklung der Sporangien ähnelt nämlich noch in manchem sehr stark derjenigen der Sprosse und der Wurzeln (angenähert auch derjenigen der Blätter). Vor allem fehlt diesen Organen in übereinstimmender Weise die große Scheitelzelle der leptosporangiaten Farne. Wir finden bei den eusporangiaten Farnen fast immer mehrere Initialzellen. (Vgl. hierzu u. a. Goebel 1918, S. 915 ff. und S. 1028).

Dies Merkmal ist aus zwei Gründen phylogenetisch bedeutungsvoll.

1. stimmt ein solches primitives Merkmal, daß der Vegetationspunkt genau wie bei den Psilophyten aus mehreren Zellen besteht, gut mit dem frühzeitigen Auftreten der eusporangiaten Farne und gut mit dem Vorhandensein einiger weiterer primitiver Merkmale innerhalb dieser Farngruppe überein.

2. ist die ähnliche Ontogenie von Achsenorganen, Sporangien und Blättern ein erneuter Hinweis auf die gemeinsame Herkunft dieser Organe von undifferenzierten und unmittelbar homologen Teilen wie bei den Psilophyten und *Coenopteridales*.

Allerdings zeigen die *Ophioglossales* und *Marattiales* auch recht viele unterschiedliche Merkmale, so daß wir sie weiterhin getrennt besprechen.

4. Ordn.: Ophioglossales.

Von dieser Farnordnung kennen wir leider nur rezente Vertreter [drei Gattungen = *Botrychium* (Sw.), *Ophioglossum* (L.) und *Helminthostachys* (Kaulf.)], die meist in eine Familie: *Ophioglossaceae* zusammengefaßt werden. Abgesehen von der soeben erwähnten eusporangiaten Sporangiengestaltung zeigen die *Ophioglossales* noch manche weitere primitive Züge (vgl. Bower 1926, S. 42), z. B. in der höchst eigentümlichen Wedelverzweigung in zwei, aufeinander senkrecht stehenden, Ebenen (Abb. 135, 1).

a) Sporophyt, unterirdische Organe.

Alle Formen sind perennierend. Die überdauernde Sproßachse ist aber unterirdisch, d. h. die *Ophioglossales* überdauern die ungünstige Jahreszeit in zwei verschiedenen Gestalten: *Helminthostachys* hat ein unterirdisches

kriechendes Rhizom: *Botrychium* (Abb. 135) und *Ophioglossum* dagegen haben kurze unterirdische Stämmchen, von denen sowohl die Blätter wie die normal gestalteten einfachen oder selten gegabelten Wurzeln ausgehen. Letztere brechen aus dem Stämmchen meist unterhalb je eines Blattes hervor. Wurzelhaare fehlen, dagegen ist Mykorrhiza, d. h. ein symbiotisches Zusammenleben mit Pilzen, bei allen *Ophioglossales* vorhanden. Besonders stark ist diese Symbiose bei *Ophioglossum simplex* Ridley ausgebildet. Dieser Farn ist offenbar in seiner Ernährung fast ganz vom Pilz abhängig ge-

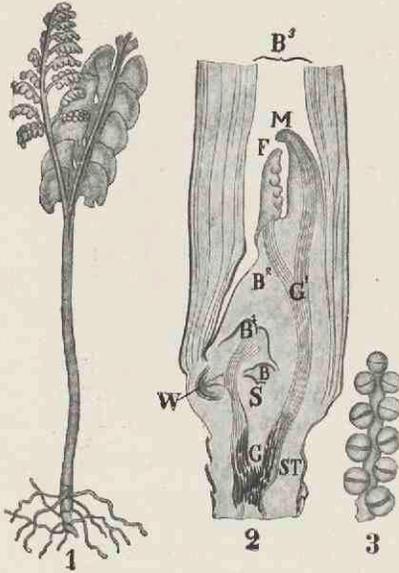


Abb. 135.

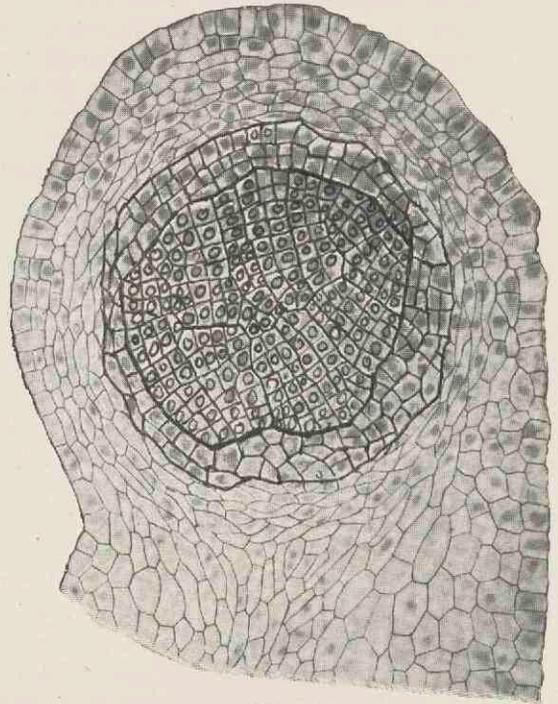


Abb. 136.

Abb. 135 und 136. *Botrychium Lamarina* Sw. (Rezent.)

- Abb. 135. 1) Habitus einer ganzen Pflanze, nach links der senkrecht zur Fläche des Laubteils abzweigende Sporangienteil. ca. $\frac{3}{4}$ nat. Gr.
 2) Längsschnitt des Wurzelstocks mit Vegetationspunkt, *W* junge Wurzel, *B₃*, *B₂*, *B₁*, *B* = das jetzt entfaltete Blatt und die 3 nächsten Blattanlagen; die älteste Blattanlage ist schon in den sterilen Blatteil (*M*) und den fertilen Blatteil (*F*) ausdifferenziert. Vergr. ca. 12mal.
G und *G¹* = Leitbündel; *St* = Stamm.
 3) Fieder des Sporangienteils eines Sporophylls von *B. virginianum* Schrad. Vergr. ca. 3mal.

Abb. 136. Junges Sporangium, längs; im Zentrum der sporogene Zellkomplex („Archespor“), umgeben von Tapetenzellen und der mehrschichtigen Wand. (Aus Goebel, 1918, Fig. 1180. Vergr. ca. 60mal.)

worden, da er als oberirdische Organe in der Regel keine assimilierenden Blätter, sondern nur noch Sporangienähren bildet.

Stelenbau der Sproßachse.

Botrychium mag uns als Beispiel dienen. Hier finden wir an der jungen Keimpflanze noch eine typische Protostele. Dann tritt im Inneren Mark auf, oberhalb der Blätter kommuniziert dies Mark durch eine breite Blattlücke mit der Rinde bzw. dem Assimilationsparenchym des Blattes (Abb. 137 C). Wir haben damit dann eine typische „Solenostele“, wie diese Abwandlungs-

form der Siphonostele (vgl. Abb. 137 und 35) vielfach genannt wird. In etwas größerer Höhe wird die Solenostele meist „amphiphloisch“, d. h. es bildet sich auch im Inneren Siebteil und eine Endodermis aus. *Botrychium* entwickelt auch — abweichend von allen anderen rezenten Farnen — späterhin beträchtliches Sekundärholz. Ob es sich hierbei um ursprüngliche oder abgeleitete Verhältnisse handelt, ist schwer zu sagen.

b) Sporophyt, oberirdische Organe.

Wählen wir als Ausgangspunkt unser einheimisches *Botrychium Lunaria* Sw.! Dieser Farn bildet jährlich in der Regel nur einen Wedel, der aus 2 Teilen, einem assimilierenden Laubblattteil und einem fertilen Sporangienteil besteht (Abb. 135). Jeder Teil ist für sich genommen ähnlich gestaltet wie bei anderen rezenten Farnen. Wir haben eine Rhachis, von der (in einer Ebene verzweigt)

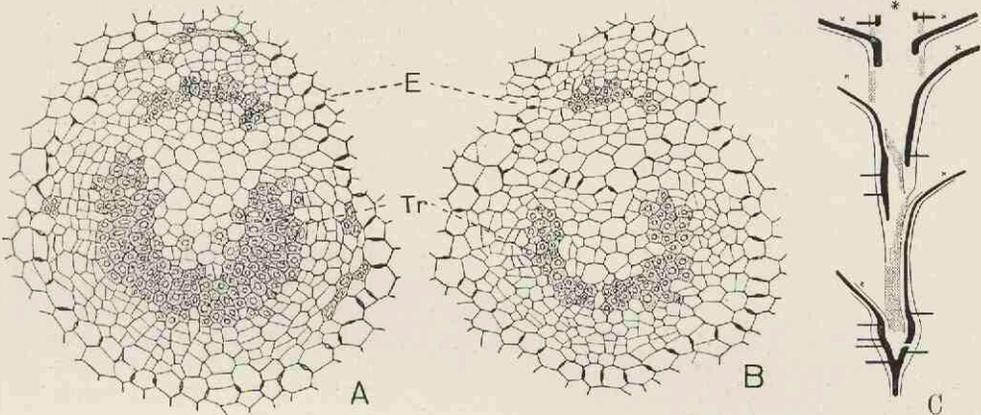


Abb. 137. *Botrychium Lunaria*. Stelärbau.

A und B Zwei Querschnitte durch den jungen Stamm. Siphonostele mit abgehendem Blattspurstrang. Vergr. 110mal. *E* = Endodermis; *Tr* = Tracheiden des Xylems.

C Schematischer Längsschnitt durch den Stamm; nur Xylem (schwarz) und Endodermis (als dünner Strich) gezeichnet. Die punktierten Partien deuten das Aufsichtsbild der Endodermis im halbiert gedachten Stämmchen an.

Man sieht in C, daß die Stele an der Stammbasis als geschlossene Protostele beginnt und erst allmählich in die in A und B wiedergegebene Siphonostele mit großen Blattlücken übergeht.

(Aus Bower, 1926, Fig. 349 und 350.)

Fiedern abgehen. Beim Laubblattteil entstehen die Telome, d. h. die Endverzweigungen letzter Ordnung, meist noch durch Gabelteilung; sie sind mehr oder minder (vgl. Abb. 135 und 138) miteinander verwachsen¹).

Ähnlich gestaltet ist der Sporangienteil; die Sporangien sind noch als fertile, kurz gestielte Telome leicht kenntlich. Ihre Homologie mit den Laubblatt-Telomen wird durch anomale Mischbildungen (Abb. 138; vgl. auch Goebel 1918, S. 112) gut veranschaulicht. Die Sporangienwandung ist noch mehrschichtig (Abb. 136); in den Stiel eines jeden Sporangiums tritt eine Stele. Auch die Öffnung durch einen terminalen Längsspalt (vgl. Goebel 1918, S. 1171f.) entspricht noch weitgehend dem *Psilophyten-Coenopteridales*-Typ.

Höchst eigentümlich den Ophioglossaceen ist die Verbindung des Sporangien- und Laubblattteiles; die ihren Achsen gemeinsame Verzwergungsebene steht nämlich **senkrecht** zur Verzweigungsebene der beiden

1) *Botrychium Lunaria* hat im allgemeinen relativ stark verwachsene Telome. Bei anderen Arten, z. B. bei *B. virginianum*, sind die Telome schwächer verwachsen und die Blätter überhaupt reicher unterteilt.

einzelnen Teile. Am einfachsten scheint mir die Deutung, daß hier ein Überbleibsel des Verzweigungstyps bei den Rhyniaceen und *Coenopteridales* vorliegt, bei dem ja die Verzweigungen ganz allgemein nicht in einer Ebene erfolgten. Jedenfalls scheint mir eine solche Annahme wahrscheinlicher als die meist gemachte, der fertile Teil sei aus zwei median verwachsenen Fiedern des sterilen Teiles entstanden.

Entsprechend dieser nicht völlig dorsiventralen Wedelverzweigung zeigt auch die Anatomie der Wedelachse einigermaßen radiäre Symmetrie; sie ähnelt daher der Anatomie des Sprosses, namentlich im Stelenbau (vgl. oben Abb. 137). Kurz, das Blatt der *Ophioglossales* fügt sich noch nicht ganz dem „Typus des Blattes“ ein, es zeigt sowohl in der Verzweigung wie im Stelenbau Merkmale, die sonst im allgemeinen den Sproßachsen zukommen; kein Wunder drum, daß immer wieder einmal die Auffassung auftauchte, dies „Blatt“ sei „eigentlich“, ähnlich wie das *Coenopteridales*-Blatt, ein „Sproß“.

Eigentümlich und abweichend von den übrigen Farnen sind auch die Spaltöffnungen gebaut (Copeland 1902 und Zimmermann 1926); sie

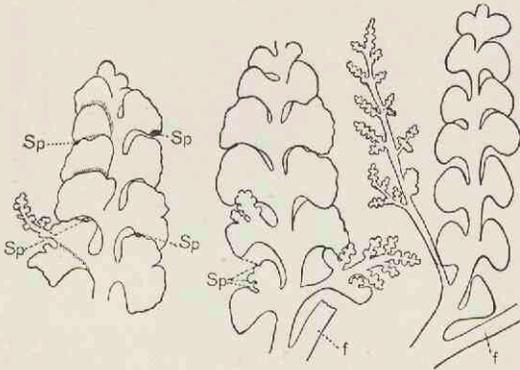


Abb. 138. *Botrychium Lunaria*. Anomale Sporangienbildung am sterilen Wedelteil.

[Sp = isolierte Sporangien.

f = der Stiel des fertilen Abschnittes.

(Nach Bower, 1926, Fig. 338, aus Goebel.)

ähneln den Spaltöffnungen vom *Psilotum-Gymnospermen*-Typ. Man wird das natürlich nicht als einen Hinweis der Abstammung von diesen beiden sonst so abweichend gebauten Pflanzengruppen auffassen dürfen; ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß es sich hier um ein sehr altes, gemeinsames Merkmal der drei Gruppen handelt.

Die Blätter werden an der Basis von einer häutigen Scheide eingehüllt, vielleicht einer homologen Bildung zu den „Aphlebien“ bei den *Coenopteridales*.

Abweichungen der übrigen Ophioglossales.

Ophioglossum ist sowohl im Laubblatt- wie im Sporangienteil durch eine außerordentlich starke Verwachsung der Telome ausgezeichnet. Das Laubblatt ist meist zungenförmig und ungeteilt, daher der Name: Natterzunge. Auch die Aderung ist komplizierter: Netzaderung. In Übereinstimmung mit der stärkeren Verwachsung der Phylloide ist auch im Sporangienteil des Wedels bei *Ophioglossum* jederseits die ganze Reihe der Sporangien seitwärts zu einem „Synangium“ verwachsen.

Helminthostachys dagegen zeigt andererseits die Komplikation, daß die Endverzweigungen der Sporangien nicht in einer Ebene, sondern büschelig nach allen Seiten erfolgen; vielleicht ist das auch hier ein Überbleibsel aus der alten Zeit, wo diese Telome sich in beliebigen Ebenen verzweigen konnten (vgl. hierzu auch Goebel 1918, S. 1117).

e) Gametophyt und Embryonalentwicklung.

Der Gametophyt ist ein unterirdisches, knollenförmiges Gebilde, das mit Hilfe seiner Mykorrhiza saprophytisch lebt. Eigentümlich ist die eingesenkte Lage der Archegonien und Antheridien, die hiermit wohl einen ursprünglichen

Zustand repräsentieren. Die Archegonien sitzen vorzugsweise auf der Prothalliumoberseite.

Durch diese unterirdische Lebensweise ist die Möglichkeit der Spermatozoenbefruchtung ziemlich gut gesichert, da unter der Erde flüssiges Wasser relativ lange an der Prothalliumoberfläche festgehalten werden kann. Die „exoskopische“ Orientierung des jungen Sporophytenembryos wurde oben (S. 96) schon erwähnt.

5. Ordn.: Marattiales.

Zur allgemeinen Orientierung sei wieder ein Überblick über die wichtigsten Gattungen vorangeschickt:

- A. Fossil: a) strukturbietende Stämme *Psaronius* (Cotta)
 b) sonstige Stammreste, mit zweizeiliger
 Blattstellung *Megaphyton* (Artis)
 sonstige Stammreste, mit mehrzeiliger
 oder spiralförmiger Blattstellung *Caulopteris* (Lindl. u. Hutt.)
 c) Blätter, paläozoische Formen *Pecopteris* (Brongn.)
 je nach Sporangien- und Fiederver-
 wachung, Untergattungen
 Asterotheca (Presl.)
 Acithea (Schimper)
 Ptychocarpus (Weiß)
 Danaeites (Goepfert)
 mesozoische Formen *Marattiopsis* (Schimper)
 Danaeopsis (Heer)
- B. Rezent: Sporangien annähernd frei *Angiopteris* (Hofm.)
 Archangiopteris (Christ u.
 Giesenhagen)
 Macroglossum (Campbell)
 echte Synangien *Marattia* (Swartz)
 ? ~~seudo~~ *Protomarattia* (Hayata)
 Danaea (Smith)
 Kaulfussia (Blume)

Wenigstens die rezenten Formen werden meist in eine einzige Familie: *Marattiaceae* zusammengefaßt.

Hier haben wir eine Farngruppe, die sowohl fossil wie rezent bekannt ist. Allerdings können wir auch die *Marattiales* zu den fast ausgestorbenen Pflanzengruppen rechnen. Insbesondere fehlen heute die, für das Paläozoikum (namentlich Rotliegendes) so charakteristischen, baumartigen Vertreter, die „Psaronien“. Ferner sind die *Marattiales*, wie manche Überreste aus alter Zeit, in ihrer Verbreitung ziemlich beschränkt. Sie sind am formenreichsten im malayischen Gebiete, das auch sonst manche „Relikte“ birgt. Die heutige Gattungs- und Artenzahl (7 Gattungen und ca. 120 Arten) ist alles in allem wesentlich geringer als bei den leptosporangiaten Farnen. Das zeitliche Vorkommen veranschaulicht im übrigen Abb. 113.

a) Sproßachse.

Äußerlich besehen gibt es zwei Typen: aufrechte Stämme, z. B. bei den oben erwähnten Psaronien (Abb. 139) und (stark verkürzt) bei *Angiopteris*, ferner kriechende Rhizome, z. B. bei ~~seudo~~ *Protomarattia* (Hayata) und *Kaulfussia* (Blume). Auch im letzteren Falle ist die Sproßachse bei der jungen Pflanze aufrecht und neigt sich erst allmählich horizontal.

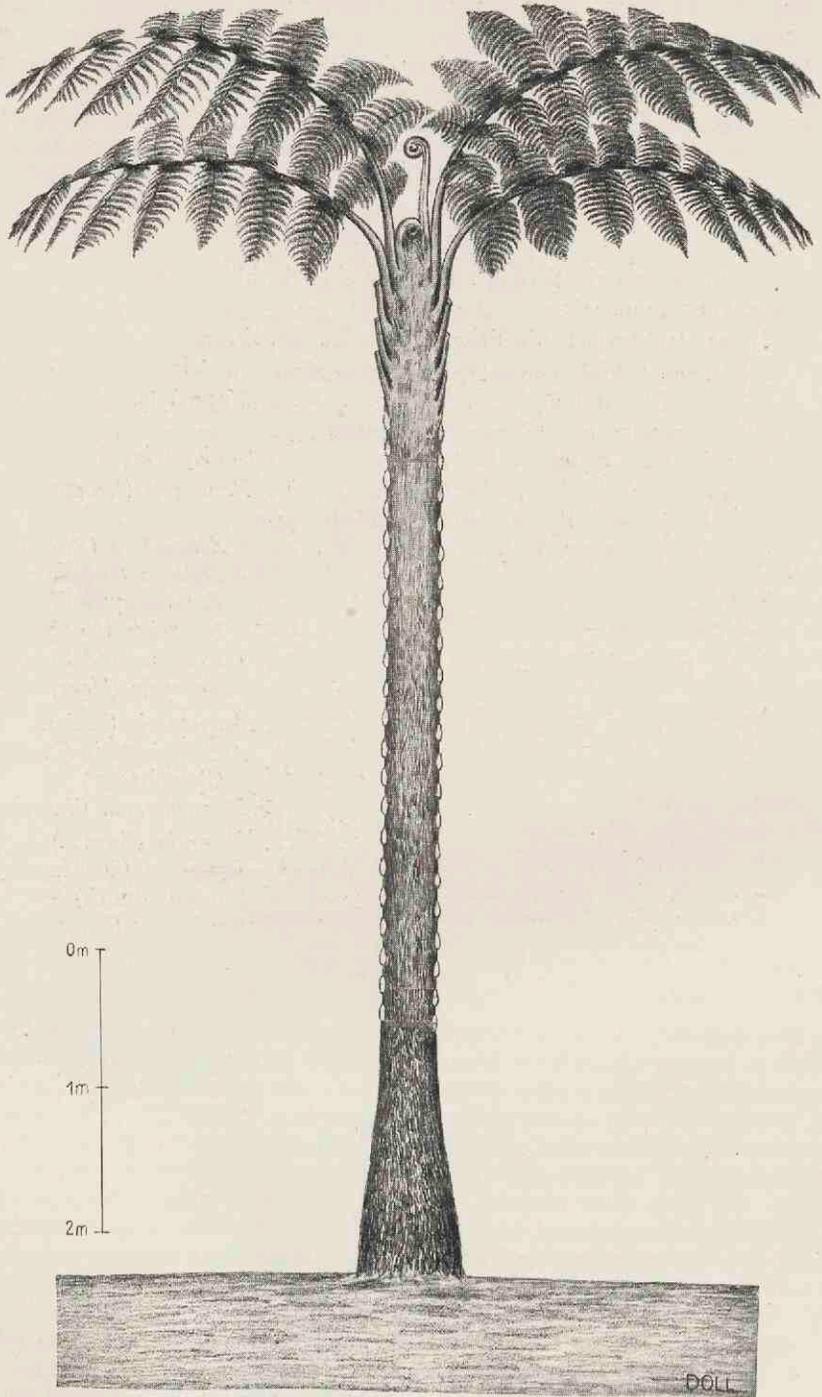


Abb. 139. Baumfarn (*Megaphyton Artis*) zu den *Psaronii distichi* gehörig.
(Mittl. Rotliegendes.)
(Rekonstruktion aus Hirmer, 1927, Fig. 670.)

Die Sproßachsen, d. h. die Stämme, zeigen in ihrer Anatomie während der Ontogenie einen sehr großen Wechsel. In der Jugend finden wir noch durchweg Protostelen wie bei den Rhyniaceen. Im Zusammenhang mit großen Blattlücken bilden sich aber später, wenn einige Blätter an diesem Stamme ausgebildet sind, amphiphloische Siphonostelen in der für Farne üblichen Weise (vgl. z. B. Abb. 137C). Auf diesem Stadium bleibt die Stele bei manchen rezenten (namentlich kleinen) Formen. Bei den fossilen Bäumen, den *Psaronien* dagegen, und auch bei großen rezenten Formen, wie bei *Angiopteris*,

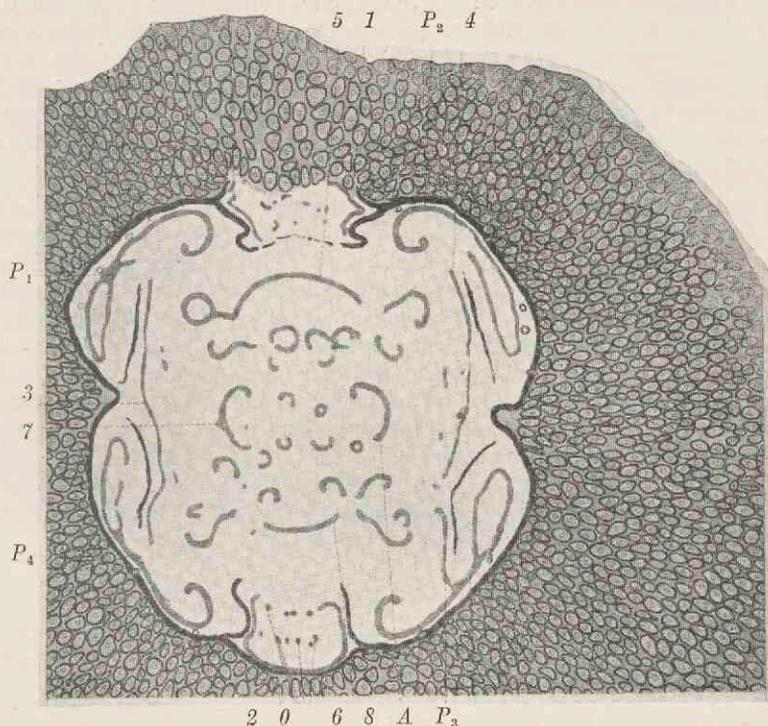


Abb. 140. *Psaronius brasiliensis* Brongn.
Stamm (quer).

Der eigentliche „tetrastiche“ Stamm vollständig, außen ein Teil des Wurzelmantels.

- 1, 2 (oben und unten): sich loslösende Blattspurstränge (man beachte, daß die beiden Blattspurstränge sich nicht in gleicher Entwicklungsphase befinden, 1 hat sich schon etwas stärker abgelöst, der Sklerenchymring schließt sich einwärts bereits wieder).
3, 4; 5, 6 und 7, 8 die nächst jüngeren, alternierend gestellten Blattspurstränge.
P₁, P₂, P₃, P₄ stammeigene Leitbündel, die weiter einwärts (z. B. durch A) mit den Blattspursträngen anastomosieren.

³/₅ natürl. Größe. (Aus Hirmer, Fig. 672. Nach Zeiller, 1890.)

löst sich die Stele schließlich völlig in eine sehr komplizierte Polystele auf (Abb. 140) mit vielen, in mehreren Kreisen angeordneten Leitbündeln. Jedes Leitbündel ist bandförmig und amphiphloisch gebaut.

Immerhin macht auch so die eigentliche Sproßachse nur den kleineren Teil des Stammquerschnittes aus. Die Sproßachse selbst wird nämlich außen verstärkt durch die „Blattfüße“, d. h. die auch nach dem Blattfall stehenbleibenden Blattbasen. Ferner durchschlängeln Wurzeln diese Panzer der Blattfüße und bilden oft einen dichten Mantel um den Stamm. An den Wurzeln bilden sich als auffällige Erscheinung mehrzellige Wurzelhaare.

Die *Marattiales* zeigen somit in ganz ausgeprägter Weise diejenige Form der Stammbildung, welche den Farnen ganz allgemein, insbesondere auch den Leptosporangiaten, eignet. Fassen wir die Hauptmerkmale zusammen: Die mechanische Aussteifung des Stammes wird hier nicht wie bei den heutigen Bäumen durch einen kompakten Holzkörper und nicht wie bei den Lepidophyten durch eine Sklerenchymrinde erzielt, sondern durch Seitenorgane: durch Blattfüße und Wurzeln. Auch die Auflösung der Stele in viele peripherwärts drängende Leitbündel (zwischen denen übrigens Sklerenchymplatten auftreten) bedeutet natürlich eine mechanische Verstärkung. Ein Teil dieser Leitbündel ist als Blattspurstränge aufzufassen, die sich in oft recht komplizierter Weise von den „stammeigenen“ Bündeln lösen. Wegen des hervorragenden Anteils der Blätter und Wurzeln an der Stammbildung kann man die Bäume der Farne im Gegensatz zu den „Rindenbäumen“ der Lepidophyten und zu den „Holz“-Bäumen der Gymnospermen und Dikotylen „Blattwurzelnbäume“ nennen.

Natürlich prägt sich die Blattstellung in der Anordnung der Leitbündel aus. Stehen die Blätter nur zweizeilig wie bei den fossilen Stämmen des *Psaronius*: *Megaphyton* Artis (Abb. 139), so sind auch die Leitbündelplatten zweizeilig angeordnet („*Psaronii distichi*“). Haben wir dagegen 4 Blattzeilen („dekussierte“ Blattstellung), so finden wir meist ziemlich regelmäßig 4 Reihen von Leitbündeln (*Psaronii tetrastichi*, Abb. 140). Bei der sehr verbreiteten spiraligen Blattstellung endlich ist auch die Leitbündelanordnung auf den ersten Blick ohne deutliche Symmetrie (z. B. *Angiopteris* und *Psaronii polystichi*). — Wenn der Stamm, wie bei fast allen rezenten Vertretern, unterirdisch geworden ist, pflegt die starke Endodermis um die Leitbündel zu fehlen.

Da an den verkieselten Psaronien, namentlich des Rotliegenden, die Leitbündel schon am Anschliff als eine Art „Maserung“ sehr deutlich heraustreten, bilden sie recht beliebte Schmucksteine („Starsteine“).

b) Blätter und Sporangien.

Wir besprechen beide Organe zusammen, denn sie bilden hier eine fest verbundene Einheit: „Sporophylle“; d. h. wie bei den meisten Farnen sitzen die Sporangien auf der Blattunterseite.

Blattumrisse. Die Blätter der paläozoischen *Marattiales* gehören — mindestens größtenteils — zur oben (S. 200) charakterisierten „Gattung“ *Pecopteris*¹⁾. Manchmal, wie bei der auch durch die Sporangien unterscheidbaren Gattung *Ptychocarpus* Weiß, sind die *Pecopteris*-artigen Fiederchen seitlich miteinander zu ziemlich großen Fiedern verwachsen. Solche großflächigen Wedelfieder charakterisieren die mesozoischen Gattungen: *Marattiopsis* (Schimper) und *Danaeopsis* (Heer), welche vor allem im Keuper und Rhät zu den häufigeren Versteinerungen gehören. Aber auch die pecopterisartigen *Marattiales* besitzen mesozoische Nachzügler.

Bei den Blättern rezenter *Marattiales* können wir eine ganze Reihe verschieden starker Verwachsung bzw. Herabsetzungen des Fiederungsgrades aufstellen. Bei den artenreichsten Gattungen (*Angiopteris* und *Marattia*) sind die Fiederchen noch weitgehend frei, die Wedel also mehrfach gefiedert; bei den meisten Arten von *Danaea*, *Archangiopteris* und *Protomarattia* haben wir ein einfach gefiedertes Blatt mit recht großen Fiedern. Bei *Danaea simplicifolia* Plüdge und der Gattung *Macroglossum* endlich ist die ganze Blattfläche ein ungeteiltes Blatt. Am isoliertesten — übrigens nicht nur in den Blattmerkmalen — steht *Kaulfussia*. Während alle anderen *Marattiales* „offene“ Fiederaderung haben, zeigt nämlich *Kaulfussia* „Netzaderung“.

1) Vgl. die Zweifel hierüber bei Kidston (1923/25) und Scott (1928).

Die **Rhachisanatomie** ist ähnlich kompliziert wie die Stammanatomie, die wir schon oben besprochen.

Sporangien. Charakteristisch für die *Marattiales* sind die „Synangien“, d. h. die in Rosetten (meist zu 4 oder 5) oder in Streifen vereinigten und seitlich verwachsenen Sporangien. Allerdings herrscht auch bei den Sporangien (sowohl den fossilen wie den rezenten) ähnlich wie bei den Blattfiedern ein sehr verschiedener Grad der Verwachsung. Bemerkenswert scheint es mir, daß z. B. die *Pecopteris*-Gattung *Asterotheca* mit ihren freien Fiedern auch nahezu freie Sporangien zeigt, während *Ptychocarpus* mit seinen stark verwachsenen Fiedern durch stark verwachsene Sporangien ausgezeichnet ist. Die Telome zeigen also in ihrer fertilen und sterilen Ausbildung eine ähnliche Parallele der Verwachsung wie bei den *Ophioglossales* (vgl. oben S. 203 f.). Bei den rezenten Formen geht jedoch die Blattverwachsung bzw. Unterteilung und die Sporangienverwachsung nicht immer parallel.

Die Sporangien öffnen sich bei *Asterotheca* sowie den meisten mesozoischen und rezenten Formen mit einem Längsspalt an der inneren (d. h. gegen das Synangiuminnere gekehrten) Seite. Bei *Ptychocarpus*, *Kaulfussia* und *Danaea* finden wir dagegen eine terminale Öffnung der Sporangien. Ob es sich dabei um eine alte Überlieferung (die Psilophyten und *Coenopteridales* hatten ja terminale Öffnungsstellen der Sporangien) oder um eine sekundäre Rückbildung zum Urzustand durch Verkürzung des Längsspaltel handelt, ist schwer zu entscheiden. Im allgemeinen lassen sich eigentliche Annuluszellen nicht unterscheiden; nur bei *Angiopteris* finden wir eine Andeutung davon.

e) Gametophyt und Embryonalentwicklung.

Wir greifen nur die für eine phylogenetische Betrachtung wichtigsten Merkmale heraus. Alle unsere Kenntnisse beschränken sich leider auf rezente Formen, und auch hier sind noch nicht alle Gattungen, geschweige denn Arten, genau genug untersucht.

Der Gametophyt ist:

1. Autotroph, d. h. er lebt oberirdisch und ist aus chlorophyllhaltigen Zellen aufgebaut. Trotzdem ließ sich bei allen Gattungen ein Mykorrhizapilz, wie bei den *Ophioglossales*, nachweisen.

2. Recht massig, mehrschichtig und wie ein thalloses Lebermoos gestaltet. Man hat schon öfter mehrjährige Gametophyten beobachtet.

3. Von Anfang an flächig entwickelt und nicht fadenförmig wie bei den leptosporangiaten Farnen.

4. Archegonien und Antheridien sind eingesenkt wie bei den *Ophioglossales*.

Im ganzen betrachtet, sind die *Marattiales* eine höchst eigentümliche Gruppe. Sie haben einerseits noch manche unverkennbar primitive Merkmale, wie

die Dickwandigkeit der Sporangien, den Annulus,
das Fehlen einer großen Scheitelzelle,
das massige, autotrophe Prothallium.

Man kann sie in dieser Hinsicht als Ausgangsgruppe für die anderen Pteropsiden, insbesondere für die leptosporangiaten Farne, betrachten. Ganz nach Art der echten leptosporangiaten Farne sind sie aber schon hochdifferenziert hinsichtlich

der Stamm- und Wedelanatomie, sowie
der äußeren Sporophyllmorphologie.

Besonders bemerkenswert sind schließlich noch Anklänge an die Phanerogamen. Hierher gehören einmal primitive Merkmale wie die Dickwandigkeit der Sporangien und das Fehlen einer großen Scheitelzelle. Dann einige schon erwähnte Merkmale wie die

Synangienbildung sowie der endoskopische Embryo (S. 96 und Abb. 32) und schließlich die

Nebenblätter sowie Gelenke am Blatt und an den Blattpiedern. Letztere ermöglichen es manchen *Marattiales*, ihre Assimilationsorgane durch Reizbewegungen in eine günstige Lichtlage zu bringen. Es sind das Spezialisierungseinrichtungen, die sonst fast ausschließlich den Angiospermen eignen und unter den Pteridophyten nur bei den ebenfalls isolierten Marsiliaceen noch vorkommen. Eigentümlich sind dann schließlich noch, sowohl für die fossilen wie für die rezenten *Marattiales*, mehrzellige Wurzelhaare.

Kurz, diese weit zurückreichende Farngruppe ist ein wichtiges Bindeglied mit ihren zahlreichen Beziehungen zu verschiedenen Pflanzengruppen.

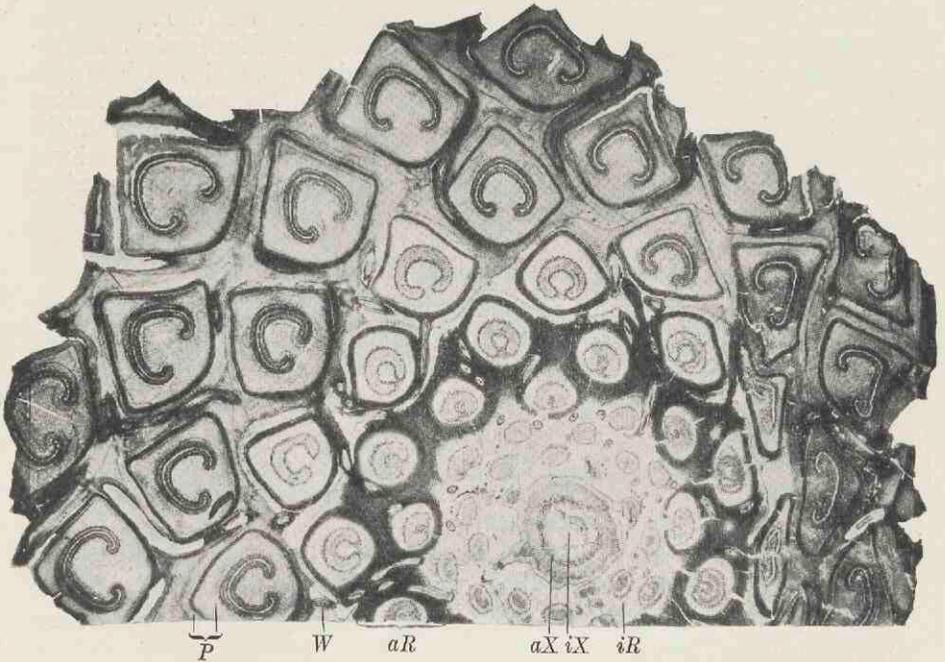


Abb. 141. *Thannopteris Schlechtendahlii* Eichw. (Russ. Perm.)
Stamm, quer. Die eigentliche dünne Sprossachse wird durch zahlreiche Blattpfeile mit hufeisenförmiger Stele verstärkt.
P = Parenchym der Blattpfeile; *W* = Wurzeln; *aR* = äußere, *iR* = innere Rinde;
aX = äußeres, *iX* = inneres dünnwandiges Xylem.
ca. nat. Gr. (Aus Bertrand, 1913, Fig. 6, nach Kidston u. Gwynne-Vaughan, III, 1909.)

6. Ordn.: Osmundales.

Diese Ordnung mit der einzigen Familie der Osmundaceen vermittelt in zweifacher Hinsicht zwischen den Eusporangiaten und Leptosporangiaten¹⁾.

1. Zeitlich. Mit dem Perm beginnend, liegt ihre Hauptentfaltung im Mesozoikum; heute ist sie mit 2 (bis 3) Gattungen: *Osmunda* L., *Todea* (Wild) und *Leptopteris* (Presl.) vertreten (vgl. Abb. 113).

1) Weitere Einzelheiten vgl. Lotsy, 1909, S. 589 f.

2. Morphologisch: z. B. durch den Bau der ziemlich dickwandigen (Abb. 155 E), aber einzelstehenden Sporangien, durch ihren Vegetationspunkt mit mehreren Scheitelzellen und durch das (im Vergleich zu den Leptosporangiaten) recht massige Prothallium. Auch die randständige (s. unten und Abb. 145) Sporangienanordnung bei *Osmunda* ist wohl primitiv.

Stamm.

a) **Gesamtbau.** Die meisten *Osmundales* hatten wohl einen kurzen baumförmigen Stamm, der sich allerdings oft (wie bei unserer heimischen *Osmunda regalis*) im Boden birgt. Der Stamm ist ähnlich wie bei den Psaronien ein ausgesprochener Blattspur- bzw. Blatt-Wurzel-Stamm, d. h. die Hauptmasse des Stammes besteht sowohl bei den fossilen wie bei den rezenten Formen aus den Blattfüßen, zwischen die sich Wurzeln flechten (vgl. Abb. 141).

b) **Stele.** Durch ihren Stelenbau fallen die *Osmundales* aus dem Rahmen der übrigen Farne heraus und erinnern an die Lepidophyten, sowie an die Phanerogamen. Wir können nämlich die Bildung einer Eustele sowohl in der Phylogenie wie in der Ontogenie verfolgen. Folgende Etappen lassen sich dabei feststellen:

1. **Homogene Protostelen.** Bei keinem rezenten Vertreter und auch bei keiner sicher zu den *Osmundales* zu rechnenden fossilen Form. Dagegen besitzen manche, meist zu den *Coenopteridales* gezählten Farne, z. B. *Grammatopteris* (Ren.) diese homogene Protostele. Diese werden, z. B. von Kidston und Gwynne-Vaughan, als mögliche Ausgangsformen der *Osmundales* angesehen.

2. **Heterogene Protostelen,** d. h. im Stelenzentrum zwar noch kein Mark, aber dünnwandigere Tracheiden. Sie finden sich bei den ältesten bekannten *Osmundales*, bei *Thamnopteris* Kidst. und Gw. Vaugh. und *Zalesskya* Kidst. u. Gw.-Vaugh. (Abb. 141 und 143 a) aus dem russischen Perm.

3. **Siphonostelen in typischer Form,** fast ohne Verbindung des (vom Xylemzylinder völlig eingeschlossenen) Marks mit der Rinde (Abb. 143 b) bei *Osmundites Dunlopi* Kidst. und Gw. Vaugh. aus dem Neuseeländer Jura. Auch dieses Stadium fehlt wie das vorige völlig bei rezenten ausgewachsenen *Osmundales*, es wird aber vorübergehend in der Ontogenie durchlaufen.

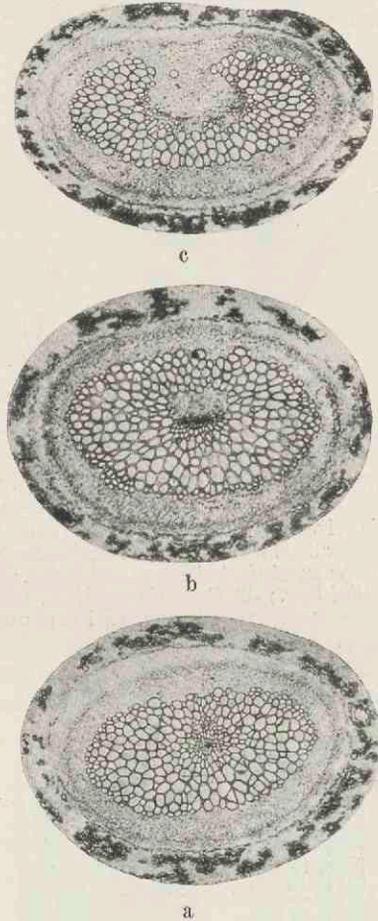


Abb. 142. *Thamnopteris Schlechten-dahlii* Eichw. (s. Abb. 141.)
Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch einen Blattspurstrang.
a = basaler Schnitt mit Protostele;
b = mittlerer Schnitt mit eingeschlossenem Mark;
c = apikaler Schnitt mit dorsiventraler halbmondförmiger Stele.
(Aus Bertrand, 1913, Fig. 8, nach Kidston und Gwynne-Vaughan, III 1903.)

4. Siphonostelen mit kleinen Blattlücken und „gemischtem“ Mark, d. h. vereinzelt Tracheiden im Mark. So *Osmundites Kolbei* (Seward) und wohl auch *Osm. aucklandicus* (Marsh.) aus dem Wealden (Abb. 143 c).

Die Blattlücken liegen hier etwas höher als der Blattspurabgang. Dies Stadium wird meist als Dictyostele unterschieden. Auch *Osmunda regalis* kann auf Verwundung hin „gemischtes“ Mark bilden.

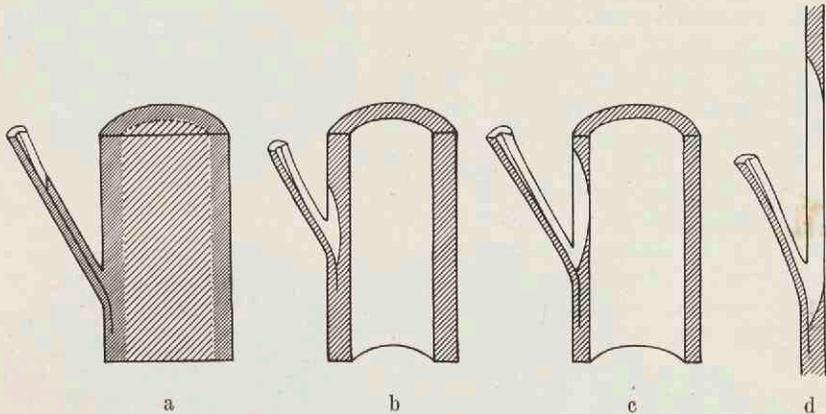


Abb. 143. Holzkörper der *Osmundaceen* mit einer nach links abgehenden Blattstete und mit verschieden starker Medullation.

Sie zeigen die Bildung des Marks (weiß) innerhalb des Holzes und der Blattlücken (weiß), die allmählich von der Oberseite der Blattstelen her gegen das Mark zu vordringen.

a) *Thamnopteris Schlechtendahlii* Eichw.; b) *Osmundites Dunlopi* Kidst. u. Gw.-V.; c) *Osmundites Kolbei* Sew.; d) *Osmunda regalis* L. (hier nur der linke Rand des Holzzylinders gezeichnet).
(Aus Posthumus, 1924, Fig. 1, 2, 3, 5.)

5. Eustelen mit verschieden starker Durchbrechung des Holzzylinders sind allen heutigen *Osmundales* und den jüngeren fossilen Formen eigentümlich. (Abb. 143 d und 144).

Bemerkenswerterweise bilden sich aber bei verschiedenen jüngeren Formen rund um die Xylemstränge Siebteil und eine Endodermis aus, so daß also auch hier die den meisten rezenten Farnen zukommende

6. Polystele erreicht wird (z. B. bei *Osmundites Carnieri* Schuster; Alter unsicher: Jura — Tertiär). Anklänge an dieses Stadium finden sich bei der rezenten *Osmunda cinnamomea* L.

Denkbar wäre es allerdings auch, daß hier ein Vertreter einer Parallelreihe von *Osmundales* vorläge, bei denen die Polystele über den Zustand der amphiphloischen Siphonostele erreicht worden wäre.

Blätter und Sporangien.

In der Rhachisstete läßt sich sehr schön die Phylogenie einer Rhachisdorsiventralität verfolgen. Bei *Thamnopteris* beispielsweise (Abb. 142), sind noch an ein- und derselben Blattspur die verschiedenen Um-

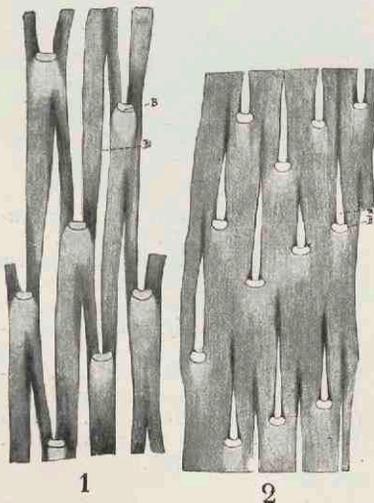


Abb. 144. 1 *Osmunda regalis* L. und 2 *Todea barbara* Moore.

Teil der Stete in Außenansicht.
B = abgeschnittene Blattspurstränge.

Bl = Blattlücke.

(Aus Lotsy, 1909, Fig. 399.)

bildungsstadien vorhanden. Solch eine Blattspur löst sich von der Stammstele als typische Protostele (Abb. 142 a) mit zentralem Protoxylem ab. Man kann daher auch von einem völlig radiär gebauten „mesarchen“ Blattspurstrang sprechen. In einem etwas höheren Rhachisquerschnitt finden wir eine Siphonostele, d. h. es tritt Mark auf (Abb. 142 b), das schließlich (Abb. 142 c) in einem noch höher gelegenen Querschnitt gegen die Oberfläche hin mit dem Rindenparenchym in Verbindung tritt. Dadurch erhält die Rhachisstele ihre für alle *Osmundales* charakteristische dorsiventrale, „halbmondförmige“ (nach oben offene) Gestalt. Die jüngeren *Osmundales* zeigen im allgemeinen das Protostelenanfangsstadium nicht mehr; sie beginnen von vornherein mit einer dorsiventral differenzierten Rhachis.

Die **Blattumrisse** zeigen vorzugsweise einen pectopteridischen und neuropteridischen Habitus. Als Seltenheit unter den Farnen finden wir Nebenblätter. Die sicher zu den *Osmundales* zu zählenden mesozoischen Blätter werden als *Todites* Sew. und *Cladophlebis* Brongn. bezeichnet.

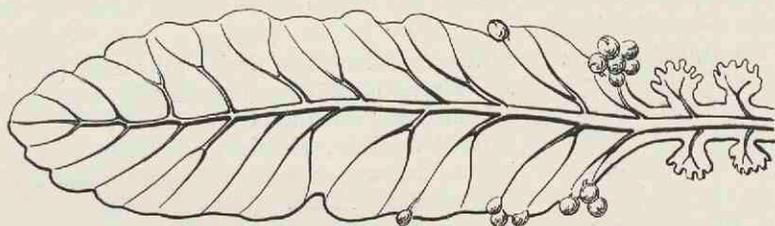


Abb. 145. *Osmunda regalis* L.

Fiederchen eines halbfertilen Blattes.

Gegen die Basis zu laufen die Phylloide in Sporangien bzw. Sori aus. Ganz an der Basis sind die Phylloide durch Sori völlig ersetzt, die Sporangien sind hier für die Zeichnung entfernt, so daß man nur die Sporangienstiele sieht.

(Original.) Vergr. 10mal.

Sporangien. Für *Osmunda* ist die Teilung des Sporophylls in einen apikalen sporangientragenden und einen basalen sterilen, d. h. aus Fiederblättchen bestehenden Teil charakteristisch. Die Sporangien stehen hier an kleinen Stielchen, noch (oder wieder?) terminal an den letzten Auszweigungen. In der Übergangsregion zum sterilen Blatteil kann man oft sehr schön die Homologie der Sporangien mit den Phylloiden und ihre allmähliche Verlagerung auf die Blattunterseite verfolgen (Abb. 145). Diese Anheftung der Sporangien auf der Blattunterseite ist für *Todea* (inkl. *Leptopteris*) und alle sicher erkannten fossilen *Osmundales* charakteristisch. Leider sind jedoch unsere Sporangienkenntnisse auch für die oben beschriebenen permischen und mesozoischen Stämme noch recht mangelhaft.

Die ontogenetische Entstehungsweise der Sporangien ist bei den *Osmundales* etwas schwankend; sie vermittelt zwischen den eusporangiaten und leptosporangiaten Farnen. Regelmäßig ist aber die dicke mehrschichtige Wandung und ein apikaler Öffnungsspalt. Die Öffnung wird durch eine unterhalb des Scheitels gelegene dickwandige Zellgruppe (Abb. 155 E), einen „Annulus“, herbeigeführt.

Gametophyt.

Das oft mehrjährige Prothallium kann eine Länge von 4 cm erreichen und teilweise mehrschichtig werden. Dies klingt an die Eusporangiaten an. Mykorrhiza scheint aber nicht nachgewiesen. Ferner sind auch die Archegonien und

Antheridien ganz wie bei den leptosporangiaten Farnen ausgestaltet; sie sitzen vor allem dem Prothallium oberflächlich an.

Zusammenfassend können wir auch die *Osmundales* als eine phylogenetisch sehr wichtige, weil nach mancher Seite hin vermittelnde Farngruppe bezeichnen.

7. Ordn.: Filicinae leptosporangiatæ.

Übersicht¹⁾.

- A. *Simplices* Bower Die Sporangien eines Sorus werden alle gleichzeitig gebildet.
1. *Schizæaceæ*: fossil seit Oberkarbon, heute Tropen (und Subtropen der neuen Welt).
 2. *Gleicheniaceæ*: fossil (vielleicht seit Oberkarbon) sicher seit Keuper; heute Tropen und Subtropen.
 3. *Matoniaceæ*: fossil seit Rhaet; heute Relikt im indomalayischen Gebiet.
- B. 4. *Hymenophyllaceæ*: durch randständige Sori, Protostelen (Abb. 146), blattachselständige Seitenzweige und ein eigenartiges Prothallium ausgezeichnet; fossil unsicher, vielleicht seit Oberkarbon, heute vorzugsweise Tropen, wenige Formen bis in die gemäßigte Zone.
- C. *Complicatæ* Goebel (= *Gradatæ* + *Mixtæ* Bow.) Sporangien eines Sorus werden nacheinander gebildet.
5. *Dipteridaceæ*: fossil seit Keuper (insbesondere Rhaet); heute Relikt im indomalayischen Gebiet.
 6. *Plagiogyraceæ*: fossil unbekannt; heute eine Gattung in den Tropen.
 7. *Loxsomaceæ*: fossil aus dem Jura; heute wenige Arten in den Tropen und Neuseeland.
 8. *Dicksoniaceæ*: fossil wohl seit dem Jura, heute in den Tropen.
 9. *Cyatheaceæ* (inkl. der kleinen, zu den *Simplices* neigenden Familie der *Protocyatheaceæ*): fossil vermutlich seit dem Jura, heute in den Tropen weit verbreitet.
 10. *Polypodiaceæ*: fossil seit dem Jura (reichlicher allerdings erst seit dem Tertiär); heute über die ganze Erde verbreitet.
 11. *Parkeriaceæ*: fossil unbekannt; heute nur eine, im Wasser lebende Art.

Bemerkenswert ist die heutige Beschränkung gerade so alter und früher weitverbreiteter Familien wie der Matoniaceen und Dipteridaceen auf die Tropen, insbesondere das indomalayischen Gebiete.

1) Diese Gruppierung erfolgt im großen und ganzen nach der Bowerschen Gliederung. Die *Gradatæ* und *Mixtæ* Bowers sind jedoch nach dem Vorschlag Goebels (1912) und Hirmers (1927) als *Complicatæ* zusammengefaßt. Außerdem sind die in vieler Hinsicht äußerst isolierten Hymenophyllaceen als besondere Gruppe ausgeschieden, die Salviniaceen und Marsiliaceen dagegen ganz aus dem Rahmen der Leptosporangiaten weggelassen. Zweifellos sind die Salviniaceen und Marsiliaceen einander nicht so nahe verwandt, wie man zeitweise angenommen hatte. Es ist z. B. sehr wohl denkbar, daß sie die Hetero-

Wenn ein Mitteleuropäer von Farnen spricht, so meint er meist die leptosporangiaten Farne. Er denkt wohl insbesondere an die Familie der Polypodiaceen, welche in den gemäßigten Zonen durch mehrere 1000 Arten vertreten ist und unter den Farnen zahlenmäßig unbedingt die Vorherrschaft hat; er denkt etwa an den Wurm- oder den Adlerfarn (*Dryopteris filix mas* bzw. *Pteridium aquilinum*), oder allenfalls noch an die „Baumfarne“, die tropische Familie der *Cyatheaceae*, welche er aus Gewächshäusern und Bildern kennt. Daß eine solche Beschränkung ein falsches Bild von den Farnen und ihrer phylogenetischen Bedeutung gibt, lehrt schon unsere bisherige Betrachtung der Eusporangiaten und *Osmundales*, sowie die Übersicht über die leptosporangiaten Farne. Das phylogenetische Interesse steht nämlich gerade in umgekehrtem Verhältnis zum Artenreichtum! Gerade die genannten artenreichsten Farnfamilien wie die Polypodiaceen und *Cyatheaceen* sind für die große Linie der Phylogenie minder bedeutsam als andere, heute so schwach vertretene Gruppen wie die *Marattiales* und *Osmundales*, oder die ebenfalls artenarmen, gleich zu erwähnenden Familien der *Simplices* und *Dipteridaceen*. Artenreiche Pflanzengruppen sind eben fast immer sehr jung. Ihre gemeinsamen Eigentümlichkeiten haben sich sehr spät herausdifferenziert, und noch später die Unterscheidungsmerkmale zwischen den einzelnen Arten. Solche artenreichen Gruppen sind zu vergleichen mit einem jungen, äußerst üppig verzweigten Ast; sie ähneln einem „Hexenbesen“ am Baum des Pflanzenreichs. Artenarme Familien dagegen sind wohl fast immer im Aussterben begriffene Formengruppen mit sehr alter Geschichte. Ihre Eigentümlichkeiten haben sich schon sehr frühzeitig herausgebildet, sie geben für die großen Wandlungen der Vergangenheit ein gewichtigeres Zeugnis. Wir werden ein ähnliches, nur noch großartigeres Beispiel bei den Samenpflanzen kennen lernen, wo so spärlich vertretene Gruppen wie etwa *Ginkgo* und die *Cycadeen* als Hinweis für die Gesamtphylogenie bedeutsamer sind als die artenreichsten Familien der Angiospermen. Dies zur Begründung, weshalb wir im folgenden die Familien der leptosporangiaten Farne keineswegs ihrer Arten- und Individuenzahl entsprechend berücksichtigen.

Allgemeine Kennzeichen der leptosporangiaten Farne sind:

1. das dünnwandige Sporangium mit einem ausgeprägten Annulus (Abb. 155);
2. die eine Scheitelzelle, welche jeweils Sproßachsen, Blätter, Wurzeln und Sporangien bildet, und namentlich an den Achsenorganen sehr groß ist;
3. das recht hinfällige dünnhäutige oder fädige Prothallium.

Sehr verbreitet sind ferner bei den leptosporangiaten Farnen:

4. Indusien, d. h. Häutchen, die die Sporangiengruppen oder „Sori“ bedecken (Abb. 153);
5. Spreuschuppen an den Blattstielen, d. h. flächige Hautauswüchse, welche den eusporangiaten Farnen und den *Osmundales* im allgemeinen fehlen.

In all diesen Merkmalen darf man die leptosporangiaten Farne gegenüber den eusporangiaten zweifellos als abgeleitet betrachten, während man früher (in manchen Lehrbüchern übrigens auch heute noch) einzelne dieser Merkmale, z. B. die große Scheitelzelle, als ursprünglich ansah.

sporie als Konvergenzerscheinung erworben haben; aber das allein rechtfertigt noch nicht ihre Aufteilung auf bestimmte, ihnen sicher nicht sehr nahestehende Gruppen der heutigen leptosporangiaten Farne. Ein solches Verfahren scheint mir nur dann möglich, wenn man nach den Methoden der alten Systematik, nach einem einzigen Merkmal, etwa in diesem Falle nach dem ontogenetischen Auftreten der Sporangien, einteilt. Mindestens als Provisorium empfiehlt es sich darum meines Erachtens, die Gruppe der *Hydropterides* beizubehalten. Für die sicher noch sehr heterogene Gruppe der Polypodiaceen vergleiche auch Bower (1928) und Pérez.

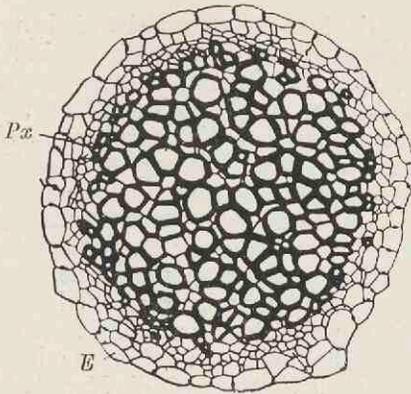


Abb. 146.
Stele von *Trichomanes scandens* L.
Px = Protoxylem; E = Endodermis.
(Aus Bower, 1926, Fig. 509.)

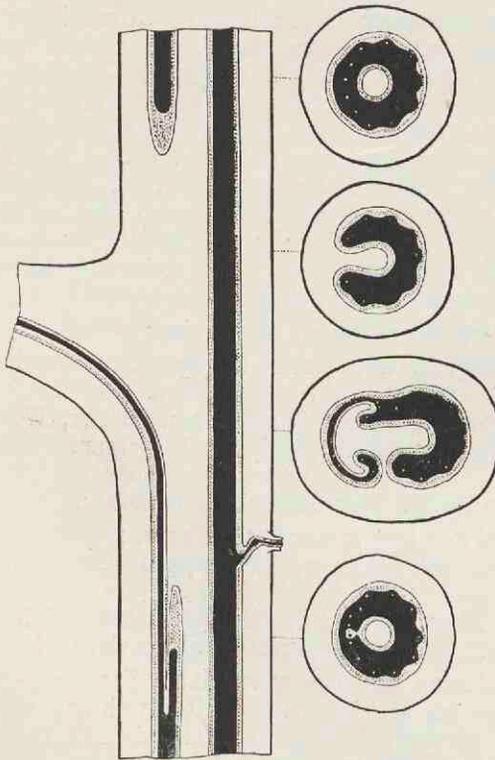


Abb. 147. Amphiphloische Siphonostele
(auch als „Solenostele“ bezeichnet),
von *Gleichenia pectinata* Haenk.
Längsschnitt und 4 Querschnitte in verschiedener
Höhe.
Nach links abgehender Blattspurstrang, darüber die
große Blattlücke.
Schwarz: Holzteil; punktiert: Siebteil.
(Nach Boodle, 1901, aus Bower, 1926, Fig. 481.)

Aber man darf daraus doch nicht schließen, daß die leptosporangiaten Farne in allen Familien und in allen Teilen abgeleitet seien. Manche und bezeichnenderweise gerade die ältesten Familien zeigen doch auch recht primitive Züge. Wir greifen aus dem Gesamtbild dieser artenreichen Farngruppe nur die wichtigsten Punkte heraus.

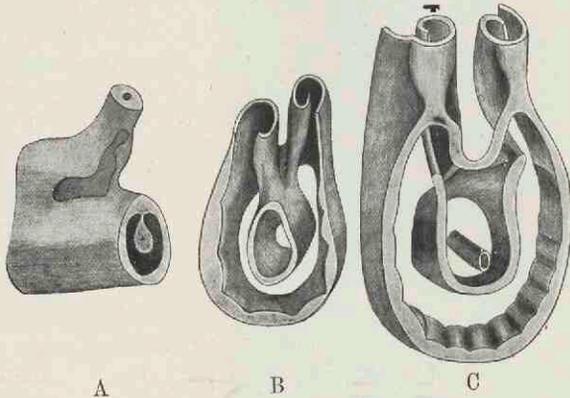
Stamm. Namentlich bei den baumförmigen Formen herrscht durchweg der komplizierte Blattwurzelstamm, ähnlich wie bei den *Marattiales* und *Osmundales*. Der Stelenbau ist sehr verschieden. In den alten Familien der *Gleicheniaceen* und der

Hymenophyllaceen finden sich zwar durchweg noch Protostelen, allerdings sind oft (vgl. Abb. 146) Parenchymzellen zwischen Tracheiden eingestreut. Bei den meisten leptosporangiaten Farne wird das Protostelenstadium jedoch nur in der Jugend durchlaufen (Abb. 115) und macht dann entweder einer Siphonostele (Abb. 147 u. 148) oder einer Polystele (Abb. 149) Platz. Einen recht komplizierten Polystelenaufbau besitzen namentlich die baumförmigen Gestalten. Aber auch die Rhizome der *Polypodiaceen* sind durch echte Polystelen charakterisiert (Abb. 149).

Blätter. Ein Gabelblatt kennzeichnet noch die im Mesozoikum reich verbreiteten, heute relikartig auf das indomalayische Gebiet beschränkten *Dipteridaceen*. Namentlich bei den mesozoischen Formen war dies Blatt allerdings recht kompliziert aufgebaut, wie etwa bei *Camptopteris spiralis* aus dem Rhät. Sonst ist mit Ausnahme der Jugendstadien (Abb. 150) und der letzten Nervenzweigungen das Leptosporangiatenblatt im allgemeinen typisch fiedrig oder, in Ausnahmefällen, sogar netzadrig aufgebaut.

Die Rhachis-Stele ist meist dorsiventral entsprechend der übrigen Blattmorphologie. Doch klingt die ursprünglich radiäre Gestaltung in der Stele oft noch nach. So kommen bei *Scolopendrium vulgare* Sm. (= *Phyllitis scolopendrium* Newm.), *Asplenium laserpitifolium* Lam. u. a. (Abb. 151) ähnliche vierstrahlige Aktinostelen vor wie bei den *Coenopteridales*. Aber auch hier zeigt sich die Dorsiventralität darin, daß nur zwei der vier Strahlen die beiden seitlich abgehenden Fiederreihen mit Blattspuren versorgen (Abb. 151 die oberen), die beiden anderen Strahlen sind gewissermaßen rudimentär.

P. Bertrand hat (1909 S. 247 ff.) auf einen weiteren Unterschied in der Lagerung des Protoxylems aufmerksam gemacht. Dieser Unterschied wird allerdings nur dann deutlich, wenn wir die zu vergleichenden Stelen gleichsinnig orientieren, entsprechend der Orientierung z. B. der Abb. 126 und 151. Wir haben da jeweils ein rechtes und ein linkes Paar Aktinostelenstrahlen, welche bei den *Coenopteridales*



A B C
Abb. 148. *Matonia pectinata* R. Br.
Ontogenie einer polyzyklischen Siphonostele.

A Junge Stammstete mit Blattspurstrang; Innenring schnürt sich von der noch einfachen Siphonostele ab.
B und C ältere Stämme mit 1 bzw. 2 derart abgeschnürten und zylindrisch gewordenen Stelenpartien.
(Nach Tansley und Luthalm aus Lotsy, Stammesgeschichte, 1909, S. 605, Fig. 407, 5-7.)

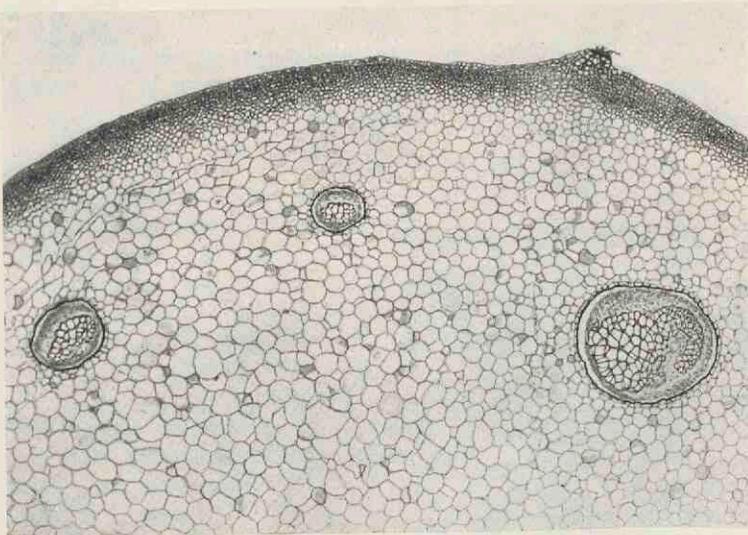


Abb. 149. *Blechnum* sp. Rhizomausschnitt, quer. (Rezent.)

3 Stelen der kreisförmig angeordneten Polystele.

Jede Stele hadrozentrisch (d. h. der Holzteil von einem Siebteilzylinder und einer Endodermis umgeben).

(Original. Bot. Inst. Tübingen.) Vergr. 23mal.

ein Fiederpaar, bei den Polypodiaceen nur ein einzelnes Fieder versorgen. Bei den *Coenopteridales* liegen nun die Protoxylemgruppen jeweils auf der Innenseite der Strahlen eines Strahlenpaares, bei den rezenten Farn-Aktinostelen dagegen auf der Außenseite.

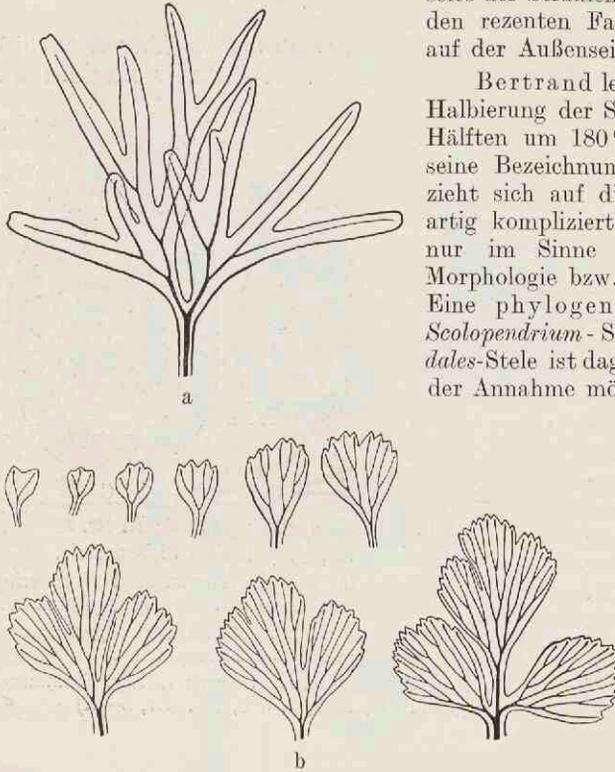


Abb. 150. Primärblätter der Farne mit Gabelverzweigung und Gabelnervatur.
 a *Todea superba* mit noch getrennten Phylloiden. Vergr. 2,3mal.
 b *Aneimia adiantifolia*, die ersten Blätter zeigen die allmähliche Übergipfelung. Vergr. 3mal.
 (Aus Bower, 1923, Fig. 76 und 77.)

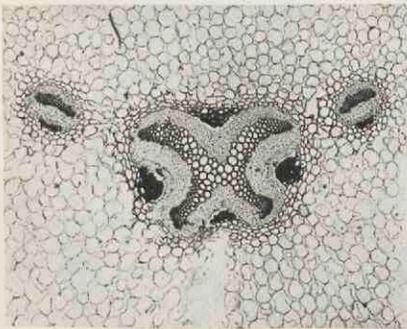


Abb. 151. *Scolopendrium vulgare* Sm. Blattstiel quer, vierstrahlige Aktinostele mit 2 Leitbündeln, die zu den Fiederadern abgehen.
 (Original.) Vergr. 50mal.

Bertrand leitet beide Formen durch Halbierung der Stelen und Drehung ihrer Hälften um 180° voneinander ab; auch seine Bezeichnung „*Inversicatenales*“ bezieht sich auf diese Drehung. Eine derartig komplizierte „Ableitung“ ist wohl nur im Sinne der „Idealistischen“ Morphologie bzw. Anatomie zu verstehen. Eine phylogenetische Ableitung der *Scolopendrium*-Stele von der *Coenopteridales*-Stele ist dagegen eigentlich nur unter der Annahme möglich, daß das Protoxylem nicht der „ruhende Pol in der Erscheinungen Flucht“ ist, sondern daß es im Lauf der Phylogenie verlagert wurde. D. h. wir müssen annehmen, daß eine andere Partie des Holzkörpers aus Metaxylem zu Protoxylem geworden ist.

Im übrigen läßt es sich kaum sicher entscheiden, ob hier etwa direkte phylogenetische Zusammenhänge bestehen, da wir aus dem ausklingenden Paläozoikum und dem Mesozoikum, in dem sich wohl eine solche Wandlung abgespielt hätte, zu wenig strukturbietende Farne kennen. Für wahrscheinlicher halte ich die Ableitung von weniger einseitig spezialisierten Formen als von den *Coenopteridales*.

Sporangien. Sie sind, im Gegensatz zu den eusporangiaten Sporangien, fast regelmäßig einzeln gestielt; ihre Stiele sind frei oder höchstens durch Verzweigung verknüpft. Bower hat die leptosporangiaten Farne nach der zeitlichen Entstehungsfolge der Sporangien innerhalb einer Gruppe oder eines „Sorus“ eingeteilt. Und tatsächlich erscheint dies als ein wichtiges phylo-

genetisches Merkmal ¹⁾. Die weit in die Vergangenheit (bis ins Karbon) zurückreichenden Familien, die „*Simplices*“, lassen alle Sporangien eines Sorus gleichzeitig erscheinen. Die anderen durchweg jüngeren Familien, die *Complicatae* dagegen, besitzen innerhalb eines Sorus insofern differenzierte Sporangien, als diese nacheinander ausgebildet werden und dementsprechend auch zu verschiedenen Zeiten ihre Sporen ausstreuen können.

Die Stellung der Sporangiensori wechselt stark. Wir können hier 4 Haupttypen unterscheiden:

a) Bei *Aneimia* Swartz, einer Schizaeacee aus der Ordnung der *Simplices*, haben wir ähnliche Sporophylle wie bei *Osmanunda regalis*. Die Sporangienstände sind ein rein fertiler basaler Teil des ganzen Blattes. Dieser fertile Teil besteht nur aus dem reich gegliederten Sporangienstand ohne Phylloide und ohne besondere Plazenten, Indusien usw.

b) Meist sitzen die Sori aber unmittelbar einem sie ernährenden Gewebepolster, einer Plazenta, auf. Auch hier kann noch eine Arbeitsteilung in einen fertilen und sterilen Blatteil vorkommen, wie z. B. bei *Thyrsopteris elegans* Kze., einer Cyatheacee.

c) In der Regel sind aber die Plazenten samt Sori in unmittelbare Verbindung mit echten Laubblättern getreten. Dabei können sie noch randständig in Verlängerung von Fiederstelen stehen, wie z. B. bei den Hymenophyllaceen, Loxsomaceen, manchen Dicksoniaceen (vgl. *Davallia*, Abb. 152).

d) Oder aber — das ist der häufigste Fall — die Sori werden auf die Blattunterseite verlagert. Es handelt sich hier offenbar um ein phylogene-



Abb. 152. *Davallia dissecta* Sm.
Blattfieder 1. Ordnung.
Sori randständig mit becherförmigem Indusium. Anadromer Aufbau.
Original. (Naturselbstdruck.)
 $\frac{1}{5}$ natürl. Größe.

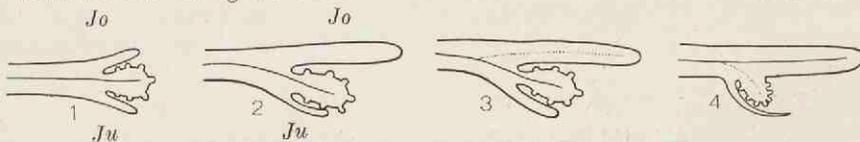


Abb. 153. Schema für den phylogenetischen Übergang von einem randständigen Sorus (1) mit oberem (*Jo*) und unterem (*Ju*) Indusium in einen blattunterständigen Sorus (4) mit rückenständigem Indusium.

(Nach Goebel 1918, Abb. 1133.)

fisches Gleiten (Abb. 153), das z. B. in der Verwandtschaftsgruppe der Dicksoniaceen während der Ontogenie wiederholt wird (Abb. 154).

Diese Wandlungen beeinflussen auch eine spezifische Soruschülle der leptosporangiati Farne, nämlich das Indusium. Bei den randständigen Sori wie

1) Vgl. auch Anm. 1, S. 214.

bei den Hymenophyllaceen ist das Indusium noch ziemlich radiär, becherförmig. Die blattunterständigen Sori haben dagegen in der Regel ein einseitiges Indusium; auch der Sorus hat sich hier also der dorsiventralen Blattgestalt angepaßt. — Es liegt wohl klar auf der Hand, daß die Verlagerung der Sporangien auf die Blattunterseite verschiedene Vorteile vereinigt: eine ungehinderte Assimilation,

einen Schutz der Sporangien während des Heranreifens und ein erleichtertes Ausstreuen der Sporen.

In einzelnen, offensichtlich abnormen, Fällen wird der Sorus auf die Blattoberseite verlagert. Regelmäßig (?) findet sich das bei *Aspidium* (*Polystichum*) *anomalous* Hk., das unserem *Aspidium aculeatum* Sw. sehr ähnlich sieht; als Ausnahmefall hat man es aber auch bei anderen Farnen beobachtet. Vielleicht ist diese Erscheinung aber doch phylogenetisch be-

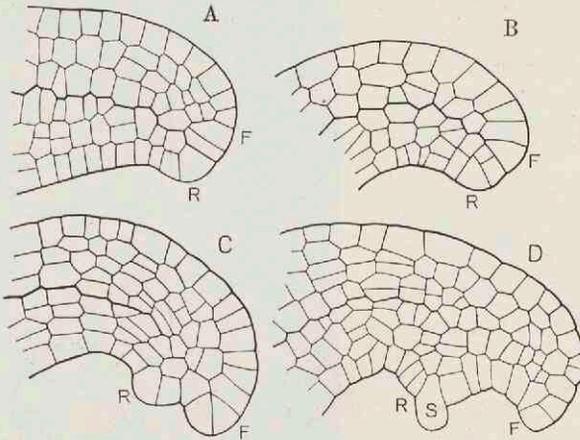


Abb. 154 A—D. Querschnitte durch den jungen Blattrand von *Histiopteris incisum* Sm.

Ontogenetische Verlagerung der Sporangienanlagen vom Blattrand (in Abb. A) auf die Blattunterseite (in Abb. D). *R* = Sorusanlage; *S* = Sporangienanlage; *F* = die Scheitellkante des Blattrandes.

(Aus Bower 1923, Abb. 219.)

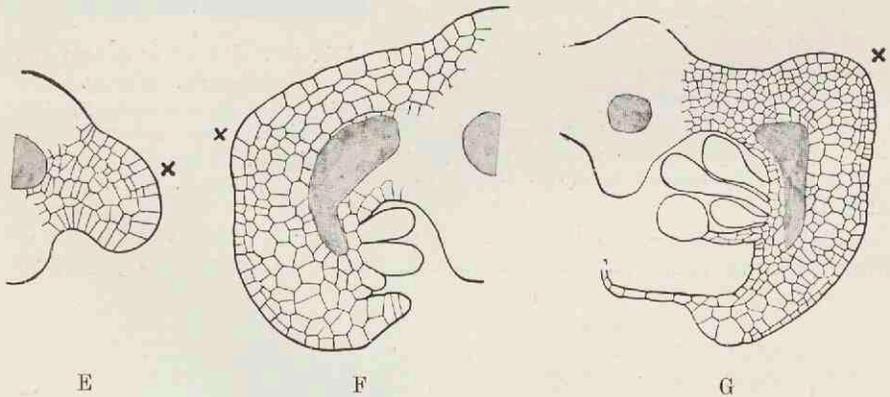


Abb. 154 E—G. *Blechnum* (*Lomaria*) *discolor* Keys.

3 Entwicklungsstadien des Sporophyllrands mit Entwicklung eines randständigen Indusiums und des Sorus auf der Blattunterseite.

(Aus Bower 1913, Abb. 57.)

deutsam, da wir bei den Marsiliaceen, namentlich aber auch bei den Samenpflanzen, Sporangien auf der Sporophylloberseite antreffen.

Die Form der einzelnen Sporangien und namentlich die Lage der verdickten Zellen des Annulus („Exothecium“) bietet ein gleichfalls wechselndes Bild. Wie Goebel betont hat, hängt sie sehr stark von der Art des Aufspringens eines Sporangiums ab. Bei den primitiven Formen haben wir im allgemeinen einen Längsriß (vgl. Abb. 155 E); bei den abgeleiteten Familien dagegen einen

quer- oder transversal gestellten Spalt (vgl. Abb. 155 B u. C). Die phylogenetischen Beziehungen zwischen diesen Sporangienformen aufzufinden, ist nicht leicht. Vielleicht deshalb nicht leicht, weil sich möglicherweise die Gesamtsymmetrie eines Sporangiums im Laufe der Phylogenie stark geändert hat, die jetzige Längsachse also keineswegs mehr mit der ursprünglichen übereinstimmt.

Gametophyt. Die Haupteigentümlichkeiten der Prothallien, ihre zarte aber autotrophe Gestaltung, sowie die nicht eingesenkten Archegonien und Antheridien, ferner die Achsenlage des jungen Sporophyten quer zur Archegonienachse (S. 96 und Abb. 32) haben wir wiederholt erwähnt. Es ist interessant, daß z. B. bei *Blechnum spicant* Roth. die Scheitelzelle sich während der Ontogenie „interkalar“ aus der vorletzten Gliedzelle des fadenförmigen Vorkeimes ausbildet (Döpp). Die Entstehungsweise der Scheitelzelle gleicht also der S. 48 und in Abb. 14 geschilderten Entstehung von Scheitelzellen bei den Phaeophyten.

Als Ganzes betrachtet sind die leptosporangiaten Farne ein typisches Beispiel für eine bunte Mischung primitiver und fortgeschrittener Merk-

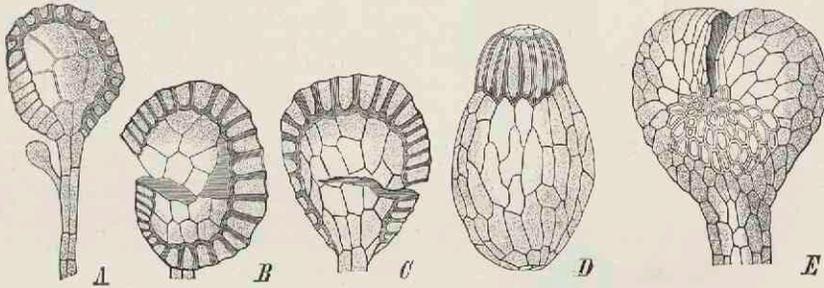


Abb. 155. Sporangien von rezenten Farnen mit verschiedener Annulus-Anordnung.

A *Dryopteris (Aspidium) filix mas* (Schott).

B und C *Alsophila armata* Treub von 2 entgegengesetzten Seiten.

D *Aneimia radicans* Raddi; E *Osmunda regalis* L. A—D Vergr. 70mal, E 40mal.

Aus Harder („Strasburger“) 1928, Abb. 514.

male. Wir haben ja den großen Vorzug, bei den Farnen durch die fossilen Funde beide Merkmalsgruppen unterscheiden zu können. Wir haben uns ferner namentlich darum bei den primitiveren Merkmalen innerhalb der höchstentwickelten heutigen Farngruppe, der leptosporangiaten Farne aufgehalten, um diese Mischung möglichst deutlich zu zeigen. Jeder Versuch, die heutigen Farne auf Grund eines einzigen Merkmals phylogenetisch zu gruppieren, muß von vornherein scheitern.

II. Heterospore Farne.

Hydropterides (= 5. Kl. der Filicinae).

Die heterosporen Farne, mit 2 scharf gesonderten Familien: *Marsiliaceen* und *Salviniaceen*, bieten mehr offene Fragen als Lösungen zur Phylogenetik. Sichere Fossilfunde haben wir eigentlich nur aus den jüngsten Zeiten, aus der oberen Kreide und dem Tertiär. Möglicherweise gehört allerdings auch eine recht problematische Gattung, *Noeggerathia* Sternb. aus dem Karbon, hierher (Nemejc). Die Sporangien stehen bei diesem Fossil allerdings noch nicht in besonderen Sporokarpien, sondern frei an fertilen Sporophyllteilen, wie bei den Archaeopteriden und *Osmunda regalis*. Doch besagen alle diese Daten zusammen für die Phylogenie der heterosporen Farne herzlich wenig. Nur so viel ist klar, daß diese sich irgendwie von isosporen leptosporangiaten Pteridophyten

ableiten durch Differenzierung der Sporen in Makro- und Mikrosporen sowie durch Reduktion des Prothalliums (Abb. 156). Die Makrosporentwicklung ist bei den heterosporen Farne insofern noch abgeleiteter als bei *Isoëtes*, als jeweils nur eine einzige Spore im Sporangium reif wird; ferner führen auch die Kernteilungen der keimenden Spore nicht mehr zu einem völlig zellulären Prothallium. Nur die apikale, Archegonien tragende Partie des Prothalliums besitzt Zellwände; der größere Teil der Spore wird nicht in Zellen zerlegt, sondern bleibt eine einzige große Nährmasse.

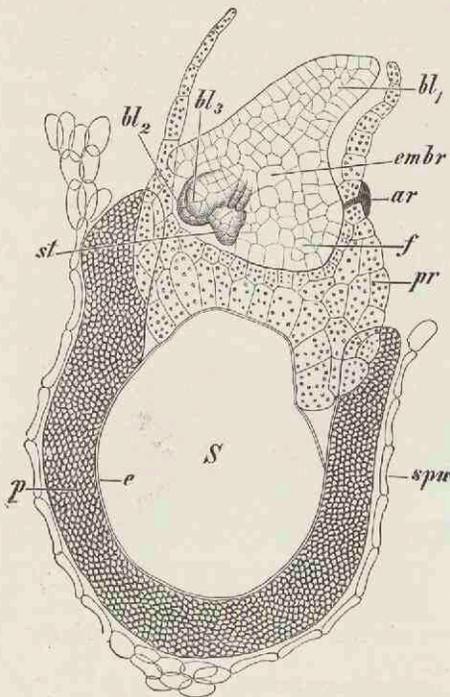


Abb. 156. *Salvinia natans* Alb.

Gekeimte Makrospore mit Embryo (*embr*) im Längsschnitt.

spw Sporangienwand,
p und *e* das die Spore einhüllende „Perispor“ und „Exospor“,
S der ungeteilte Abschnitt der Sporenzelle,
pr in Zellen differenziertes Prothallium,
ar Archegoniumrest, *f* Fuß, *st* Stammscheitel,
*bl*₁ *bl*₂ *bl*₃ die 3 ersten Blätter.

[Aus Harder („Strasburger“) 1928, Abb. 522.]

logisch an die Ausbildung eines Fruchtknotens um die Makrosporangien der Angiospermen erinnert (vgl. S. 330 ff.).

Auch die Laubblätter haben ganz allgemein (z. T. wohl im Zusammenhang mit der feuchten Lebensweise) bei den *Hydropterides* Gestalten angenommen, die zwar den übrigen Farne nicht völlig fehlen, bei ihnen aber doch höchst ungewöhnlich sind.

Literatur.

Filicinae.

- Arber, E. A. N., On the Past History of the Ferns. *Ann. of Bot.* 1906, Vol. 20, p. 215.
— Devonian Floras. Cambridge 1921.
Bertrand, P., Etudes sur le Fronde des Zygopteridées. *Diss. Lille*, 1909.

Ueber diese, im Grunde schon von Hofmeister gemachten Ableitungen sind wir in den phylogenetischen Fragen noch nicht viel weiter hinausgekommen. Gewiß sind in der Sporophyll- und Sorusbildung manche Hinweise auf andere Farne vorhanden [vgl. z. B. Goebel (1918, S. 1112) und Bower (1926)]; aber die phylogenetische und systematische Auswertung dieser Daten scheint mir, wie ich oben (S. 214, Anm. 1) schon andeutete, allzu problematisch, als daß ich hier auf eine Erörterung der strittigen Punkte eingehen möchte.

Es seien nur die wichtigsten Punkte herausgegriffen, durch welche die *Hydropterides* aus dem Rahmen der übrigen Farne herausfallen. Die Marsiliaceen besitzen (meines Wissens als einzige Pteridophyten) eine besonders hoch entwickelte Form der Reizbewegungen, nämlich Schlafbewegungen durch Gelenke.

Die Sporophylle bzw. Sporophyllteile (vgl. Goebel, 1918, S. 1112 ff.) werden höchst eigentümlicherweise zu Sporokarprien umgebildet; es ist das eine Umbildung, die morphologisch an die Ausbildung eines Fruchtknotens um die Makrosporangien der Angiospermen erinnert (vgl. S. 330 ff.).

Auch die Laubblätter haben ganz allgemein (z. T. wohl im Zusammenhang mit der feuchten Lebensweise) bei den *Hydropterides* Gestalten angenommen, die zwar den übrigen Farne nicht völlig fehlen, bei ihnen aber doch höchst ungewöhnlich sind.

- Bertrand, P., L'étude anatomique des Fougères anciennes etc. Progr. r. bot., 1911/13, T. 4, p. 182.
- Bitter, G., Marattiales, Ophioglossales. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 1, 4. Abt., Leipzig 1900—1902.
- Bower, F. O., The Comparative Examination of the Meristem of Ferns etc. Ann. of Bot., 1890, Vol. 3, p. 305.
- The Origin of a Land-Flora, London 1908.
- 1913, s. S. 239.
- The Ferns (Filicales) I—III. Cambridge 1923, 1926 u. 1928.
- Brebner, G., On the Anatomy of Danaea and other Marattiaceae. Ann. of Bot., 1902, Vol. 16, p. 517.
- Campbell, D. H., On the Affinities of the Filicinae. Bot. Gat. 1890, Vol. 15, p. 1.
- The Structure and Development of Mosses and Ferns. 3. Aufl., New York 1918.
- The Eusporangiate Ferns and the Stelar Theory. Am. Journ. of Bot., 1921, Vol. 8, p. 303.
- Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.
- Christensen, C., Index Filicum. Kopenhagen 1906.
- Conradi, A., Das System der Farne usw. Bot. Arch. 1926, Bd. 14, S. 74.
- Copeland, E. B., The Mechanism of Stomata. Ann. of Bot., 1902, Vol. 16, p. 327.
- Diels, L., Eufilicinae. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1900 bis 1902, Bd. 1, 4. Abt.
- Döpp, W., Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung Jena, 1927, Heft 8.
- Glück, H., Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena 1919.
- Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. II. Bot. Zeitung, 1881, Bd. 39, S. 681.
- Archegoniaten-Studien XIV. Flora, 1912, Bd. 105, S. 33.
- Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abhandl., 1922, Heft. 1.
- Gordon, W. T., On the Structure and Affinities of Diplolabis Römeri (Solms). Trans. R. Soc. of Edinb. 1911, Vol. 47, p. 711.
- On the Structure and Affinities of Metaclepsydropsis duplex. Ibid. 1911, Vol. 48, p. 163.
- Gothan, W., 1912, s. S. 19.
- Strukturanzeigende Pflanzen aus dem Oberdevon von Wildenfels. Abh. Sächs. Geol. Landesamt, 1927, Bd. 3.
- Gwynne-Vaughan, D. T., Some Remarks on the Anatomy of the Osmundaceae. Ann. of Bot. 1911, Vol. 25, p. 525.
- Hirmer, M., Zur Kenntnis von Cycadopteris Zigno. Paläontogr. 1924, Bd. 66, S. 127.
- Janchen, E., Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der Pteridophyten. Mitt. nat. Ver. Univ., Wien, 1911, Bd. 9.
- Johnson, T., Is Archaeopteris a Pteridosperm? Scient. Proc. Roy. Dubl. Soc. 1911, Vol. 13.
- Jeffrey, 1922, s. S. 159.
- Kidston, R., Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Great Britain I—VI. Mem. of the Geological Surv. of Great Britain 1923—25, Vol. 2.
- and Gwynne-Vaughan, D. T., On the Fossil Osmundaceae I—V. Transact. R. Soc. Edinb. 1907, 1909, 1910 und 1914, Vol. 45—47, 50.
- — On a New Species of Tempskya from Russia. Verhandl. Russ. Mineralog. Ges., 1911, Bd. 48, S. 1.
- und Lang, vgl. S. 126.
- Klein, L., Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg., 1884, Bd. 42, S. 577.
- Koch, L., Über Bau und Wachstum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta Hoffm. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. 27, S. 369.
- Kräusel und Weyland, 1926 und 1929, vgl. S. 126.
- Lignier, P., Le Stauropteris Oldhamia Binn. etc. Bull. de la Soc. Bot. de France, 1912, T. 59 (sér. 4, T. 12) Min. 24.
- Luerssen, Die Farnpflanzen. In Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, Leipzig 1884—1889.
- Marshall, P. A., New Species of Osmundites etc. Trans. and Proc. of New. Zeal Inst., 1926, Vol. 56, p. 210.
- Milde, J., Monographia generis Osmundae. Wien 1868.
- Nathorst, A. G., Zur oberdevonischen Flora der Bäreninsel. K. Sv. Vetensk. Handl. 1902, Bd. 36, Nr. 3.
- Nemejc, F., A Revision of the Carboniferous and Permian Flora of the Coal District of Central Bohemia. Palaeont. Boh., 1928, Vol. 12.
- Pérez, A. E., Die natürliche Gruppe der Davalliaceen usw. Bot. Abh., 1928, H. 14.
- Poirault, G., Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires. Ann. Sc. Nat. Bot., 1893, T. 18, p. 113.
- Posthumus, O., On some Principles of Stelar Morphology. Rec. Trav. Bot. Néerl., 1924, Vol. 21, p. 111.

- Posthumus, O., Some Remarks Concerning the Remains which has been Described as Fossil Fern Stems and Petiols. Proc. K. Ak. Wetensk. Amsterdam, 1928, Vol. 31, p. 230.
- Einige Eigentümlichkeiten der Blattform bei Dipteris und bei anderen noch lebenden oder fossilen Pflanzen. Rec. trav. bot. néerl., 1929, Vol. 25, p. 241.
- Dipteris novo-guineensis, ein „lebendes Fossil“. Ebenda, 1929, Vol. 25a, p. 244.
- Potonié, H., Die Beziehungen zwischen dem echt-gabeligen und dem fiederigen Wedelaufbau der Farne. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1895, Bd. 13, S. 244.
- 1912, s. S. 19.
- Rudolph, K., Psaronien und Marattiaceen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1905/06, Math.-Nat. Kl., Bd. 78, S. 105.
- Sadebeck, R., Zur Wachstumsgeschichte des Farnwedels. Verhandl. Bot. Ver. Brandenb., 1874, Bd. 15, S. 116.
- Ueber die Entwicklung des Farnblattes. Berlin 1874.
- Pteridophyta (Einkl.), Hymenophyllaceae und Hydropteridinae. In Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. 1, Abt. 4, Leipzig 1900—1902.
- Sahni, B., On Clepsydropsis australis etc. Phil. Transact. R. Soc. London, Ser. B., 1928, p. 217.
- Schimper, W. P., Traité de Paléontologie végétale. 3 Bde. u. Atlas. Paris 1869—74.
- Schoute, J. C., The Foliar Origin of the Internal Stelar Structure of the Marattiaceae. Rept. Brit. Assoc. Adv. Sci. for 1922, p. 402, ersch. 1923.
- On the Foliar Origin of the Internal Stelar Structure of the Marattiaceae. Rec. d. Trav. Bot. Néerl., 1926, Vol. 23, p. 269.
- Scott, H., The Occurrence of Germinating Spores in Stauropteris Oldhamia. New Phytol., 1906, Vol. 5, p. 170.
- 1907, s. S. 19.
- On a Palaeozoic Fern, the Zygopteris Grayi of Williamson. Ann. of Bot., 1912, Vol. 26, p. 39.
- Notes on Palaeozoic Botany 1907—1927. Rec. Trav. Bot. Néerl., 1928, T. 25a, p. 346.
- Solms-Laubach, H. Graf zu, Tietea singularis, ein fossiler Pteridinenstamm aus Brasilien. Zeitschr. f. Bot., 1913, Bd. 5, Tansley, s. S. 82.
- Thompson, J. M'Lean, New Stelar Facts and their Bearing on Stelar Theories for the Ferns. Trans. R. Soc. Edinb., 1921, Vol. 52, p. 715.
- Wand, A., Beiträge zur Kenntnis des Scheitelwachstums und der Verzweigung bei Selaginella. Flora 1914, Bd. 106, p. 237.
- Weinreich, R., Bau und Entwicklung der Wurzeln bei den Osmundaceen usw. Bot. Arch., 1925, Bd. 12, S. 5.
- Wilkoewitz, K., Ueber die Serologie und Morphologie des Farnastes. Bot. Arch., 1929, Bd. 23, S. 445.
- Zeiller, R., Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Epinaç. Etudes de gîtes min. etc., Paris 1890, T. 1.
- Une nouvelle classe de Gymnosperms, les Pteridospermées. Rev. gén. d. Sc., 1905, T. 16.
- Zimmermann, 1926, s. S. 126.

2. und 3. U.-Abt.:

Phanerogamae L.¹⁾ (Gymnospermae + Angiospermae).

Übersicht der Phanerogamenklassen.

(Wegen Einzelheiten, namentlich hinsichtlich des zeitlichen Vorkommens, sei auf den Stammbaum (Abb. 157), sowie auf die Beschreibung der verschiedenen Klassen verwiesen.)

1) Wenn man heute (trotz der wiederholten Proteste) in Nomenklaturdingen so konservativ ist, daß man die Linnésche Bezeichnung „Phanerogamen“ beibehält, so verlangt das eine Begründung. Ganz abgesehen von allen Prioritätsfragen sollte man m. E. an der Bezeichnung „Phanerogamen“ deshalb festhalten, weil sich keine einzige der vorgeschlagenen Ersatzbezeichnungen [Anthophytæ (A. Braun und Wettstein), Spermatophyta (Goebel), Embryophyta (Engler), Aërogamen usw.] allgemein durchsetzen konnte. Gegen jede der Bezeichnungen sind überdies dieselben Argumente im Prinzip wie gegen die „Phanerogamen“ erhoben worden, nämlich daß sie nicht das „Wesen“ dieser Pflanzengruppe treffen. Auch gibt es für die Gegenbezeichnung „Kryptogamen“, welche doch mindestens eine gemeinsame Organisationsstufe bezeichnet, noch weniger einen geeigneten Ersatz. (Vgl. auch Čelakovský, 1890/92, S. 134, Anm.).

Dem Alter nach lassen sich 3 Hauptgruppen unterscheiden:

- Gymnospermae*
- I. Vorwiegend paläozoische, heute ausgestorbene Klassen:
 1. *Pteridospermae* (*Cycadofilices*), mit farnähnlichem Habitus; Familien: *Lyginodendraceae*, *Medullosaceae* (Anhang *Glossopteridaceae*).
 2. *Cordaitales* (habituell an die Nadelhölzer anklingend).
 - II. Im Mesozoikum vorherrschende Klassen, heute mit Ausnahme einiger Koniferenfamilien nur Relikte:
 3. *Cycadophyta* (an die Pteridospermen anschließend), Ordnungen: *Benettitales*, *Cycadales* (Anhang: *Nilssoniales*, *Caytoniales*).
 4. *Ginkgophyta* (Ordnung: *Ginkgoales*).
 5. *Coniferae*, Ordnungen: *Voltziales*; *Taxales* Sahnii (Familien: *Taxaceae*, *Podocarpaceae*); *Coniferales* (Familien: *Araucariaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*).
 - III. Klassen mit einem Verbreitungsschwerpunkt in den jüngeren Erdperioden, etwa seit der Kreide:
 6. *Gnetales*, fast nur rezent bekannt; die systematische Isolierung der einzelnen Vertreter läßt allerdings ein hohes Alter der Klasse vermuten.
 7. *Angiospermae* mit einer seit der U.-Kreide anschwellenden Formenfülle.

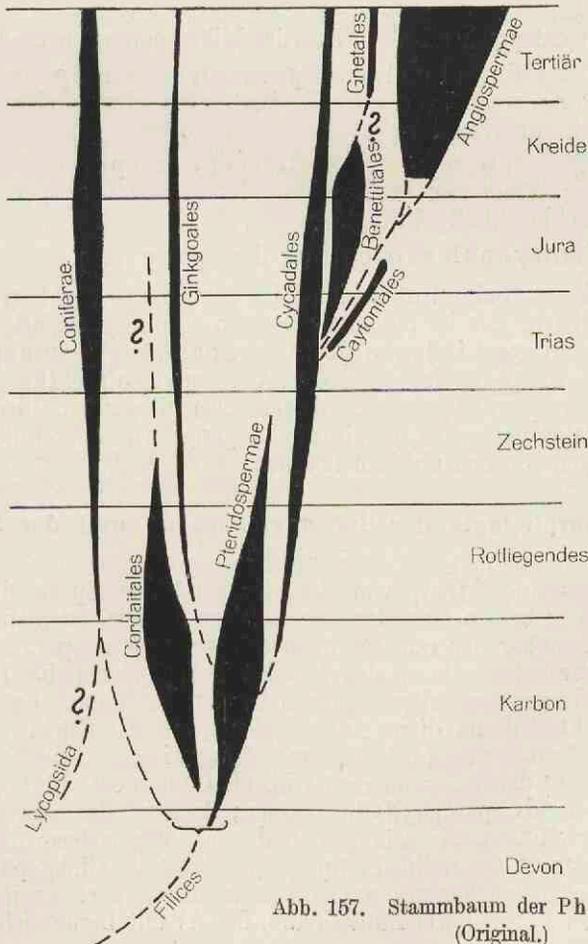


Abb. 157. Stammbaum der Phanerogamen. (Original.)

Allgemeiner Teil.

Wir beschränken uns hier auf die Umbildungsprozesse der Fortpflanzungsorgane innerhalb der Phanerogamenklassen; denn das sind die auffallendsten Eigentümlichkeiten der Phanerogamen. Die Grundformen der Phanerogamen-Fortpflanzung sowie ihre Entstehung haben uns ja schon oben (vgl. S. 89 und insbesondere Tabelle S. 91 ff.) beschäftigt.

Phylogenetische Weiterentwicklung der Fortpflanzungsorgane innerhalb der Phanerogamen.

Viererlei hat sich hier gewandelt:

1. Die Gesamtmorphologie der Sporangienstände und Sporangiengruppen, also nach der üblichen Ausdrucksweise der „Blüten“ und der „Sporophylle“. Die Wandlung betraf:
 - a) ihre Einordnung in den Gesamtaufbau der Pflanze,
 - b) die Beziehungen der Sporangienstände zueinander, also z. B. die Bildung von Zwitterblüten, eingeschlechtigen Blüten usw.,
 - c) den morphologischen Aufbau der einzelnen Makrosporangienstände selbst,
 - d) den entsprechenden Aufbau der Mikrosporangienstände.
2. Der Bau der einzelnen Sporangien und Sporen. Ihre Ausgestaltung steht in engster Beziehung zu einer weiteren Wandlung, nämlich zur Wandlung
3. des Bestäubungs- und Befruchtungsprozesses (Uebergang von der Wind- zur Insektenbestäubung, von der Spermatozoën- zur Pollenschlauchbefruchtung).
4. Die Embryonalentwicklung des Sporophyten.

Die phylogenetische Entwicklung ist hier nicht leicht erkennbar und äußerst umstritten. Sie ist besonders deshalb so undurchsichtig, weil sie unverkennbar in verschiedenen Reihen unabhängig voneinander abgelaufen ist. Beispielsweise sind der Angiospermenfruchtknoten einerseits und ein Tannenzapfen andererseits zweifellos Endglieder verschiedener Reihen. Wir müssen daher versuchen, jeweils die Ausgangsform aufzufinden, von denen wir die heutigen Formen ableiten können.

1. Gesamtmorphologie der Sporangienstände und der Sporangiengruppen.

Diese **Ausgangsform**, von der wir sämtliche Sporangienstände der Phanerogamen in beiden Geschlechtern ableiten können, ist meines Erachtens wieder unverkennbar der radiäre, mehrfach verzweigte Sporangienstand mit terminalen Sporangien, wie er sich bei den Psilophyten (Abb. 159 und 160), aber auch bei manchen altertümlichen Farnen vorfindet. Es sei nochmals auf das Charakteristikum dieser Ausgangsform, auf das Fehlen einer scharfen Sonderung in Achsen verschiedener Grade hingewiesen. Man kann den „Ur-Sporangienstand“ darum, wenn man will, als Ganzes eine Blüte nennen, man kann seine Teile als Sporophylle bezeichnen; doch ist das alles recht willkürlich. Oben erwähnten wir schon, daß dieser Ausgangsform unter den heutigen Phanerogamen der weibliche Sporangienstand der Ginkgophyten verhältnismäßig am nächsten kommt, namentlich wenn wir auch anomale Gestalten und die fossilen Formen wie *Baiera* (Abb. 200 A) mit berücksichtigen.

Der Gesamtsporangienstand, den man bei den Phanerogamen gemeinhin „Blüte“ nennt, bleibt auch bei seiner phylogenetischen Weiterbildung innerhalb der Phanerogamenklassen zunächst meist radiär. Nur bei den Angiospermen finden wir gelegentlich ausgeprägt dorsiventrale Sporangienstände, sive „Blüten“. Aber die Dorsiventralität geht auch hier nicht so tief wie bei den dorsiventralen Phylloidständen sive Laubblättern; die innere Blütenanatomie, z. B. der Stelenbau, behält im Grunde radiäre Struktur. Wir haben also ähnliche Formbeziehungen wie bei den vegetativen Sprossen, die auch zu kriechenden Rhizomen usw., d. h. weitgehend dorsiventral werden können, ohne darum ihren ursprünglich radiären Charakter im gleichen Maße wie ein Laubblatt aufzugeben. Die Gesamtsporangienstände, die Blüten, sind Parallelbildungen zu den vegetativen Sprossen, weshalb man auch schon in der älteren Morphologie die „Blüten“ durchweg als „metamorphosierte Sprosse“ ansprach. Die gegenseitige Ersetzbarkeit von vegetativen Sprossen und von Blüten bei heutigen Phanerogamen, sowie die zahllosen Übergangsbildungen belegen ihre Homologie (in jeder Ausdeutung dieses Begriffes).

a) Einordnung der Sporangienstände in den Gesamtaufbau der Pflanze.

Sporen und Samen werden bei den Kormophyten vorherrschend durch die Luft verbreitet; auch bei den Phanerogamen stehen daher die Sporangienstände an Sprossen und nie unmittelbar an Wurzeln. Die Sprosse müssen im allgemeinen ein gewisses Alter erreicht haben, ehe sie fertil werden; daher finden wir die Sporangienstände meist mehr gegen das Ende der Zweige verschoben. Im übrigen ist die Stellung der Sporangienstände am Phanerogamensproß recht verschieden; 5 Haupttypen können wir unterscheiden:

1. **Pteridospermentyp.** Zerstreute Stellung einzelner Teilsporangienstände oder Sporophylle kennzeichnet diesen Typ, der sich bei den ältesten Phanerogamen, den Pteridospermen, findet. Wie bei den meisten heutigen Farnen, aber auch bei den ältesten Kormophyten, standen die Sporophylle am Hauptsproß untermischt mit sterilen Laubblättern und in homologer Stellung mit diesen; oder sie bildeten — ebenfalls in Übereinstimmung mit manchen Farnen — Teile der Laubblätter (Abb. 171). Die Homologie von Phylloiden und Sporangien wird hier noch besonders augenfällig.

2. **Struthiopteris-Cycas-Typ** (Abb. 158 A). Bei allen anderen Phanerogamengruppen und vielleicht auch bei manchen Pteridospermen finden sich dagegen die Teilsporangienstände mehr oder minder geschlossen, zu einer „Blüte“ vereinigt. Auch manche heutigen Farne, wie *Struthiopteris germanica* Willd., zeigen schon Ansätze zur Blütenbildung. Dieser Farn hat sterile Laubblätter und ihnen homologe Sporangienstände (typische Sporophylle). Im Frühjahr bildet er zunächst eine Laubblattrosette und ähnelt auf diesem Stadium dem Wurmfarn *Dryopteris filix mas* Schott. Aber im Sommer erscheint darüber ein Schopf Sporophylle zur „Blüte“ vereinigt. Im nächsten Frühjahr wiederholt der Vegetationspunkt den Prozeß, so daß also immer Rosetten von Laubblättern und Sporophylle abwechseln.

Genau so ist die weibliche Cycasblüte organisiert. Zeitweise steht auch bei *Cycas* am Ende des Stammes ein Schopf „Sporophylle“, eine „typische“ Blüte. Wieder wird der Vegetationspunkt nicht völlig zur Sporangienstands-bildung aufgebraucht. Nach einiger Zeit erwacht er zu neuer Tätigkeit und „durchwächst“ unter Bildung von Laubblättern die Blüte. Kurz, auch hier folgen in regelmäßigem Wechsel an ein und derselben Sproßachse Laubblätter und Sporophylle.

Die nun folgenden Typen haben eine echte Blüte; d. h. der Vegetationspunkt wird zur Blütenbildung aufgebraucht. Das beschränkte Wachstum der Blütenachse gilt ja im allgemeinen als Charakteristikum einer Blüte (vgl. z. B. Goebel, 1923, S. 1493). Die Blüte stimmt somit als Organ beschränkten Wachstums in diesem Merkmale mehr mit den Blättern als mit den vegetativen Sprossen überein. Nur als Abnormität finden wir auch bei echten Blüten eine vegetative Fortsetzung der Sproßachse, eine „durchwachsene“ Blüte, wie beim *Struthiopteris-Cycas*-Typ.

Weiter ist bemerkenswert, daß bei diesen typischen Blüten die basalen Seitenorgane sehr häufig steril sind und einen mehr oder minder spezifischen Charakter, insbesondere als Hüllorgane, erhalten. Den einfachsten Fall, wie er namentlich aus den älteren Gruppen bekannt ist, repräsentieren die weiblichen Blüten von *Larix*. Hier nehmen z. B. die vegetativen Laubblätter

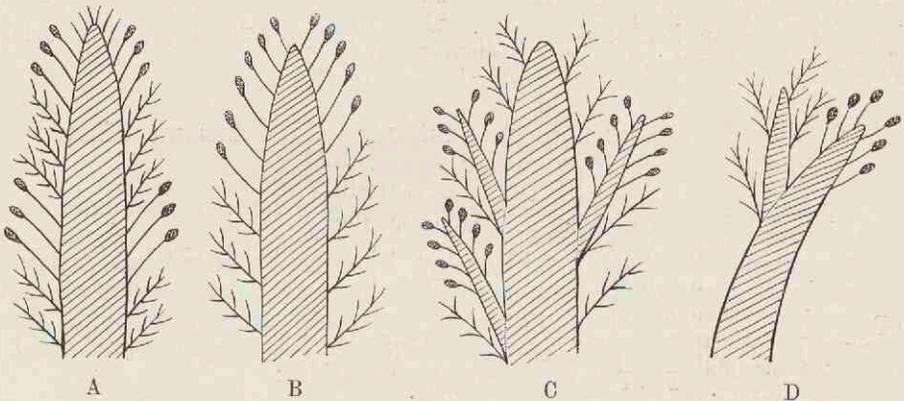


Abb. 158. Einordnung der Sporangienstände (Blüten) in den Gesamtbau der Pflanze bei den Phanerogamen. Sporophylle durch eine schwarze Keule, sterile Blätter durch ein Fiederblatt angedeutet.

- A. „Durchwachsene“ Blüten, d. h. wiederholter Wechsel zwischen sterilen Blättern und Sporophyllen. Beispiele: *Blechnum spicant*, *Struthiopteris germanica*, *Cycas*.
 B. Blüte endständig an der Hauptachse, d. h. einmaliger Wechsel zwischen sterilen Blättern und Sporophyllen. Beispiele: *Papaver* und andere „einachsige“¹⁾ Angiospermen.
 C. Blüten endständig an den Seitenachsen. Hauptachse mit sterilen Blättern. Beispiele: *Macrozamia*, *Encephalartos*, ferner die Mehrzahl der Gymnospermen (ohne Cycadeen) und der Angiospermen.
 D. Blüte endständig an der Hauptachse. „Sympodiales“ Weiterwachsen des Stammes vermittels eines zunächst sterilen Seitenzweiges. Beispiele: *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*, *Microcycas*, *Stangeria*.

(Original.)

umsomehr den Charakter der fertilen Seitenorgane an, je näher sie der fertilen Region stehen. Solche Zwischenstufen zwischen steriler und fertiler Ausbildung kommen ja auch bei Farnen mit gesonderter fertiler Region vor (vgl. Abb. 145).

Namentlich bei den jüngeren Formen, z. B. bei männlichen Blüten heutiger Gymnospermen (Koniferen u. a.), können diese basalen Hüllorgane der Blüte einen spezifischeren Charakter als Perigonblätter haben. Schon bei den *Benetiales*-Blüten (vgl. Abb. 188) finden wir solche „Perigonblätter“, die zwar noch untereinander gleichartig sind, die sich aber sowohl von den fertilen Laubblättern, wie von den Sporophyllen unterscheiden. Die Angiospermen stellen dann die höchste Differenzierung dar, indem hier in der Übergangsregion, von steril zu fertil, Hochblätter, Kelch- und Kronblätter sowie allenfalls Nektarien entstehen (vgl. unten S. 331 ff.).

1) „Einachsige“ Pflanzen sind eben dadurch charakterisiert, daß ihre primäre Hauptachse in eine Blüte auslaufen kann.

Im einzelnen unterscheiden wir bei diesen echten Blüten folgende Typen:

3. **Papaver-Typ.** Die Blüte bildet z. B. beim Mohn (*Papaver somniferum*) und anderen „einachsigen“ Angiospermen, genau wie bei *Cycas*, die unmittelbare Verlängerung der Hauptachse (Abb. 158 B) und beendet die Hauptachse.

4. **Angiospermen-Haupttyp.** In der Regel bleibt jedoch bei den *Ginkgoales*, den *Coniferae*, den *Gnetales* und den *Angiospermen* die Hauptachse vegetativ und kann mindestens eine Zeitlang unbehindert durch die Blütenbildung weiterwachsen. Die Blüten entstehen hier blattachselständig (Abb. 158 C).

5. **Dioon-Typ.** Eine gewisse ökologische Parallele zum Angiospermen-Haupttyp zeigen manche *Cycadales*, wie *Dioon* und *Stangeria*. Diese legen die Blüte zwar wie *Cycas* terminal an und brauchen den Vegetationspunkt dafür auf. Doch wird die Blüte später durch einen neuen Vegetationspunkt seitlich abgedrängt (Abb. 158 D).

Zweifellos stellt der Pteridospermentyp eine Ausgangsform dar. Von ihm haben sich wohl zunächst der *Struthiopteris-Cycas*-Typ und davon wieder die beiden anderen Typen abgeleitet.

b) Die Beziehungen der Sporangienstände zueinander (eingeschlechtige Blüten, Zwitterblüten).

Alle ins Paläozoikum zurückreichenden Phanerogamenklassen besitzen eingeschlechtige Blüten. Zwitterblüten treten auf bei drei jüngeren Gruppen:

1. den meisten seit der Kreide existierenden Angiospermenfamilien,
2. den meisten mesozoischen *Benettitales* (S. 268) und
3. einem Vertreter der *Gnetales* (*Welwitschia*). Bei letztgenannter Gattung ist das Makrosporangium allerdings steril (S. 311 f.).

Dies späte Auftreten von Zwitterblüten — erst seit dem Mesozoikum — macht es höchst wahrscheinlich, daß die Phanerogamenzwitterblüte aus einer eingeschlechtigen Blüte hervorgegangen ist. Weitere Einzelheiten besprechen wir bei den Angiospermen (S. 317 ff.).

c) Morphologischer Aufbau der einzelnen **Makrosporangienstände** (weibliche „Blüten“ und Sporophylle, Abb. 159).

Man kann 2 Hauptreihen unterscheiden, je nachdem der ursprüngliche radiäre Aufbau auch in den Teilständen gewahrt wurde oder nicht.

α) Der Makrosporangienstand bleibt als Ganzes und in seinen Teilen radiär („stachyosperme“ Differenzierungsreihe nach Sähni, 1921, S. 300)¹⁾. Die einzelnen Sporangien bleiben hier entweder wie beim Urtyp frei und ungeborgen, oder der Sporangienstand ist, wenigstens während des Heranwachsens der Sporangien, so kompakt und reduziert, daß die ganzen Sporangienstände in ihren Deckblättern oder besonderen Hüllblättern geborgen werden können.

1. **Urtyp** (Abb. 159, Mitte unten). Wir erwähnten die Ausgangsform, d. h. den radiären, also nicht in einer einzigen Ebene verzweigten, Sporangienstand mit terminalen Sporangien oben (S. 69 und 226) schon. Es kommen unter den heutigen und den fossilen Phanerogamen die Ginkgophyten dieser Ausgangsform am nächsten (S. 24 ff.).

2. **Cordaitales-Benettitales-Typ** (Abb. 159, Mitte oben). Der Sporangienstand ist auf einen einachsigen Zustand reduziert, d. h. die Makrospor-

1) Sähni verwendet allerdings die Ausdrücke „Stachyosperms“ und „Phylloperms“ zur Sippengruppierung und nicht für die Merkmalsphyletik. Auch rechnet er alle Koniferen zu den „Stachyosperms“.

angien sitzen der Hauptachse unmittelbar auf; sie werden durch andere sterile, den Makrosporangien gleichgestellte und ihnen offensichtlich homologe Schuppen geborgen.

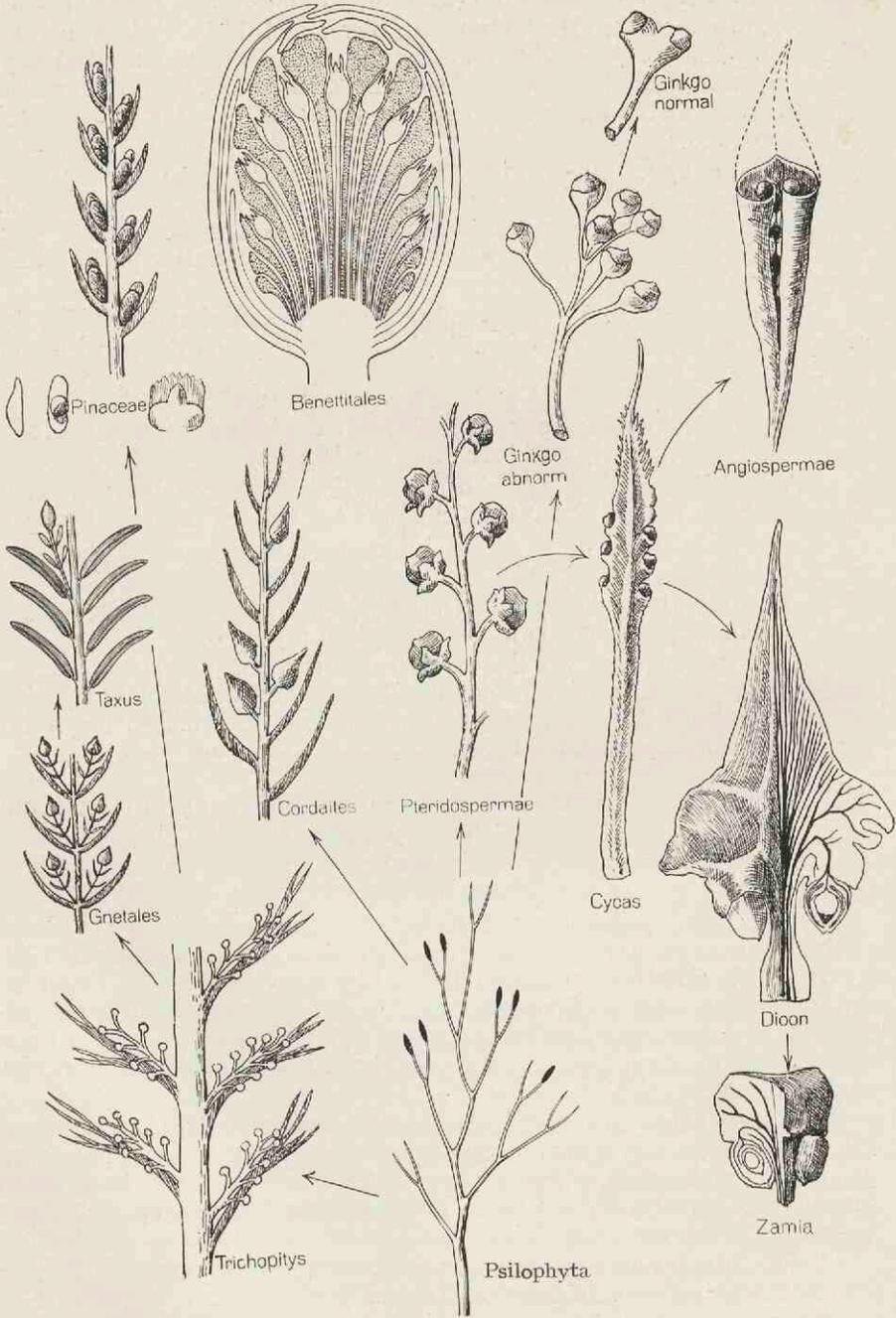


Abb. 159. Bau der ♀ Sporangienstände der Phanerogamen und der Psilophyten als Ausgangsform. Etwas schematisiert. (Original.)

3. **Taxaceen-Gnetales-Typ** (Abb. 159, links). Der Makrosporangienstand wird auf ein kleines Sprößchen mit einem einzigen terminalen Makrosporangium (selten zwei Sporangien) reduziert. Den Schutz nach außen übernehmen während der Entwicklung basale Schuppen des Sporangienstands bzw. sein Deckblatt.

β) Der Makrosporangienstand wird mindestens in seinen die Sporangien unmittelbar tragenden Teilen dorsiventral, d. h. diese unmittelbaren Träger der Makrosporangien werden blattartig, sie werden echte Sporophylle („phyllospeme“ Differenzierungsreihe nach Sahní 1921, S. 300). Im allgemeinen übernehmen hier die Sporophylle selbst den Schutz der an ihnen sitzenden Makrosporangien.

4. **Pteridospermen-Cycadales-Angiospermen-Typ** (Abb. 159 rechts). Die Makrosporangienteilstände verzweigen sich mehr und mehr in einer Ebene, die Sporangien werden damit randständig. Eine Bergung der Sporangien erfolgt entweder dadurch, daß sie nur am basalen Teil der Sporophylle ausgebildet werden (*Cycadales*), oder daß sich das Sporophyll als Ganzes um seine Längsachse einrollt (*Angiospermae*).

5. **Koniferen-Haupttyp** (Abb. 159, links oben). Sie bereiten der phylogenetischen Ableitung die meisten Schwierigkeiten. Wir können das Problem der Entstehung eines Koniferenzapfens daher erst im Zusammenhang mit den Einzelheiten gebührend diskutieren (S. 289 ff.). Hier sei nur erwähnt, daß die Makrosporangien in der Achsel von Sporophyllen sitzen, die mehr oder minder reduzierte Sporangienteilstände darstellen.

d) Morphologischer Aufbau der einzelnen **Mikrosporangienstände** (männliche „Blüten“ und Sporophylle, Abb. 160).

Die Mikrosporangienstände zeigen im großen und ganzen die gleichen Bautypen wie die Makrosporangienstände, ohne daß beide Geschlechter einer Pflanze immer demselben Bautyp angehören müßten. Also auch hier fehlt eine starre Korrelation der Merkmalsphylogenie. Als Ausgleich gegenüber der geringeren Sporangiengröße ist der Verzweigungsgrad der Mikrosporangienstände meist höher als im weiblichen Geschlecht. Als weiteres gemeinsames Merkmal können wir feststellen, daß bei den Mikrosporangienständen die Gliederung in eine Hauptachse und seitenständige Sporangiengruppen oder typische „Sporophylle“ in der Regel deutlicher durchgeführt ist als bei den Makrosporangienständen.

1. **Cordaitales-Typ** (Abb. 160 links unten). Der ganze Mikrosporangienstand ist auch in seinen Teilen noch durchaus radiär wie der zugehörige Makrosporangienstand, dem er sehr ähnelt. Nur stehen im männlichen Geschlecht an Stelle einzelner Makrosporangien jeweils gestielte Mikrosporangiengruppen. Der Anschluß an die radiäre Ausgangsform der Sporangienstände ist fast anschaulicher als im weiblichen Geschlecht. Bemerkenswert ist insbesondere die ausgesprochen terminale Stellung der Sporangien.

2. **Pteridospermen-Typ** (Abb. 160, rechts unten). Leider sind wir hier ziemlich schlecht unterrichtet. Die Mikrosporangienstände sind wohl im allgemeinen dorsiventrals, reichgegliederte Sporophylle, die den Farnsporophyllen ähneln. Wie bei den Farnen sind die Mikrosporangien in der Regel auf die Blattunterseite verschoben, oder sie bilden fertile Abschnitte von Laubblättern. Die Abgrenzung gegen den sterilen Teil der Pflanze ist also recht unscharf.

3. **Cycadales-Ginkgophyten-Koniferen-Typ** (Abb. 160 links). Der gesamte Sporangienstand ist hier als echte Blüte von den vegetativen Teilen wohl abgesetzt. Er bildet einen blattachselständigen, radiären „Strobilus“, d. h. einen Zapfen, bestehend aus einer Achse und spiralig daran sitzenden

Sporophyllen. Diese Sporophylle tragen wie bei den Pteridospermen die Mikrosporangien auf der Unterseite, sie sind aber viel weniger stark gegliedert als bei den Pteridospermen (vgl. hierzu auch Doyle 1926). Über die abweichend

radiären, „peltaten“ Sporophylle der Taxaceen vgl. S. 69, 296 und 305.

4. **Benettiales-Typ** (Abb. 160 rechts). Die reichgegliederten Einzelsporophylle stimmen mit dem Pteridospermen-Typ überein. Doch sind die Sporophylle zu einer echten Blüte (meist wohl Zwitterblüte) vereinigt.

5. **Gnetales-Typ** (Abb. 160 oben). Der Sporangienstand ist hier noch radiär wie beim Ausgangstyp. Er ist einachsig; die Achse trägt unmittelbar die terminalen Sporangien, allerdings in sehr geringer Anzahl. Ueberhaupt ist er stark reduziert, insbesondere sind die Sporangien sitzend. Der ganze Sporangienstand ähnelt in seinem Aufbau sehr den Mikrosporophyllen der Angiospermen; er nimmt aber wenigstens bei *Gnetum* und *Ephedra* die Stellung einer typischen Blüte ein.

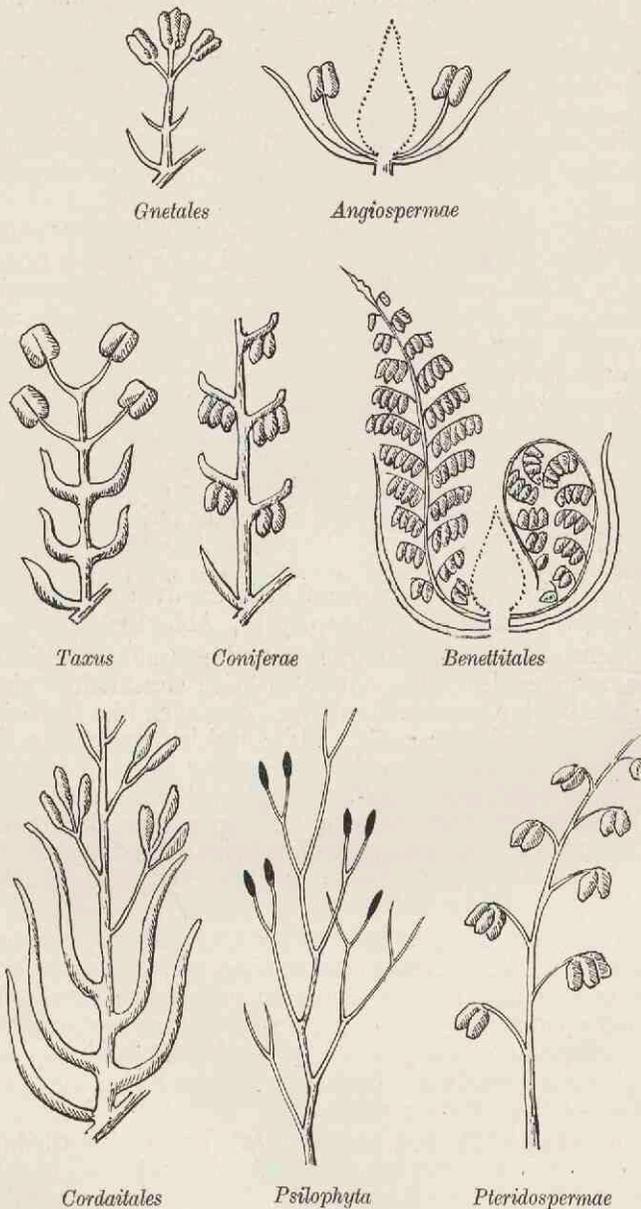


Abb. 160 A. Bau der ♂ Sporangienstände der Phanerogamen und der Psilophyten als Ausgangsform. Schematisiert. (Original.)

6. **Angiospermen-Typ** (Abb. 160 oben rechts). Der gesamte Mikrosporangienstand ist im allgemeinen mehrachsig, d. h. deutlich in eine Blütenachse und ihm seitlich ansitzende Mikrosporophylle gegliedert (wenige Ausnahmen wie *Casuarina* zeigen den *Gnetales*-Typ). Die einzelnen Sporophylle

sind meist ziemlich radiär (ob sekundär?) und tragen ähnlich wie beim *Gnetales*-Typ ziemlich terminal (ob sekundär?) sitzende Sporangien meist in der Vierzahl (vgl. auch unten S. 317 ff. und 326 ff.).

Für relativ ursprünglich in der Gesamtmorphologie sehe ich einerseits den *Gnetales*- und *Cordaitales*-Typ wegen ihrer radiären Ausgestaltung und dann den Pteridospermentyp wegen seiner unscharfen Abgrenzung vom vegetativen Teil der Pflanze an.

2. Bau der Sporangien und Sporen.

a) Makrosporangien („Samenanlagen“) und Makrosporen.

Die phylogenetische Wandlung der einzelnen Makrosporangien bei den Phanerogamen betraf einmal das Auftreten von besonderen Hüllen, „Integumenten“, um das Sporangium und dann die innere Umgestaltung des Sporangiums selbst, das man auch als „Nucellus“ zu bezeichnen pflegt.

α) Hüllbildungen.

Bei allen genauer bekannten Phanerogamen sind die Makrosporangien mindestens von einer Hülle, einem „Integument“, umgeben. Das Inte-

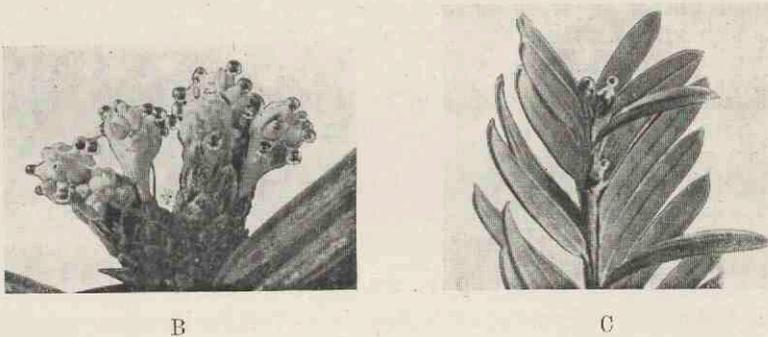


Abb. 160 B und C.

Pollinationstropfen an den Spitzen von Koniferen-Makrosporangien.

B. Zapfen von *Cephalotaxus Fortunei* Hook. Vergr. 3mal.

C. Einzelsporangien von *Taxus baccata* L. Vergr. ca. 2mal.

(Aus Tison 1911/13 Pl. 3.)

gument läßt am apikalen Sporangienende eine Oeffnung, die „Mikropyle“ frei, durch welche die Mikrosporen bis ans Makrosporangium gelangen können (vgl. Abb. 169). Am reifenden Samen wird das Integument dann zur Samenschale.

Bei altertümlichen Formen, wie bei den Pteridospermen, ähneln diese Integumente noch einem Kelch an der Angiospermenblüte, d. h. das Integument (vgl. Abb. 169 c) ist ein Becher, der mit dem eigentlichen Sporangium ziemlich wenig verwachsen ist. Ueberhaupt ist das Integument bei den weit in die Vergangenheit zurückreichenden Phanerogamen (z. B. bei Cycadophyten, Podocarpaceen) mit ihren ziemlich ungeschützten Makrosporangien recht kräftig entwickelt; es wird von Leitbündeln durchzogen und zeigt bei manchen Pteridospermen (besonders *Physostoma elegans*) freie Zipfel wie ein verwachsenblättriger Kelch. Man spricht daher dies Integument als eine kelchähnliche Hülle aus verwachsenen Phylloiden an (de Haan 1920).

Benson (1904) und Kühn (1928) haben allerdings teilweise abweichende Meinungen vertreten. Namentlich die Auffassung von Benson scheint mir aber

bei näherem Zusehen nicht allzu verschieden. Die Autorin glaubt, daß das Integument ursprünglicher Phanerogamen (wie der Pteridospermen) aus einem Kranz steril gewordener Sporangien entstanden sei. Bei unserer Auffassung einer ursprünglichen Homologie von Sporangien und Phylloiden schließt sich diese Auffassung eng an die oben vertretene an. Die Differenzierung in sterile und fertile Telome war wohl bei den Pteridospermen kaum sehr scharf. Am besten nimmt man daher wohl als Ausgangsform für das Integument einen Kranz unscharf determinierter Telome an.

Allmählich, namentlich als die Sporophylle u. dgl. den Schutz der reifenden Sporangien übernahmen, erfolgte eine Reduktion der Integumente, die mehr und mehr mit den eigentlichen Sporangien verwachsen. Nur die zur Aufnahme der Mikrosporen dienende Mikropylenpartie wurde oft weiter entwickelt: sie wurde zu einer Röhre wie bei den *Gnetales* (Abb. 223) oder zu narbenähnlichen Bildungen wie bei *Larix* und anderen Koniferen (vgl. auch Goebel 1923, S. 1550 ff., und unten S. 237).

Die Zahl solcher integumentartiger Hüllbildungen schwankt in den einzelnen Klassen zwischen 1 und 3. Für die weiter nach außen gelegenen Bildungen ist sehr häufig die Entstehung aus verwachsenen Telomen noch deutlicher als beim inneren Integument (vgl. z. B. die „Cupula“ Abb. 169a). Manchmal allerdings, wie beim „Arillus“ um die *Taxus*-Makrosporangien, mag es sich auch um eine sekundäre ringwulstartige Wucherung am Grunde der Sporangien handeln.

Vielfach bestehen in der Literatur große Meinungsdivergenzen, ob es sich bei diesen Hüllbildungen „eigentlich“ um Blütenhüllen, Integumente usw. handle. Der rein phylogenetische Kern in diesen Fragen, den wir auch hier allein betrachten wollen, scheint mir mit der Entscheidung, ob es sich um verwachsene Telome oder um eine sekundäre Wucherung handelt, erledigt zu sein. Auch das ist allerdings wohl kaum in allen Fällen sicher zu entscheiden.

β) Eigentliches Makrosporangium (Nucellus).

Die Makrosporangienwand bildet bei einem Teil der Phanerogamen Organe zur Aufnahme der Mikrosporen aus: die „Pollenkammer“ oder griffelähnliche Bildungen. Die Pollenkammer ist eine (wie bei altertümlichen Pteridophyten) apikal gelegene Öffnungsstelle des Makrosporangiums in Fortsetzung der Mikropyle (vgl. Abb. 169 d). Sie nimmt die durch die Mikropyle eingedrungenen Mikrosporen (Pollenkörner) auf, ermöglicht ihre Keimung und das Vordringen der Spermatozoen bis zur keimenden Makrospore. Die Pollenkammer ist offensichtlich ein altertümliches Merkmal. Wir finden sie bei fast allen gut bekannten paläozoischen Makrosporangien (bzw. Samenanlagen) sowie bei rezenten Gymnospermen mit Spermatozoenbefruchtung (Cycadophyten und Ginkgophyten); sie ist ein Merkmal, das in verschiedenen Phanerogamenreihen bei der Ablösung der Spermatozoenbefruchtung durch die Pollenschlauchbefruchtung rückgebildet wurde. Bei der Pollenschlauchbefruchtung übernehmen ja in der Regel andere Organe (Teile des Makrosporophylls, wie Griffel usw., oder die Integumente) die Funktion eines Aufnahmeapparates für die Mikrosporen; die Mikrosporen keimen auf der Spitze des geschlossenen Makrosporangiums. Es gibt aber auch Ausnahmen, z. B. finden wir bei der Podocarpacee *Saxegothaea* eine griffelähnliche Verlängerung des Nucellus selbst (Abb. 215).

γ) Makrospore.

Mindestens bei den heutigen Phanerogamen ist es die Regel, daß nur eine einzige Makrospore in einem Makrosporangium reif wird, und daß die 3 (aus einer Makrosporenmutterzelle hervorgegangenen) Schwesterzellen wie bei

den heterosporen Farnen zugrunde gehen. Doch kennen wir auch Ausnahmen, vor allem Fälle, in denen eine Reihe von Makrosporenmutterzellen sich mehr oder weniger weit zu entwickeln beginnen. Ein solches vielsporiges Makrosporangium besitzen z. B. einige Koniferen (vor allem Taxodiaceen, wie *Cryptomeria* und *Sequoia*, sowie Cupressaceen); ferner bei den Angiospermen, *Casuarina*, Betulaceen, Rosaceen, Compositen u. a. (Abb. 235). Fast immer führt allerdings nur eine einzige Makrospore ihre Entwicklung ganz durch. Da sicher ursprünglich einmal in den Sporangien allgemein mehrere Sporen gebildet wurden, ist es wahrscheinlich, daß ein vielsporiges Makrosporangium einen altertümlichen Zustand darstellt; doch könnte hier meines Erachtens auch einmal ein Fall vorliegen, in welchem sekundär die phylogenetische Entwicklung wieder zum Ausgangspunkt zurückgeführt hat.

Wie bei den Pteridophyten finden wir auch bei den Phanerogamen ein bestimmtes sporenlieferndes Gewebe, ein „Archespor“, das meist hypodermal angelegt, dann aber im Laufe der Ontogenie durch Zellteilungen (d. h. durch Verstärkung der Sporangienwand) ins Innere des Nucellus verlagert wird. Interessant ist auch, daß z. B. bei den *Cycadales* (wohl als Überbleibsel aus alten Zeiten und als Anzeichen für die ehemalige Selbständigkeit der Makrosporen) eine kutikularisierte und oft dunkelgefärbte Makrosporenmembran ausgebildet wird.

Die Gametophytenbildung, d. h. die Keimung der Makrospore, ist ein klassisches¹⁾ Beispiel für phylogenetische Umbildung. Die altertümlichen Klassen, wie die Gymnospermen (ausschließlich mancher *Gnetales*), entwickeln noch ein typisches Prothallium, also ein massiges nährstoffreiches Zellgewebe wie in den Makrosporen heterosporer Pteridophyten (z. B. *Isoëtes*; vgl. Abb. 224 a und 84). Auch die Archegonien schließen in ihrem Bau an die Pteridophyten an. In der Regel liegen einige wenige Archegonien (wie bei *Isoëtes*, Abb. 84) am Scheitel der Makrospore; *Microcycas* hat viele (100—200) Archegonien an der ganzen Sporenperipherie.

Demgegenüber ist das Prothallium reduziert bei den zuletzt auftretenden Phanerogamenklassen, bei den *Gnetales* und noch stärker bei den Angiospermen. Gerade bei den *Gnetales* ist uns eine hübsche Reduktionsreihe erhalten (Näheres vgl. S. 314 und Abb. 224). Ein Endglied einer solchen Reduktionsreihe liegt im skernigen Prothallium oder „Embryosack“ der Angiospermen (Abb. 237) vor; die Zellwandbildung im Prothallium ist hier bis nach der Befruchtung hinausgeschoben. Damit verlieren die Archegonien auch ihre typische Ausbildung; der Eikern liegt frei im Plasma der Makrospore. Auch dieser Entwicklungsgang ist schon bei den *Hydropterides* (s. S. 222 und Abb. 156) mit dem Zurücktreten der Zellteilung im Prothallium angebahnt.

b) Mikrosporangien und Mikrosporen.

α) Öffnungsmechanismus der Sporangienwandung.

Die weitgehende Ähnlichkeit mit Sporangien der eusporangiaten Farne erwähnte ich oben (S. 210) schon. Im Öffnungsmechanismus der Phanerogamensporangien finden wir zwei verschiedene Differenzierungsreihen, die insbesondere Goebel (z. B. 1923 S. 1533) und Jeffrey and Torrey eingehender untersucht haben: Alle Gymnospermen, mit Ausnahme von *Ginkgo* und einigen Koniferen, wie *Pseudolarix*, haben ein „Exothecium“ (Abb. 185 E); d. h. die Epidermis der Sporangienwandung bildet sich als Öffnungsgewebe, als eine Zelllage mit stark verdickten Zellwänden aus. Bei den *Cycadales* erreicht dies Exothecium ungefähr den Ausbildungsgrad der eusporangiaten Farne. *Ginkgo*,

1) Bekanntlich geht die Kenntnis davon auf Hofmeister zurück (vgl. oben S. 11)

Pseudolarix und die Angiospermen besitzen dagegen ein „Endothecium“ (Abb. 198 und 220); d. h. weiter einwärts gelegene Zellschichten der Sporangienwandung (meist die 2. und 3. Zellage) bilden das Öffnungsgewebe. Es liegen hier offenbar divergierende Entwicklungsreihen vor.

β) Mikrosporen.

An ihrer Membran sind Differenzierungen bemerkenswert, die in deutlichen Beziehungen zum Verbreitungsmodus stehen. Windblütler, wie die Pinaceen, haben manchmal Luftsäcke, d. h. luftgefüllte Ausstülpungen der Exine, welche die Verbreitung durch den Wind erleichtern (Abb. 220). Auch bei Lepidophyten, wie *Spencerites* (Ob.-Karbon), kommen übrigens ähnliche Bildungen vor. Umgekehrt haben die Mikrosporen insektenblütiger Angiospermen eine klebrige Exine, welche ihr Haften an bestäubenden Insekten erleichtert. Überhaupt ist die Ausbildungsmannigfaltigkeit der Angiospermen-Mikrosporen außerordentlich groß. Die blütenökologische Literatur nennt ein ganzes Heer verschiedener Mikrosporen- („Pollen“-) Formen. Die jeweilige Pollenform ist innerhalb der systematischen Einheiten meist einigermaßen konstant¹⁾. Bekanntlich beruht auf diesen spezifischen Eigentümlichkeiten der Mikrosporengestaltung die sogenannte „Pollenanalyse“, d. h. die stratigraphische Untersuchung der Moore nach ihrem Mikrosporengehalt (s. S. 367; Mikrosporenkeimung s. unten S. 237).

3. Bestäubung und Befruchtung.

Die Bestäubung, d. h. die Übertragung der Mikrosporen auf die Makrosporangien erfolgt, wie erwähnt, auf 2 verschiedenen Wegen. Weitans die meisten Gymnospermen, vor allem alle altertümlichen Formen, sind Windblütler: die Mikrosporen werden durch den Wind verbreitet. Diese Verbreitungsweise ist sicher die ursprünglichere, sie ist ja auch die Form der Sporenverbreitung bei allen Pteridophyten.

Bei den Angiospermen, aber auch bei einigen *Cycadales* und *Gnetales*, hat sich Insektenbestäubung, oder seltener die Mikrosporenübertragung durch andere Tiere herausgebildet. Es ist interessant, daß eine solche Sporenverbreitung durch Insekten als ausgesprochene Parallelbildung auch bei manchen Moosen (z. B. den Splachnaceen) und bei manchen Pilzen (z. B. bei *Phallus impudicus*) auftritt.

Soweit die Makrosporangien freistehen, funktioniert als altertümlichster Aufnahmeapparat für die Mikrosporen der Pollinationstropfen, d. h. die Ausscheidung eines kleinen Tröpfchens aus der Mikropyle (Abb. 160 B und C). Bereits bei den Pteridospermen, z. B. bei *Lyginodendron Oldhamium*, finden wir Einrichtungen, die unbedingt für eine Ausscheidung eines derartigen Pollinationstropfens sprechen. Auch bei manchen anderen Gymnospermen mit etwas verborgeneren Makrosporangien, wie bei den Pinaceen, ist ein Auffangen durch einen Tropfen beobachtet. Die Mikrosporen gelangen dann durch ihre Schwere oder mit dem eintrocknenden Pollinationstropfen ins Innere des Makrosporangiums, d. h. auf den Nucellasseitel bzw. in die oben erwähnte Pollenkammer.

Andere Einrichtungen zum Auffangen des Pollens sind die Frucht- und Deckschuppen, die z. B. bei den Pinaceen wie ein Trichter die Mikrosporen aufnehmen und den Makrosporangien zuleiten.

Wieder andere gleichfunktionierende Bildungen sind die griffelartigen Organe, welche den Mikrosporen als weibliche Aufnahmeorgane entgegen-

1) Vgl. hierzu beispielsweise Pohl (1928) und Wodehouse (1928).

wachsen. Es ist bemerkenswert, daß als unverkennbare Konvergenzerscheinung dreierlei analoge Griffelbildungen entstanden sind:

a) Der Nucellus, d. h. das eigentliche Makrosporangium selbst wächst bei der Konifere *Saxegothaea* als Griffel aus (Abb. 215).

b) Griffelähnliche Integumente besaßen schon manche *Benettitales* mit ihrer Mikropylenröhre (Abb. 189). Noch ausgeprägter ist eine derartig verlängerte Mikropyle bei den *Gnetales* (Abb. 223).

c) Und schließlich erwähnen wir als „typischen Griffel“ die verlängerte Makrosporophyllspitze bei den Angiospermen. Ich weise ausdrücklich auf diese drei analogen Bildungen hin, weil es nach manchen Literaturangaben (z. B. Troll 1928) scheinen könnte, als kämen im Pflanzenreich im Gegensatz zu den Tieren Analogien mit klarer gemeinsamer Funktion nicht oder kaum vor.

Die letztgenannten griffelähnlichen Bildungen sind besonders für Insektenblütler charakteristisch. Ganz allgemein zeigt sich auch hier in den Bestäubungseinrichtungen eine zunehmende Komplikation und Mannigfaltigkeit bei den jüngeren Formen. Gleichzeitig keimen die Mikrosporen immer weiter weg vom Makrosporangium.

Für fast alle Gymnospermen ist es charakteristisch, daß die Mikrosporen ohne äußerlich sichtbare Keimung ins Innere des Makrosporangiums gelangen. Noch mit intakter Sporenmembran führen sie Wind und Pollinationstropfen zunächst in die Pollenkammer und später wenigstens bis innerhalb der Integumente. Bei manchen Koniferen, insbesondere Araucariaceen bleiben sie dagegen in unmittelbarer Nähe des Makrosporangiums liegen. Und bei den Angiospermen endlich beginnen sie ihre Weiterentwicklung schon auf der Narbe des Griffels, also weit entfernt vom Makrosporangium.

Mikrosporenkeimung.

Die Keimung der Mikrosporen, d. h. die ersten Zellteilungen, beginnen eigentlich im Mikrosporangium. Abb. 186 1—5 zeigt gewissermaßen eine Durchschnittskeimung der Phanerogamen-Mikrosporen am Cycadeenbeispiel. An sterilen Zellen bzw. Kernen bilden sich hier: ein frei im Mikrosporenplasma befindlicher Pollenschlauchkern (vgl. den großen Kern der Abb. 186 2 und 3) und zwei der Wand anhaftende Zellen („Prothalliumzelle“ und „Wand“- oder „Stielzelle“ *vp* und *w* in Abb. 186 2 und 4). Nur die verbleibende Spermatozoön-Mutterzelle *k* in Abb. 186 4 hat reinen Geschlechtscharakter und teilt sich in zwei Gametenzellen.

Daß die sterilen Zellen als Ganzes genommen den sterilen Zellen eines Pteridophytenprothalliums (also den vegetativen Prothalliumzellen + Antheridienwandung) entsprechen, ist wohl kaum anzuzweifeln. Es scheint mir dagegen sehr unsicher, welche Zelle man in einzelnen als Prothalliumzelle im engeren Sinne, und welche Zelle man als Antheridienwandungszelle unterscheiden soll, zumal die Umbildungsreihen hier kaum lückenlos genug überliefert sind. Namentlich gilt diese Unsicherheit für die „Wandzelle“ und den Pollenschlauchkern.

Gegenüber diesem *Cycas*-Typ finden wir nun einerseits ursprünglichere Formen der Mikrosporenkeimung mit einer größeren Zahl steriler Zellen. Schon die meisten heutigen Koniferen haben noch eine weitere sterile „Prothallium“-Zelle, ihre Zahl kann bis auf über 40 bei den Podocarpaceen und bei den Araucariaceen anschwellen. Andererseits besitzt *Microcycas* eine größere Anzahl Gameten (Abb. 186 6) auch im ♂ Geschlecht. Es ist wohl sicher, daß die phylogenetische Entwicklung in dieser Richtung von der größeren Zellzahl zur verminderten verlief. Einmal ergibt sich aus der gesamten Generationswechselphylogenie (vgl. S. 85 ff.), daß die Prothallien früher reicher

entwickelt waren; und dann finden wir auch bei keimenden Mikrosporen der paläozoischen Cordaiten ein vielzelliges Prothallium, dessen Zellen (im Gegensatz zu den heutigen Phanerogamen) durch anscheinend recht widerstandsfähige Zellwände abgegrenzt sind.

Das am stärksten reduzierte sterile Gewebe finden wir wieder bei den Angiospermen. In der keimenden Mikrospore entsteht hier nur die Pollenschlauchzelle als einzige sterile Schwesterzelle der Gametenmutterzelle.

Während sich nun diese verschiedenen Teilungsprozesse im Inneren der Mikrospore abspielen, hat sich auch die äußere Gestalt der Mikrospore gewandelt. Die Exine ist geplatzt, nachdem die Mikrospore ins Makrosporangium bzw. in den Pollinationstropfen gelangt ist, die Intine wächst zu einem Pollenschlauch aus.

Je nach den beiden Hauptbefruchtungstypen:

Spermatozoënbefruchtung und Pollenschlauchbefruchtung verläuft aber die weitere Mikrosporentwicklung verschieden.

Bei der Spermatozoënbefruchtung, d. h. bei den *Cycadales* und bei *Ginkgo* wirkt der Pollenschlauch im wesentlichen nur als Haustorium, zur Befestigung und Ernährung der Mikrospore. Er platzt schließlich und entläßt die beiden generativen Zellen, die sich zu freibeweglichen Spermatozoënen umgebildet haben (Abb. 184). Damit in diesem Falle die Befruchtung, d. h. die Verschmelzung mit der Eizelle, vollzogen werden kann, muß natürlich genau wie bei den Pteridophyten die Eizelle nach außen, d. h. gegen die Spermatozoënen, frei daliegen. Dies geschieht durch Auflösung der Nucellusscheitelzellen („Pollenkammer“) und durch Verschleimung der Archegonienhalszellen.

Bei der Pollenschlauchbefruchtung erhält der Pollenschlauch dagegen eine neue Funktion. Er transportiert die generativen Zellen, bzw. die meist im gemeinsamen Plasma frei daliegenden „generativen Kerne“, ins Innere des Makrosporangiums bis an die Eizelle heran. Das Nucellusgewebe braucht daher hier nicht so weit aufgelöst zu werden, eine Pollenkammer ist meist nicht oder nur schwach ausgebildet. Daß die Spermatozoënbefruchtung die ältere Form ist, steht wohl unbedingt fest. Die nur in Flüssigkeit bewegungsfähigen Spermatozoënen erinnern noch an die Ursprünglichkeit des Lebens im Wasser. Die Pollenschlauchbefruchtung, und namentlich die langen Pollenschläuche der Angiospermen, welche den ganzen Griffel durchwachsen müssen, sind dagegen abgeleitet.

Ein eigentümlich abgeleiteter Prozeß ist die sogenannte „doppelte Befruchtung“ der Angiospermen, d. h. die Verzögerung der Prothallienbildung, bis der zweite generative Kern eines Pollenschlauchs den Stammkern des Prothalliums, den sogenannten sekundären Embryosaekern, befruchtet hat. Auf diese Weise wird die Ausbildung eines Nährgewebes (Prothallium) für den Embryo abhängig gemacht vom Eintreten der Befruchtung. Die Pflanze erspart sich eine unnötige Bereitstellung von Nahrung, falls die Befruchtung ausbleibt. Ähnlich können übrigens auch ganze Makrosporangien in „Reserve“ gehalten werden. (Über ihre Entwicklung vgl. Sommer 1929.)

4. Die Embryonalentwicklung des Sporophyten.

Sie bietet wenig sichere Anhaltspunkte für eine phylogenetische Betrachtung. Bei den paläozoischen Phanerogamen kennen wir die Embryonen nicht. Bei allen heutigen Phanerogamen finden wir (im Gegensatz zu den Pteridophyten) durchweg eine Hauptwurzel opponiert dem Sproßpol (Abb. 32). Die Vielzahl der Keimblätter, wie bei den Koniferen, dürfte ursprünglich, die Zweizahl bzw. Einzahl bei den Cycadophyten, *Gnetales* und Angiospermen abgeleitet sein. Im übrigen wiederholt sich das Bild der Pterido-

phyten: in kräftig entwickelte Prothallien wird der Embryo meist durch einen „Suspensor“ hineingeschoben. Bei den meisten *Pinus*-Arten haben wir ein äußerst mannigfaltiges und absonderliches Bild, daß der sogenannte Proembryo, also Embryo + Suspensor, sich in verschiedene getrennte Schläuche verzweigt und an den einzelnen Schlauchenden selbständige Embryonen entstehen. Andere *Pinus*-Arten vermitteln zum Normalfall. In dieser „Polyembryonie“, die in etwas modifizierter Weise auch bei anderen Phanerogamen, insbesondere Angiospermen, auftreten kann, liegt zweifellos eine sekundäre Umbildung vor.

Interessant sind auch die großen Zeitunterschiede in der Entwicklung der Embryonen vom Momente der Bestäubung ab. Bei *Pinus* beispielsweise dauert es ca. 2—3 Jahre, bis der Pollenschlauch die Befruchtung vollzieht und der Same reift. Die entsprechenden Vorgänge vollziehen sich bei den Angiospermen oft in wenigen Tagen. Die langsame Entwicklung wird als ein altertümliches Merkmal angesehen (vgl. Coulter und Chamberlain).

Literatur.

Phanerogamen — Allgemeiner Teil.

- Arber, E. N., Bower, F. O., Ernst, A. und Tischler, G., Fortpflanzung der Gewächse (Archegoniaten, Zwischenstufen und Samenpflanzen). N. W. H., 1913, Bd. 4, S. 18.
 — und Parkin, J., s. S. 348.
 Benson, M., *Telangium Scotti*, a New Species of *Telangium* (*Calymmatotheca*), Showing Structure. Ann. of Bot., 1904, Vol. 18, p. 161.
 Bessey, C. E., The Phylogenetic Taxonomy of Flowering Plants. Ann. Miss. Bot. Gard., 1915, Vol. 2, p. 109.
 Bower, 1913, s. oben unter Arber usw.
 Čelakovský, 1890/92, s. S. 20.
 Claussen, P., s. S. 98.
 Coulter, J. M., The Evolution of Sex in Plants. Univ. of Chicago Science, 1916, Vol. 1. — and Chamberlain, Morphology of Gymnosperms. 2. Aufl., 3. Reihe. Chicago 1925.
 — —, Morphology of Angiosperms. Chicago 1909.
 Doyle, J., Note on the Staminate Cone of *Larix leptolepis*. Proc. R. Irish Ac. 1926, Vol. 37, p. 154.
 Eichler, A. W., Blütendiagramme, Leipzig 1875 und 1878.
 Engler, A., Angiospermae. In Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 14a.
 Ernst 1913, s. oben unter Arber usw.
 Goebel, K. v., Spezielle Organographie der Samenpflanzen. (Organographie d. Pflanzen, 3. Teil), 2. Aufl., Jena 1923.
 Gothan, W., Cycadofilices. In Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 13, S. 5 ff.
 Haan, H. R. M., Contribution to the Knowledge of the Morphological Value and the Phylogeny of the Ovule and its Integuments. Rec. Trav. Bot. Néerl., 1920, T. 17, p. 219; auch Diss. Groningen, 1920.
 Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen usw., Leipzig 1851.
 Jeffrey, E. C., The Anatomy of Woody Plants. Chicago 1917.
 — and Torrey, s. S. 283.
 Kräusel, R., Cordaitales und andere fossile Gymnospermen. In Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 13.
 Kühn, G., Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. Engl. Bot. Jahrb., 1928, Bd. 61, S. 325.
 Neumayer, H., Die Geschichte der Blüte. Abh. Zool. Bot. Ges., Wien 1924, Bd. 14, H. 1.
 Pilger, R., Gymnospermae. In Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 13.
 Pohl, F., Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. Beih. z. Bot. Zentralbl., 1. Abt., 1928, Bd. 45, S. 59.
 Porsch, s. S. 316.
 Sahni, B. 1921, s. S. 309.
 Schnarf, K., Embryologie der Angiospermen. In Linsbauer, K., Handbuch der Pflanzenanatomie II., Berlin 1929, Bd. 10, S. 2.
 Schürhoff, P. N., Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926.
 Scott, D. K., The Early Geological History of the Seed Plants. School Nat. Stud. Union Publ., 1927, Vol. 57.

- Scott, D. K., The Origin of the Seed-Plants. *Genetica*, 1923, Vol. 5, p. 51, und Phases of mod. Sc., 1925, p. 150.
 Sommer, B., Über Entwicklungshemmungen bei Samenanlagen. *Flora*, 1929, N. F. 1924, S. 63.
 Tischler, G., 1923, s. oben unter Arber usw.
 — Allgemeine Pflanzenkaryologie. In Linsbauer, K., *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin 1921/22.
 Tison, s. S. 309.
 Troll, W., 1928, s. S. 21.
 Wodehouse, R. P., The Phylogenetic Value of Pollengrain Character, *Ann. of Bot.*, 1928, Vol. 42, p. 893.
 Ziegenspeck, H., Die systematische Bedeutung der Haploid-Generation. *Bot. Arch.* 1927, Bd. 17, S. 212.

2. U.-Abt.: Gymnospermae.

Die Gymnospermen sind — darüber herrscht wohl nirgends ein Zweifel — keine ganz einheitliche Pflanzengruppe. Viele Autoren sprechen darum von einer „polyphyletischen“ Entwicklung. Zur Vermeidung von Mißverständnissen wird man scharf unterscheiden müssen, was sich „polyphyletisch“ entwickelt haben soll: die Gymnospermen-Sippen oder nur das Merkmal der Gymnospermie.

Wenn sich die ganzen Gymnospermen-Sippen in mehreren Linien, „polyphyletisch“ im strengen Sinne¹⁾ entwickelt hätten, so bedeutet das für jede Sippe eine gesonderte Urzeugung, und für jede Linie eine gesonderte Entwicklung bis zum heutigen Tage. Eine solche Annahme — für die auch keine Beweise vorliegen — wird von den Anhängern der polyphyletischen Richtung kaum vertreten. Die vielen Gemeinsamkeiten der Gymnospermen untereinander und mit anderen Kormophyten (ich nenne nur den Generationswechsel und das Archegonium) sprechen für eine gemeinsame Urform der Gymnospermen.

Die meisten Anhänger einer polyphyletischen Entwicklung meinen darum auch nur, daß sich das Merkmal der Gymnospermie polyphyletisch entwickelt habe. Der letzte gemeinsame Gymnospermenahn sei noch gar keine Gymnosperme gewesen, sondern etwa ein Pteridophyt, und es hätten sich dann aus verschiedenen Pteridophytenstämmen Gymnospermensippen konvergent herausdifferenziert. Die Gymnospermen müßten in diesem Falle als eine gemeinsame Organisationsstufe, aber nicht als eine (als Gymnospermen einheitliche) Pflanzengruppe bezeichnet werden.

Diese Annahme einer polyphyletischen Entwicklung der Gymnospermie ist nicht ganz von der Hand zu weisen. Ja in einem Falle ist sie sicher. Die Lepidospermen (vgl. S. 152) haben als eine Gruppe der Lycoposiden sicher das Merkmal der Gymnospermie unabhängig von „typischen“ Gymnospermen, sagen wir z. B. unabhängig von den Pteridospermen und Cycadophyten, erworben.

Schwieriger ist eine Entscheidung der Frage, ob auch innerhalb der „echten“ Gymnospermen die Gymnospermie einmal oder polyphyletisch erworben wurde. Eine sichere Antwort ist da meines Erachtens überhaupt nicht zu geben. Wir können nur das Gewicht der entgegengesetzten Argumente prüfen.

Gewiß zeigen die heutigen Gymnospermensippen sowohl in ihren vegetativen Organen wie in ihren Fortpflanzungsorganen große Unterschiede. Man vergleiche z. B. einen Cycadeenwedel (Abb. 176) mit einer Koniferennadel (Abb. 216) oder ein Cycadeen-Makrosporophyll (Abb. 183) mit den Makrosporangienständen der Koniferen (Abb. 213). Aber wer wollte es als grundsätzlich unmöglich bezeichnen, daß ein pteridospermenartiger Ahn gelebt habe,

1) Vgl. unten S. 379 ff.

von dem aus die Entwicklung divergierend zu den Cycadophyten und den Koniferen ging¹⁾. Ferner, wenn wir einmal annehmen wollten, daß die Cycadeen und die Koniferen (als die heute wohl verschiedenartigsten Gymnospermenordnungen) die Gymnospermie gesondert erworben hätten, dann müßten wir wohl diese Annahme einer polyphyletischen Entwicklung noch auf sehr viel mehr Gymnospermensippen ausdehnen. Denn auch innerhalb der Koniferen und der Cycadophyten gibt es erhebliche Unterschiede (man denke an die Sporangienstände der *Benettitales* und *Cycadales*, oder an die Sporangienstände von *Taxus* und *Pinus*, oder an die gesamte Morphologie der verschiedenen *Gnetales*-Gattungen). Gegen die Annahme aber, daß eine große Zahl der Gymnospermen ihre Makrosporangien zu Samenanlagen umgebildet hätten, spricht gerade die doch im ganzen so ähnliche Gestaltung dieser Samenanlagen selbst. Es wäre eine höchst auffällige Konvergenzerscheinung, die unwahrscheinlicher anmutet als eine monophyletische Entwicklung.

Literatur.

Gymnospermen. — Allgemeiner Teil.

- (Vgl. Literatur: Phanerogamen, Allgemeiner Teil, S. 239; insbesondere Arber usw., Coulter und Chamberlain, Eichler, Goebel, Neumayer und Pilger.)
- Bailey, J., Some Salient Lines of Specialization in Tracheary Pitting I. Gymnospermae. *Ann. of Bot.*, 1925, Vol. 39, p. 587.
- Berry, E. W., The Geological History of Gymnosperms. *Plant World*, 1915, Vol. 19, p. 27.
- Čelakovský, L., Die Gymnospermen. *Abh. d. böhm. Ges. d. Wiss., nat. Kl.*, 1890, 7. F., Bd. 4.
- Gothan, W., Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. *Abh. Pr. Geol. Landesanst.*, 1905, N. F. Bd. 44.
- Mez, C., und Kirstein, K., Serodiagnostische Untersuchungen in der Gruppe der Gymnospermen. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 1920, Bd. 14, S. 145.
- Sahni, s. S. 316.
- Strasburger, E., Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.
- Tiegheem, Ph. van, Anatomie comparée de la fleur fem. et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. *Ann. Sc. nat.* 1869, T. 5, sér. X, p. 269.

1. Kl.: Pteridospermeae Oliver u. Scott (= *Cycadofilices* Potonié²⁾).

Diese Gymnospermengruppe, welche zwischen Farnen (insbesondere aus der Verwandtschaft der *Marattiáles*) und Gymnospermen (insbesondere Cycadophyten) vermittelt, war zweifellos im Paläozoikum, d. h. (Ob.-Devon) Karbon — Rotliegenden sehr zahlreich und formenreich vertreten. Leider finden wir ihre Teile meist nur isoliert. Es war darum einer der größten Triumphe der paläobotanischen Forschung, als es gelang, die isolierten Teile einer Pteridosperme (*Lyginodendron*) miteinander in Verbindung zu bringen (s. unten). Wegen dieser Schwierigkeiten sind auch heute erst zwei Pteridospermengruppen genauer bekannt: die Lyginodendren und die Medullosen. Man muß sich aber hüten, die speziellen Eigentümlichkeiten dieser beiden Gruppen als Kennzeichen für die gesamten Pteridospermen gelten zu lassen. Immerhin sind die Lyginodendren und die Medullosen in vielen Merkmalen so verschieden, daß sie — zusammen mit den übrigen isolierten Resten — die Vielgestaltigkeit der Pteridospermen ahnen lassen.

1) Vgl. z. B. die allerdings noch nicht endgültig geklärte Gattung *Schuetzia* nach Schuster.

2) Es ist schon viel diskutiert worden (vgl. Gothan 1926 und Scott), welcher Name, der für Stämme geprägte ältere: „*Cycadofilices*“ oder der für die fruktifizierende Pflanze geprägte: „*Pteridospermeae*“ heute gültig sei. Meines Erachtens liegt hier ein Fall vor, bei dem die sachlichen Gründe für beide Entscheidungen ungefähr gleich gewichtig sind. Ich ziehe den Namen Pteridospermen vor, da er mir heute der gebräuchlichere erscheint und da er auch leichter sprachlich zu verwenden ist als „*Cycadofilices*“.

1. Fam.: Lyginodendraceae.

Als Typus der Pteridospermen muß man immer noch notgedrungen *Lyginodendron Oldhamium* Binney (dem Habitus nach ein Klimmfarn aus dem produktiven Karbon) betrachten. Denn keine andere Pteridosperme ist auch nur in einigermaßen gleicher Vollständigkeit bekannt.

Erst Oliver und Scott (1904) sowie Kidston (1906) gelang der Nachweis, daß zu *Lyginodendron* folgende Teile, die meist lange schon bekannt und selbständig benannt waren, zusammengehören:

Stämme, (bzw. ursprüngl. Stammabdrücke) *Lyginodendron*¹⁾ *Oldhamium* Binn.
Rinde (Struktur) *Dictyozylon Oldhamium* Will.

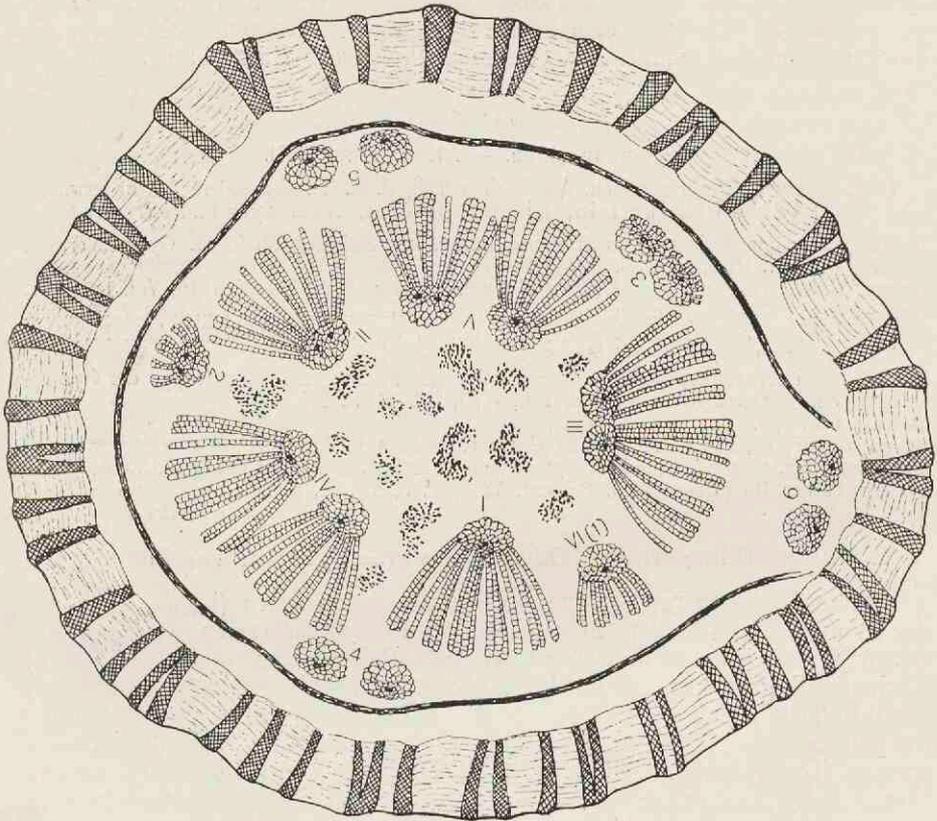


Abb. 161 A.

Abb. 161 A u. B. *Lyginodendron Oldhamium* Will. (Ob.-Karbon.) Stämmchen quer.

A. etwas vereinfachter Querschnitt eines sehr jungen Stämmchens.

I—V die fünf (von II ab sich verdoppelnden) primären Leitbündel mit dem mesarchen Protoxylem (schwarzer Punkt).

1—6 die sechs Blattspurstränge, die sich jeweils nach links (entgegen dem Uhrzeigersinn) von den Leitbündeln losgelöst haben und durch einen Markstrahl peripherwärts ziehen; sie verdoppeln sich von 2 ab. Blattspurstrang 6 durchbricht die Endodermis.

(Original.) Vergr. 5mal.

1) Da sich dieser von Gurlie 1843 gewählte Name vorzugsweise auf *Lepidodendron* bezog und erst später, namentlich durch Williamson 1872, eindeutig auf Strukturen unserer Art bezogen wurde, hat Potonié die Bezeichnung durch *Lyginopteris* ersetzt. Vgl. dazu Gothan 1921, S. 126.

| | |
|---|--|
| Wurzeln (Struktur) | <i>Kaloxylon Hookeri</i> Will. |
| Blätter (Abdrücke). | <i>Sphenopteris Hoeninghausi</i> Brongn. |
| Blattstiele (Struktur) | <i>Rhachiopteris aspera</i> Will. |
| weibliche Sporangien bzw. Samen | <i>Lagenostoma Lomaxi</i> Will. |
| männliche Sporangien bzw. Sporophylle | <i>Crossotheca?</i> oder <i>Telangium?</i> |

Der entscheidende Nachweis, daß die *Lagenostoma*-Samen mit einer Pflanze von Farnhabitus zusammengehören, wurde vor allem durch die übereinstimmende Drüsenbeschaffenheit (Abb. 166 und 169 A) erbracht. Große Skeptiker haben schon darauf hingewiesen, daß wir heute gleichartige Drüsen auch manchmal auf verschiedenen Pflanzen finden. Wenn man aber die Gesamtargumente für die Rekonstruktion von *Lyginodendron* berücksichtigt, wird man höchstens zum Schluß

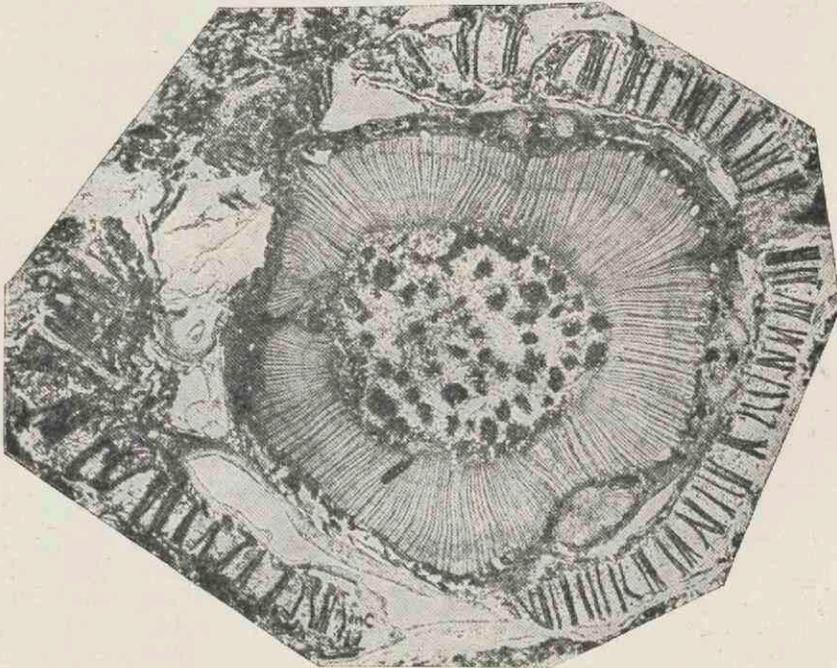


Abb. 161 B.

B. Photographie eines Stämmchens mit viel Sekundärholz. Vergr. 12mal.
[Aus Harder 1928 (in Strasburger usw.) Abb. 527. Nach Scott.]

kommen, daß derzeit unter dem Namen *Lyginodendron Oldhamium* eine Reihe nahverwandter Pflanzen zusammengefaßt werden. Für die gesamte Phylogenie der Phanerogamen oder auch nur der Pteridospermen ist aber eine solche systematische Detailfrage belanglos.

1. Stamm.

Lyginodendron macht bei wenig eingehender Betrachtung seines Stammquerschnittes (Abb. 161) einen durchaus modernen Eindruck. In jüngeren Sproßachsen haben wir eine deutliche Eustele, in älteren Stämmen überwiegt dagegen das (in radialen Reihen angeordnete) Sekundärholz. Kurz, wir haben den Typus eines Holzstammes, so wie er heute bei den Phanerogamenbäumen vorherrscht. Allerdings war der Stammdurchmesser (bis zu 4 cm) im Verhältnis zu seiner Länge und zu den ansitzenden großen Wedeln ziemlich gering. Das

begründete die Vermutung (vgl. z. B. Scott 1923, Titelbild), *Lyginodendron* habe sich als Klimmpflanze auf andere Bäume gestützt.

Primärstruktur. Die primäre Stele von *Lyginodendron* ist eine Eustele, bestehend aus 5¹⁾ kollateralen Leitbündeln, welche ein Mark mit eigentümlichen Nestern dunkelgefärbter Zellen (Sekret?- bzw. Steinzellen) umschließen. Auch bei heutigen Lianen, z. B. bei der Asclepiadacee *Hoya carnos*a, finden wir im Mark ähnliche Steinzellen, die vielleicht die Zugfestigkeit des Stammes steigern. Die Einzelstruktur der Holzelemente, der Tracheiden, klingt gleichfalls sehr an Phanerogamen (allerdings von primitivem Bau) an. Wir werden ähnlichen Tracheiden bei den karbonischen Cordaiten sowie bei rezenten *Cycadales* und *Araucarien* begegnen. Die Protoxylemelemente sind nämlich englumige Spiraltracheiden; das Metaxylem (ebenso wie das Sekundärholz) besteht aus Tracheiden mit dichtgedrängten Hoftüpfeln an den Radialwänden (Ableitung solcher Tracheiden aus Tracheiden mit Spiral- bzw. Netzstruktur vgl. oben S. 70 und Abb. 25).

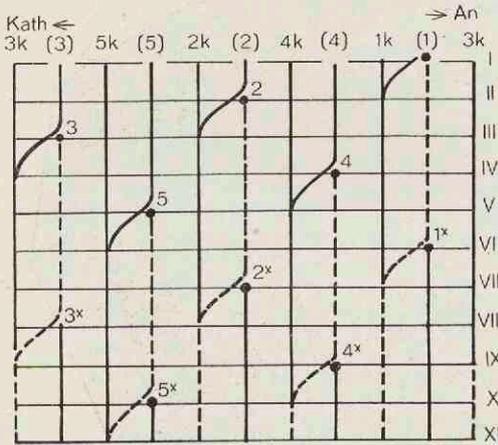


Abb. 162.

Schema des Leitbündelverlaufs bei *Lyginodendron Oldhamium*. ²/₅ Blattstellung.

Die Punkte 1—5 und 1^x—5^x zeigen die Abgangsstellen der Blätter an.

(1)–(5) am Diagrammkopf = Orthostichen der Blätter.

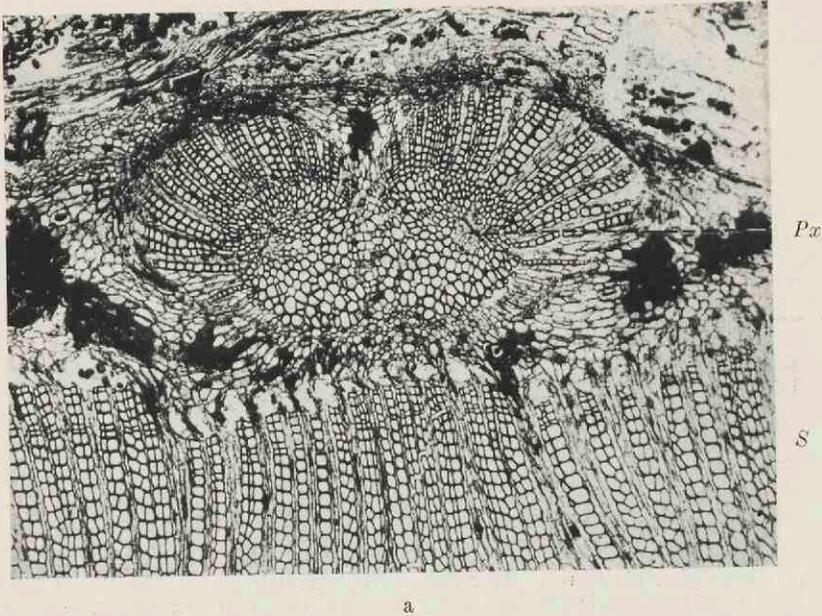
1k—5k = die im Stamm durchlaufenden Leitbündel. I—XI am rechten Diagrammrand = 11 Internodien.

(Aus Scott, 1923, Fig. 17.)

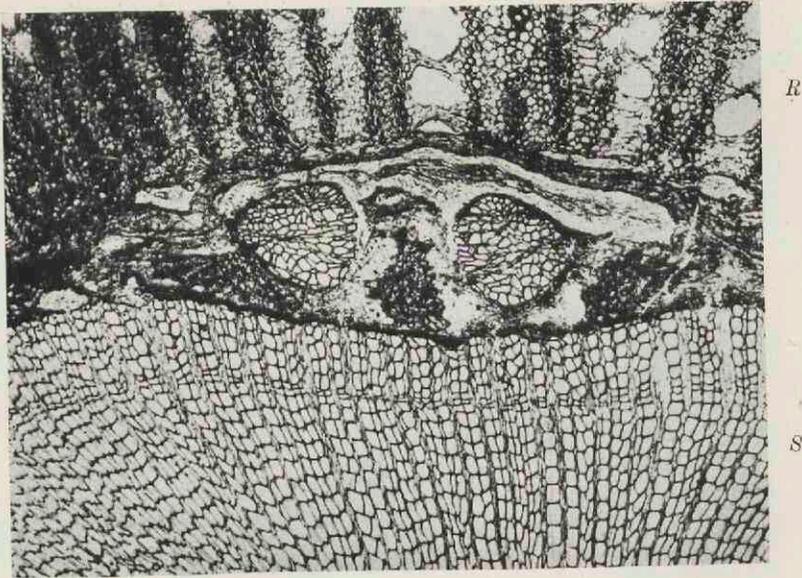
entlang durch, doch zweigen sich Blattspurstränge entsprechend der ²/₅-Stellung der Blätter von ihnen ab (vgl. Abb. 163). Dementsprechend sind die Leitbündel, welche gerade Blattspurstränge abgeben, verdoppelt (vgl. z. B. Abb. 161 A). Es klingt in dieser Blattstellung und in der Ablösungsweise der Blattspurstränge noch die ehemalige Gleichwertigkeit von Stamm und Blatt deutlich nach. Ferner teilen sich die abgehenden Blattspurstränge noch innerhalb der Rinde in zwei gleiche Teile (Abb. 162) entsprechend der frühzeitigen Gabelung einer Blattaehse (Abb. 167) — wieder ein unverkennbar primitives Merkmal.

Sekundärstruktur. Der Bau des Sekundärholzes entspricht im Querschnitt völlig dem Bilde eines Gymnospermen- oder auch eines Calamiten- bzw. Lepidophytenstammes, da bei all diesen Bäumen die Tracheiden gleich groß sind. Wie bei fast allen paläozoischen Hölzern fehlen auch bei *Lyginodendron*

1) Durch Teilung (s. S. 244 unten und Abb. 162) scheinbar mehr!



a



b

Abb. 163. *Lyginodendron Oldhamium*. Stammquerschnitte.
Blattspurstränge zwischen Holzteil und Rinde getroffen.

a) tiefer gelegener Schnitt, der Blattspurstrang teilt sich gerade, außen ist ihm noch Sekundärholz angelagert.

b) höher gelegener Schnitt, der Blattspurstrang zweigeteilt. Sekundärholz verschwunden.

S = Sekundärholz des Stämmchens; *R* = Rinde des Stämmchens.

Px = Protoxylem des Blattspurstrangs, anschließend daran das Metaxylem besonders einwärts („zentripetal“) stark entwickelt. Peripherwärts das Sekundärholz des Blattspurstrangs.

(Original), Schiffsamml. Pflanzensystem. Inst. Berlin Nr. 464 und 139. Vergr. 18mal.

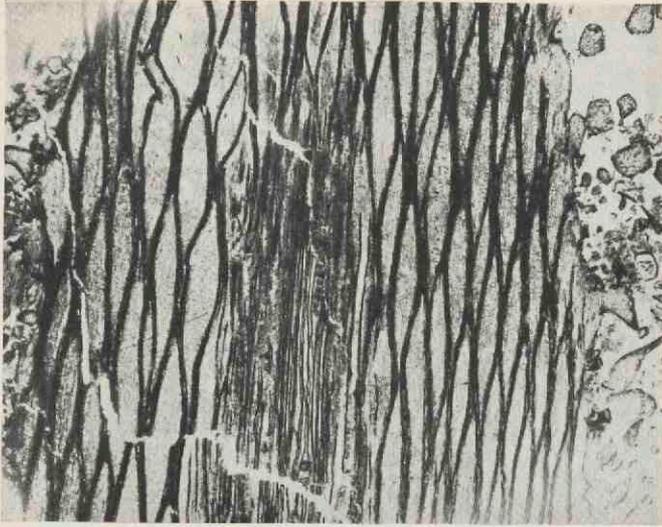


Abb. 164. *Lyginodendron Oldhamium*. Stämmchen (längs-tangential).
In der Rinde [sind die Gitterstruktur der Sklerenchymplatten zu beiden Seiten des Holzkörpers, sowie ganz außen die Dornen sichtbar: Vergr. 4,5mal.
(Original), Schiffsammlung Pflanzensystem. Inst. Berlin Nr. 481.

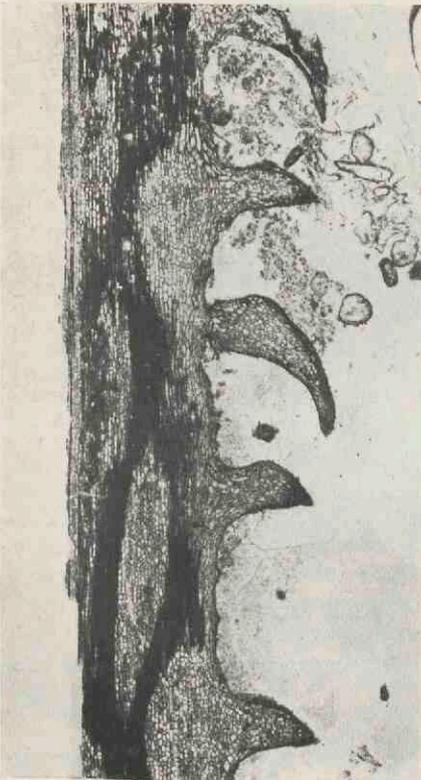


Abb. 165. *Lyginodendron Oldhamium*.
Rinde längs, mit Kletterdornen (rechts).
Vergr. 8mal. (Original), Schiffsamml.
Pflanzensyst. Inst. Berlin Nr. 481.



Abb. 166. *Lyginodendron Oldhamium*.
Stieldrüse, welche dem Blattstiel (unten mit
deutlicher „Dietyoxylon“-Struktur) aufsitzt.
Vergr. 17mal.
(Original), Schiffsamml. Pflanzensyst. Inst.
Berlin Nr. 540.

Jahresringe. Bemerkenswert am *Lyginodendron*-Holz ist ferner der große Reichtum an Markstrahlen (vgl. z. B. Abb. 163). Der Stamm dieser Klimmpflanze wurde durch die zahlreichen ziemlich breiten Markstrahlen offenbar minder starr und ferner aufnahmefähiger für die zahlreichen, von den großen Blättern gelieferten Assimilate. Die Blattspurstränge verlaufen durch die primären, d. h. bereits zwischen den primären Leitbündeln angelegten, Markstrahlen. Auch an die Blattspurstränge wird Sekundärholz angelegt (Abb. 163).

Rinde. Namentlich an der älteren Rinde finden wir eine eigentümliche mechanische Gitterkonstruktion, d. h. gitterförmig verflochtene Sklerenchymplatten („*Dictyoxylon*-Struktur“, Abb. 164). Es kam auf diese Weise unzweifelhaft eine den lianenartigen Kletterwuchs unterstützende geschmeidige Festigkeit des Stammes zustande. Auch die Dornen mit abwärts gerichteter Spitze (Abb. 165), ferner vielleicht die Drüsen, mit denen die Epidermis (Abb. 166) bekleidet war, erleichterten wohl das Klettern.

2. Blatt.

Das Blatt (*Sphenopteris Hoeninghausi*) war in seinem Habitus ein typisches, reich gegliedertes Farnblatt (Abb. 167). Wir erwähnten als altertümliches Merkmal schon die Gabelung der Blattachse. Abweichend vom Farnhabitus sind aber die schon genannte Sekundärholzbildung im mesarchen Blattspurstrang und die ziemlich tief eingesenkten (im Querschnitt wie bei Gymnospermen ungefähr dreieckigen) Spaltöffnungen (Abb. 168).

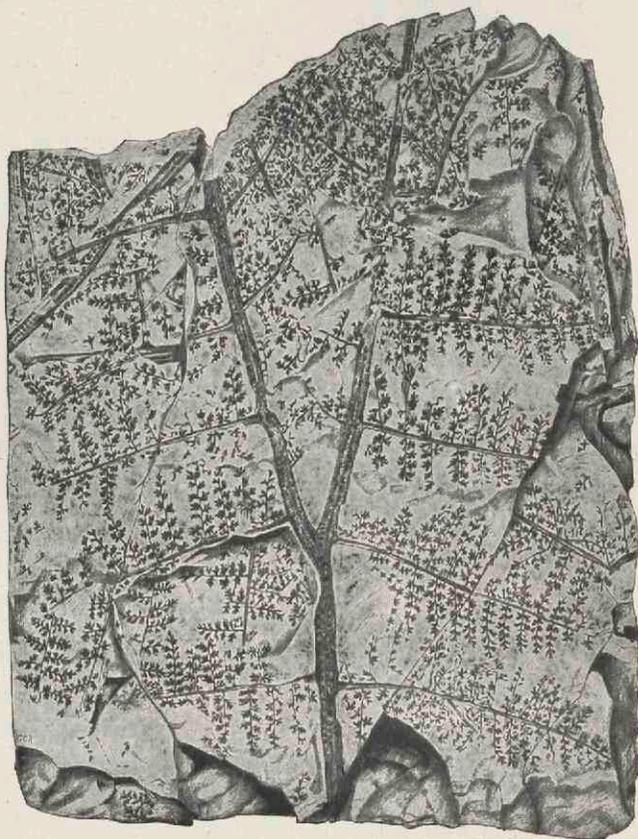


Abb. 167. *Lyginodendron Oldhamium*.
Gegabeltes Laubblatt (= *Sphenopteris Hoeninghausi* Brongn.).
 $\frac{1}{3}$ nat. Gr.
(Aus Harder [in Strasburger usw.] 1928, Abb. 526. nach Potonié 1890, Taf. 7.)

3. Fortpflanzungsorgane.

a) **Gesamtaufbau.** Die Gesamtanordnung der Sporangienstände war noch durchaus farnähnlich. Die Sporophylle waren gefiedert wie ein Farnblatt (vgl. die entsprechenden Abbildungen 159 und 160¹⁾), nur saßen natürlich

1) Wir kennen den Aufbau des ♀ Sporophylls von *Lyginodendron* selbst nicht, darum müssen wir hier auf andere Pteridospermen zurückgreifen.

an Stelle der Phylloide Sporangien. Ja, die gelegentlich vorkommenden „gemischten“ Sporophylle von *Lyginodendron* zeigten die Homologie zwischen Telomen und Phylloiden noch besonders deutlich; hier, beim männlichen Sporophyll (vgl. Abb. 171) war nämlich häufig ein Teil laubblattartig ausgebildet. Blütenbildung, d. h. ein Zusammenfassen der Sporophylle an einer Achse mit beschränktem Spitzenwachstum, fehlte bei *Lyginodendron*, wie wohl bei den meisten Pteridospermen. Die Sporophylle saßen zwischen den mit ihnen

homologen Laubblättern. (Wegen der Ableitung von heterosporen Farnen vgl. auch Chamberlain 1925.)

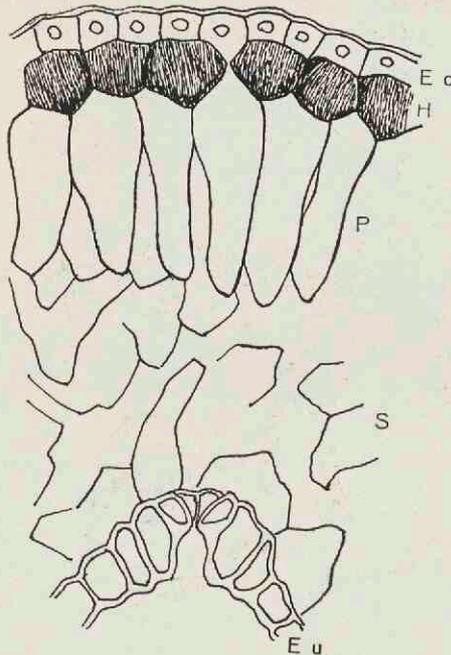


Abb. 168. *Lyginodendron Oldhamium*
(oder nah verwandte Form).

Blattquerschnitt.

- Eo* = Epidermis der Blattoberseite.
H = Hypodermis.
P = Palisadenparenchym.
S = Schwammparenchym (teilweise zerstört).
Eu = Epidermis der Unterseite mit Spaltöffnung.

Original. Vergr. 295mal.

(Schliffsamml. Tüb. Bot. Inst. Nr. 465 e.)

ein wichtiges Zeugnis für die Zusammengehörigkeit der verschiedenen Organe. Dann ist auch ihre morphologische Deutung ebenso wie die des (einzigen) Integuments am Makrosporangium umstritten. Sowohl die Cupula wie das Integument sind nämlich von Leitbündeln durchzogen, so daß sie den Eindruck eines verwachsenen Blattquirls nach Art eines verwachsenen Kelches machen. Es ist darum die verbreitetste (und meines Erachtens bestbegründete) Annahme, daß sowohl Cupula wie Integument aus einem Quirl schützender Blättchen hervorgegangen seien. Die Anwesenheit von Leitbündeln wäre also nach dieser Auffassung ein primitives Merkmal (vgl. oben S. 233).

Eine 2. Annahme sieht sowohl in der Cupula, wie im Integument nachträgliche Wucherungen. In diesem Falle wäre es erstaunlich, daß die Hüllbildungen von vornherein so massiv und kräftig entwickelt auftreten und bei jüngeren Formen

b) **Makrosporangien.** Die einzelnen, durchweg isoliert gefundenen Makrosporangien oder Samenanlagen könnte man (in Unkenntnis der Zusammengehörigkeit) leicht für Cycadeen-Makrosporangien halten (vgl. Abb. 169 c und d). So groß ist die Ähnlichkeit, auch im inneren Aufbau. Sie sind das auffälligste Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Farnen und nähern die Pteridospermen so stark den übrigen Gymnospermen, daß man schon die Sonderung der Pteridospermen von den Cycadophyten für unbegründet erklärt hat (Wieland, z. B. 1924).

Die Makrosporangien bestehen aus 2 Teilen, aus dem eigentlichen Makrosporangium und einer „Cupula“ (Abb. 169 a), welche die Makrosporangien umschließt wie der gleichgenannte Becher die Eicheln (*Quercus*-Früchte). Die Cupula hat schon wiederholt in der Diskussion phylogenetischer Probleme eine ziemlich Rolle gespielt. Einmal lieferten die gestielten Drüsen, welche ihr ebenso wie den vegetativen Teilen ansitzen (Abb. 166),

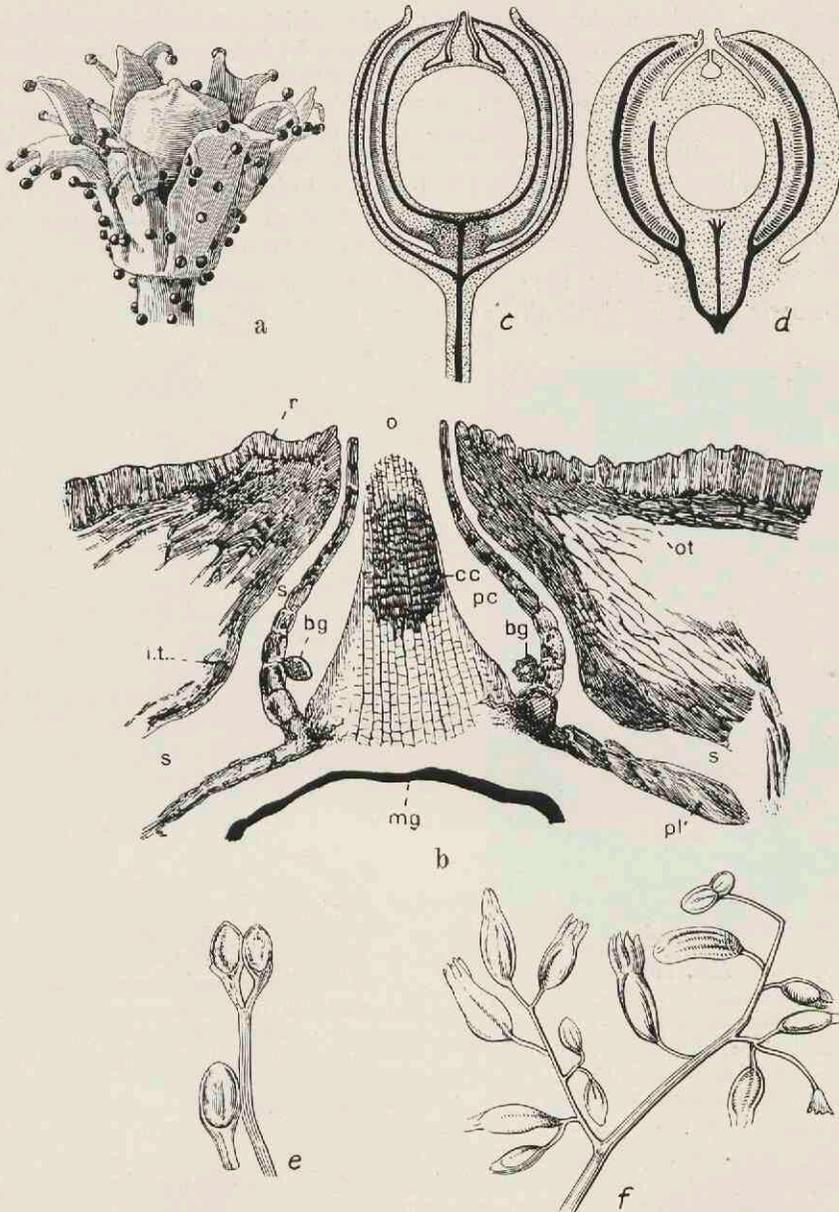


Abb. 169. Makrosporangien und Makrosporophylle der Pteridospermen.

a—c) Makrosporangium von *Lyginodendron Oldhamium*. Ob.-Karbon

- a) Rekonstruktion mit Cupula (Drüsen!). Vergr. 5mal.
 b) Längsschnitt durch die Mikropylengegend. *pc* Pollenkammer; *bg* Mikrosporen. Vergr. 52mal.
 c) gesamter Längsschnitt, schematisiert. Leitbündel schwarz, „Sklerotesta“ gestrichelt. Vergr. 6mal.
 d) Längsschnitt von *Cycas Rumphii* (Miq.) (zum Vergleich). Signaturen wie c). Vergr. ca. 5mal.
 e) *Eospermatopteris textilis* Goldr. Ob.-Devon. 3 Samen? Vergr. 1,4mal.
 f) Makrosporophyll von *Logenostoma (Radiospermum) Sinclairi* (Arb.) mit Cupula- umhüllten Samen. Vergr. 1,2mal.
 a und c) nach Oliver 1905, Vergr. 1,4mal. b) nach Scott 1923, Abb. 33.
 d) nach Oliver 1903. e) nach Goldring 1924. f) nach Arber, Taf. 2, Abb. 8 und 10 komb.

im allgemeinen eher an Ausgestaltung (z. B. der Leitbündel) verlieren. Die Hauptbegründung für diese 2. Annahme ist negativer Art, sie basiert auf der allgemein verbreiteten Erscheinung: bei rezenten Formen treten an Blättern unmittelbar keine Blätter auf. Demgegenüber kann man schon hier betonen, daß die Makrosporophylle, namentlich bei den Pteridospermen, im allgemeinen noch keineswegs Blattorgane mit solch starrer Dorsiventralität und „Blattcharakter“ wie die heutigen Laubblätter sind. Der Schluß beruht auf einer verfehlten Übertragung der Eigenschaften rezenter Formen auf die Formen der Vergangenheit. Wir werden einem solchen Fehlschluß noch öfter begegnen.

Vom inneren Aufbau des eigentlichen Makrosporangiums (Abb. 169 u. 170) haben wir schon die Pollenkammer erwähnt, in der man auch gelegentlich



Abb. 170.

Lyginodendron Oldhamium. Samen
(= *Lagenostoma Lomoxi*).

Längsschnitt (Erläuterung vgl. Abb. 169).
Vergr. 11mal.

Original. Schiffsamml. Tüb. Geol. Inst.
Nr. 1.

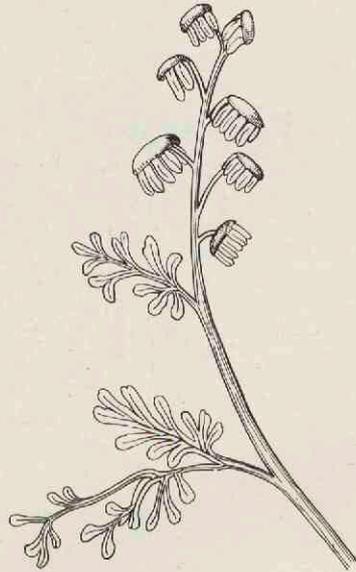


Abb. 171.

Crossolobea Hoeninghausi Kidst.

Wahrscheinlich das Mikrosporophyll von *Lyginodendron Oldhamium*.

Gemischtes Sporophyll, oben fertil, unten steril.
Vergr. 2,5mal.

(Nach Kidston, 1906 und Scott, 1923, Fig. 40,
kombiniert.)

Pollenkörner gefunden hat. Die Pollenkörner sind also hier (im Gegensatz zu den Lepidospermen und den heterosporen Pteridophyten) im Inneren des Makrosporangiums gekeimt; sie entließen aber wohl (wie bei heutigen Cycadeen und *Ginkgo*) noch Spermatozoen. Wenigstens hat man schon bei anderen Pteridospermen in der Pollenkammer Pollenkörner gefunden, die ein wenigzelliges Prothallium (z. B. *Stephanospermum akenioides* und *Physostoma elegans* nach Oliver 1904 und 1909) und mutmaßliche Reste von Spermatozoen zeigten.

Im Inneren des Makrosporangiums liegt eine einzige Makrospore. Bei *Lyginodendron* selbst ist ihre weitere Entwicklung nicht bekannt. Dagegen ließ der Pteridospermensamen: *Stephanospermum akenioides* innerhalb seines (ziemlich zerstörten) Prothalliumgewebes 2 Archegonien erkennen. Also auch in diesem Punkte schließen sich die Pteridospermen völlig an die heutigen

Cycadophyten an. Merkwürdigerweise hat man aber noch in keinem Pteridospermensamen einen Embryo gefunden. Ob die Weiterentwicklung der Samen erst sehr spät — etwa nach dem Abfallen — vor sich ging, oder ob andere Gründe hier die Entwicklungsvorgänge verschleiern, ist unsicher. Jedenfalls haben wir hier ein ungelöstes Problem — übrigens in gleicher Weise auch bei fast allen anderen paläozoischen Samen (vgl. oben S. 153).

c) **Mikrosporangien** (Pollensäcke). Kidston (1905) hat Abdrücke von Sporangien beschrieben, welche in Übereinstimmung mit dem Entdecker meist als die Mikrosporangien von *Lyginodendron* angesehen werden. Diese *Crossotheca Hoeninghausi* genannten Sporangien sitzen an einem *Sphenopteris*-Blatt (Abb. 171), bei dem einzelne Fiedergruppen in charakteristischer Weise umgewandelt sind. Sie sind „peltat“ geworden, d. h. dem Stiel sitzt eine runde Scheibe an, von der 6—7 Sporangien herabhängen. Die eilänglichen und zugespitzten Sporangien sind frei, sie bestehen aber aus 2 Fächern. Darin hat man schon Anklänge an die Angiospermen gesehen. Morphologische Einzelheiten des Sporangienbaus sind wegen des ungünstigen Erhaltungszustandes noch etwas umstritten.

Überhaupt ist die Zugehörigkeit der Mikrosporangien viel weniger gesichert als die der Makrosporangien. Insbesondere haben Gothan und Potonié (vgl. z. B. 1921, S. 133) ihre Zweifel an der Zugehörigkeit von *Crossotheca Hoeninghausi* zu *Sphenopteris Hoeninghausi* und damit zu *Lyginodendron Oldhamium* wiederholt ausgesprochen. Man sprach darum auch schon andere farnähnliche Sporangien, z. B. die *Telangium* genannten Synangien, als Mikrosporangien von *Lyginodendron* an, wodurch diese Pteridosperme sowohl mit den *Marattiales* wie mit den Angiospermen in engere Beziehung gebracht würde. All diese Zweifel betreffen aber wohl nur die Detailfrage des genaueren Mikrosporophyllaufbaus; denn daß die Mikrosporangien von *Lyginodendron* wie die der anderen Pteridospermen im großen und ganzen den Farnsporangien gleichen, darüber dürfte wohl kein Zweifel herrschen.

4. Wurzeln.

Auch die Wurzeln verbinden Merkmale der Pteridophyten mit solchen der Samenpflanzen. Ihr primärer Bau ist durchaus pteridophytenartig. Später erhalten die dicken Wurzeln durch sekundäres Dickenwachstum die Ausgestaltung der Samenpflanzenwurzeln.

Lyginodendron nahestehende Pteridospermen.

Eospermatopteris. Bereits aus dem Ob.-Devon werden Pteridospermen angegeben. Relativ am sichersten dürften die Angaben von Goldring (1924) über *Eospermatopteris textilis* Goldr. aus dem Staate New York sein. Ihrem vegetativen Aufbau nach ist diese Pflanze ein typischer Baumfarn (Abb. 172) gewesen. Die Rinde hatte ein Sklerenchymnetz, ähnlich wie *Lyginodendron*, sonst ist wegen der ungünstigen Erhaltung kein anatomisches Detail bekannt. Das Laub bestand aus dreifach gefiederten Wedeln. Die Telome waren noch gabelig verzweigt, von *Sphenopteris*-ähnlicher Gestalt.

Das Interessanteste sind die „Samen“ (Abb. 169f). Sie stehen noch wie die sterilen Telome als Gabelpaare an Sporophyllen, die den Laubblättern in ihrem morphologischen Aufbau völlig entsprechen. Die Mikrosporangien sind nach dem *Crossotheca*-Typ entwickelt, mit zahlreichen Sporangien auf der Unterseite der peltaten Fiedern. Leider kennen wir für beide Geschlechter keine anatomischen Einzelheiten. Es ist auch nicht leicht, aus der vorliegenden Schilderung zu entnehmen, wieweit die Angaben über Spuren einer Cupula bzw. eines

Integumentes. sowie über die Zusammengehörigkeit dieser Fossilien gesichert sind. Bis auf weiteres wird man so *Eospermatopteris* mit großer Wahrscheinlichkeit als eine Pteridosperme bezeichnen dürfen. Die Möglichkeit, daß hier nur eine sehr stark ausgeprägte Form von Heterosporie vorliegt, scheint mir aber auch nicht ganz ausgeschlossen.

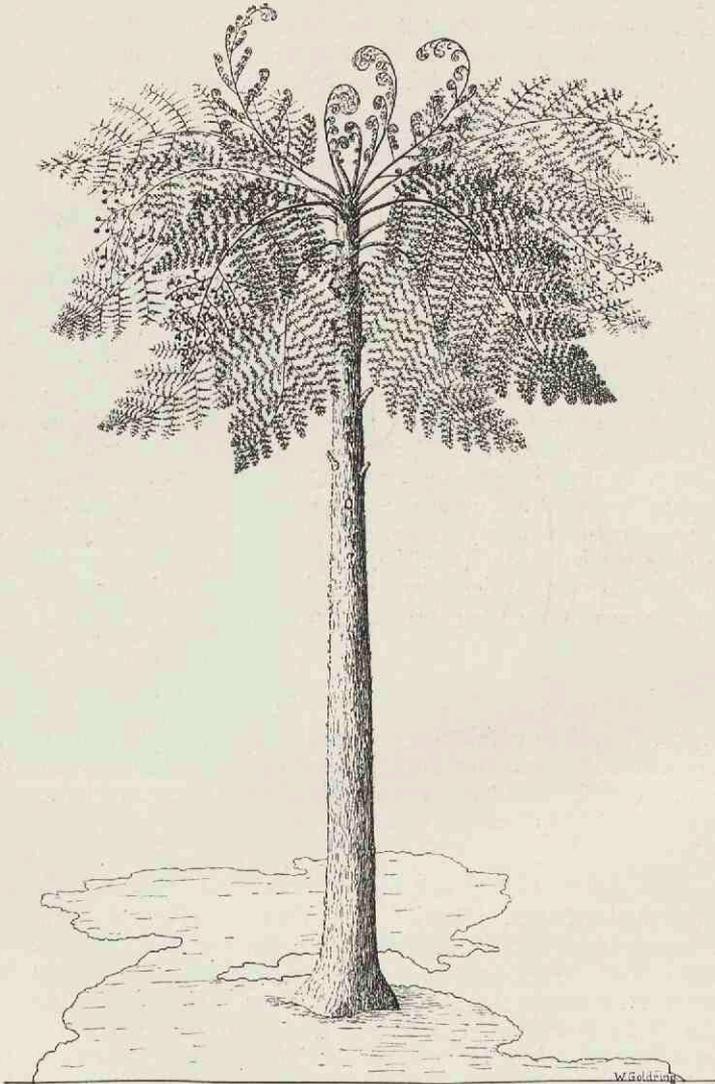


Abb. 172. *Eospermatopteris textilis* Goldr.

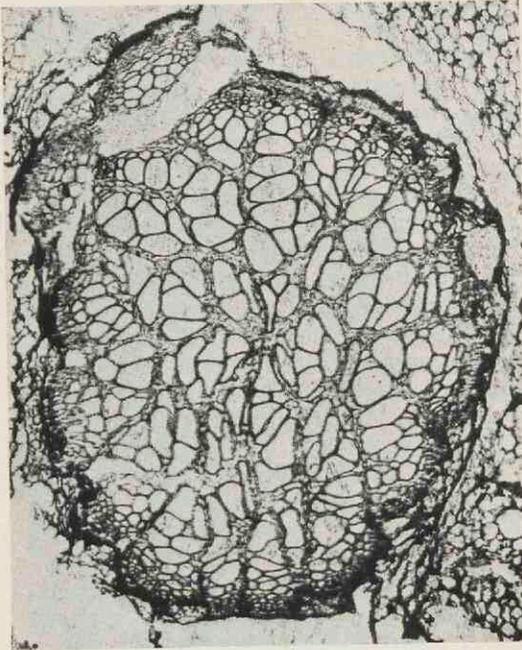
Wahrscheinlich eine Pteridosperme aus dem Ob.-Devon.

Rekonstruktion nach Goldring (1924) aus Knowlton, 1927, Fig. 24.

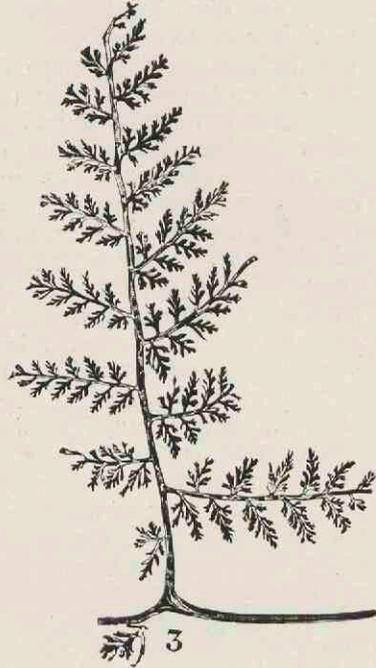
Heterangium. Von dieser, mit *Lyginodendron* sicher nahe verwandten, vorzugsweise kulmischen Gattung (Abb. 173) sei nur die Protostele (Abb. 173 1 und 2) des Stammes geschildert, welche [ähnlich wie die Stele des Farnes *Trichomanes* (Abb. 146)] durch parenchymatisches Gewebe in einzelne unregelmäßig gelagerte mesarche Leitbündel aufgeteilt erscheint.

Nach außen schloß auch hier Sekundärholz an. Die Blätter und Samen waren denen von *Lyginodendron* sehr ähnlich (Abb. 173 3).

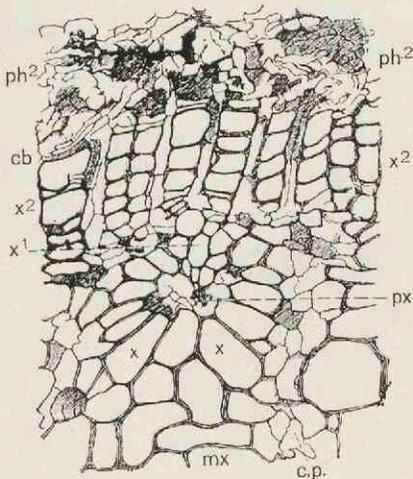
Eine ähnliche Stammanatomie wie *Heterangium* zeigt das gleichaltrige *Rhetinangium Arberi* (Gordon 1912). Bei dieser Pteridosperme saßen die



1



3



2

Abb. 173.

Heterangium Grieviei Will. (U.-Karbon.)

1 Protostele des Stämmchens (quer). Man sieht die Auflösung des Xylems in einzelne Stränge. (Original.) Vergr. 23mal. Schliff-samml. Bot. Inst. Tübingen Nr. 470.

2 ein einzelner solcher Strang.

px = Protoxylem

x und *mx* = zentripetales Metaxylem.

x¹ = zentrifugales Metaxylem.

x² = Sekundärholz.

ph² = Phloëm.

cb = Kambium.

c.p. = Parenchym zwischen den Xylemsträngen. Vergr. 120mal.

(Aus Scott, 1923, Fig. 6.)

3 Blatt. Vergr. ca. 1/2mal.

(Aus Lotsy, Fig. 508, 3.)

Blätter dem Stamm mittels einer ganz gewaltig angeschwollenen Blattbasis (von ungefähr dem gleichen Durchmesser wie der Stamm) an. Diese Blattbasis zeigt die anatomischen Eigentümlichkeiten des „Schwellparenchyms“ in den Bewegungsgelenken heutiger Pflanzen, z. B. der Leguminosen. Man hat

darum guten Grund zur Annahme, daß schon diese unterkarbonische Pteridosperme phototropische oder wechselgeotropische Blattbewegungen („Schlafbewegungen“ usw.) ausführen konnte. (Vgl. auch Scott 1923, S. 95 f.).

2. Fam.: Medullosaceae.

Auch diese Pteridospermenfamilie aus dem Ob.-Karbon — Rotliegenden vereinigte genau wie *Lyginodendron* großflächige Pteridophylle (insbesondere aus der „Gattung“ *Neuropteris* und *Alethopteris*, vgl. Abb. 132) mit echten Samen von Cycadeenhabitus (*Trigonocarpus* wegen des dreikantigen Habitus).

Besonders eigenartig ist ihre Stammanatomie; auf sie allein wollen wir näher eingehen. Die Medullosen zeigen nämlich eine Polystele mit sekundärem Dickenwachstum, d. h. eine Kombination von Farn- und Samenpflanzenmerkmalen, die wir sonst kaum ¹⁾ kennen. Ihrem Gesamtaufbau nach sind die Medullosen, z. B. die karbonische *Med. anglica* Scott (Abb. 174 a), wie die Farne, insofern echte Blatt-Wurzel-Bäume, als Blattfüße und Wurzeln an der Stammasse sehr erheblich beteiligt sind, und als auch im Inneren die Stele entsprechend den Blattspursträngen in eine Polystele aufgelöst ist. Jede Einzelstete hat ferner in ihrem Primärbau noch den Charakter einer Protostele vom *Heterangium-Gleichenia*-Typ (s. oben), sie besitzt aber ringsherum einen eigenen Sekundärholzgürtel. Namentlich bei den jüngeren, „rotliegenden“ Medullosen haben wir dann eine größere Anzahl von Einzelstelen, jede wieder mit Primär- und Sekundärholz. Die äußeren Stelen umschließen hier — z. B. bei *Medullosa stellata* (Abb. 174 b), zu einem geschlossenen Ring verwachsen — die inneren. Dieser geschlossene Stelenring hat im Grund noch den gleichen Bau wie die bisher beschriebenen Einzelstelen, also in seinem Inneren einen Gürtel von Primärholz und zu beiden Seiten je einen Gürtel von Sekundärholz und Siebteil. Aber zu einem ausgedehnteren Dickenwachstum kommt es nur beim äußeren Sekundärholzgürtel (Abb. 174 c). Ferner ist auffällig, daß (wie Rudolph 1922 gezeigt hat) die Tracheiden des Primärholzes großenteils im Stamme nicht längs, sondern quer um den Stamm herum verlaufen. Letzteres ist eine Erscheinung, die an den Verlauf der Blattspurstränge bei den Cycadeen anklingt. Auch die Polystele der Medullosen klingt vielleicht bei den Cycadeen nach, worauf wir noch zurückkommen. (s. S. 261).

Im übrigen mußte offenbar die Ausbildung von Sekundärholz an den einzelnen Stelen (auch gegen das Stamminnere) zu Gewebezerrungen führen. Wenn man will, kann man hier von einer phylogenetischen Sackgasse oder von verfehlter Anpassung sprechen. Jedenfalls ist die Polystele mit sekundärem Dickenwachstum ein Typ der Stammbildung, welcher ohne phylogenetische Weiterbildung erloschen ist²⁾. Ausgedehnteres Dickenwachstum, wie es die Voraussetzung für den Stamm, für den Baum ist, hat sich immer nur durch ein kreisförmiges Kambium ermöglichen lassen. Die unregelmäßige Polystele der Farne war daher hierfür ein wesentlich ungünstigerer Ausgangspunkt als die Eustele mit kreisförmig angeordneten Leitbündeln, wie sie die wichtigsten heutigen Baumgestalten, die Koniferen, Cycadeen und Dikotylen besitzen. Abgesehen von diesem „verunglückten Versuch“ der Medullosen wurde darum

1) Einen verhältnismäßig ähnlich gebauten Stamm besitzt nur die Gattung *Cladoxylon*, die wir oben (S. 185) bei den *Primofilices* erwähnt hatten.

2) Nur bei manchen dikotylen Lianen, z. B. *Serjania* Plum und *Paullinia* L.-Arten sowie bei *Thouinia scandens* Camb., findet man als „abnormes Dickenwachstum“ ähnliches zentripetal wachsendes Holz (vgl. Pfeiffer 1926). Hier handelt es sich aber offensichtlich um sekundär, im Zusammenhang mit der eigenartigen Lebensweise dieser Lianen, erworbene Bildungsabweichungen. Ob wenigstens ein Teil der Medullosen Lianen waren, ist umstritten; für alle Medullosen trifft die Annahme sicher nicht zu.

von der Polysteles aus die sekundäre Stammverdickung stets in ganz anderer Weise erreicht, nämlich wie bei den Psaronien und bei den heutigen Baumfarnen, durch Zusatzorgane, durch Blattfüße, Wurzeln usw. — kurz, durch den echten Blatt-Wurzel-Stamm.

Die Blattstiele (*Myeloxylon*) besitzen eine Ataktostele wie die Monokotylen, sie sind darum schon für Monokotylenholz gehalten worden (Hoskins vgl. auch Wieland 1924).

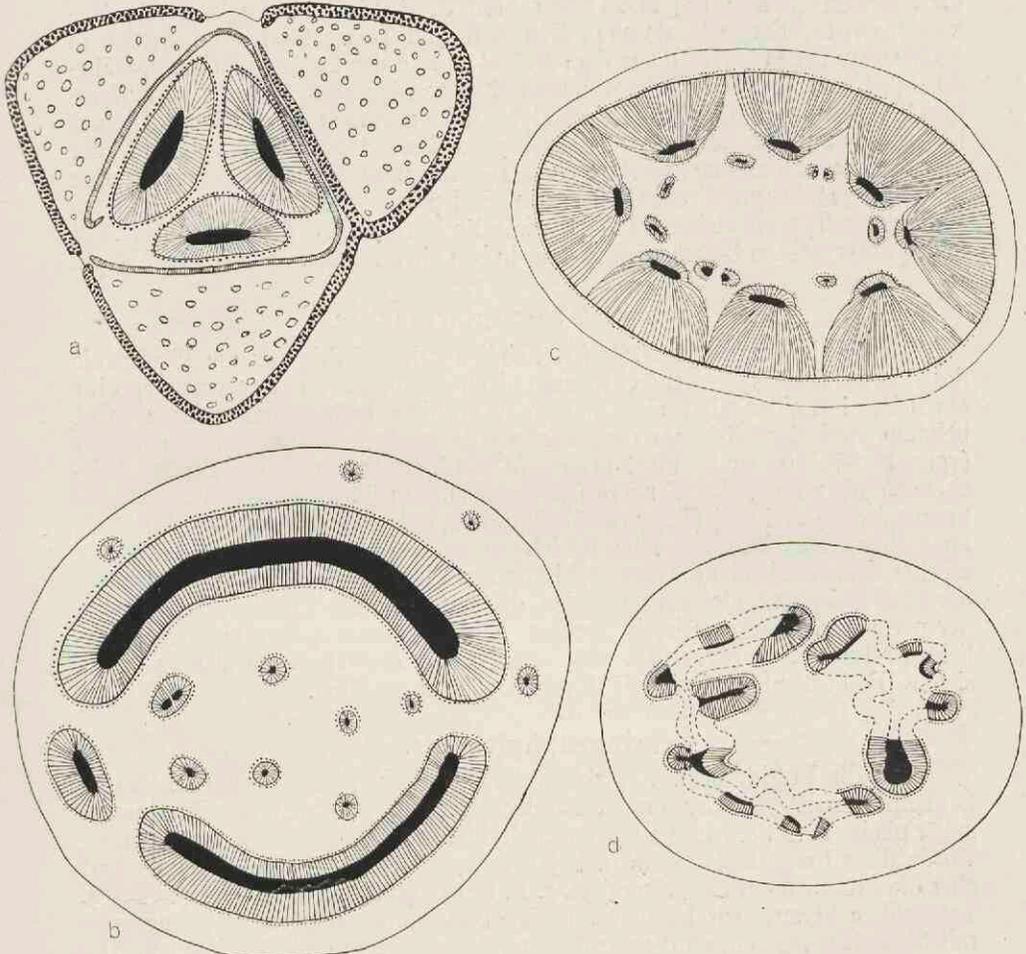


Abb. 174. Stammquerschnitte der Medullosen. Karbon-Rotliegendes.
(Etwas schematisch vereinfacht.)

- a *Medullosa anglica* Scott. O.-Karbon. Den aus drei Einzelstelen aufgebauten Stamm umschließen drei große Blattbasen.
 b *Medullosa stellata* Cotta. Rotliegendes. Sekundärholz nur schwach entwickelt.
 c *Medullosa Solmsi* Schenk. Rotliegendes. Sekundärholz peripherwärts stark entwickelt (ähnlich auch bei *Med. stellata* var. *gigantea* Sew.)
 d *Medullosa Leuckarti* Goepf. u. Stenz. Stele (nach Worsdell, 1906, Fig. 3) fragmentiert ausgezeichnet, um die Entstehung „inverser“ Leitbündel (wie bei *Cycadeen* vgl. S. 261) zu zeigen.

Schwarz jeweils die Primärstele; radial gestrichelt das Sekundärholz; Phloem durch Punkte angedeutet.

Original unter Benutzung der Abb. in Sterzel-Weber (1896) und Seward (1923) sowie von eigenen Schlifften.

Isolierte Teile.

Zahllos sind ferner die isolierten Funde von Blättern, Hölzern und Samen, die man mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit als Pteridospermenreste angesprochen hat. Abgesehen von den unten zu besprechenden Glossopteridaceen bieten auch die

isolierten Hölzer

ein gewisses phylogenetisches Interesse. Wohl den eigenartigsten Typ stellen die altertümlichen Hölzer mit einer echten Protostele, umgeben von Sekundärholz, dar, wie sie von Kidston und Lang sowie von Scott in *Palaeopitys Milleri* M. Nab aus dem M.-Devon und der Gattung *Bilignea*, wahrscheinlich aus dem U.-Karbon, beschrieben worden sind. Eine solche Kombination der primitivsten Primärstele mit sekundärem Dickenwachstum ist sonst äußerst selten¹⁾. *Palaeopitys Milleri* ist wohl überhaupt der älteste genauer untersuchte Rest eines Holzstammes. *Heterangium* mit seiner teilweise parenchymatischen zentralen Holzpartie wäre dann von diesem *Palaeopitys*-Typ abzuleiten. Wohl verwandte Formen, wie die von Scott 1924 näher untersuchten *Calamopitys*-Arten, haben ein ähnliches „gemischtes“ Mark.

Anhang: Glossopteridaceae.

Diese Pflanzengruppe ist wahrscheinlich sehr wichtig für die Phylogenie des Pflanzenreiches — versuchte man doch schon die Angiospermen von ihr abzuleiten! Leider sind aber unsere Kenntnisse äußerst mangelhaft. Gut bekannt sind eigentlich nur die Abdrücke der großen, zungenförmigen Blätter (vgl. oben S. 200 und Abb. 132 h) und die Tatsache, daß die Blätter kriechenden Rhizomen, den *Vertebrarien* ansaßen. Im übrigen werden zugehörige Samen (oder Früchte?) (Thomas 1925, S. 354, vgl. auch Seward 1917, S. 141) angegeben. Das läßt auf eine Beziehung zu den Pteridospermen schließen. Höchst eigentümlich ist die Beschränkung von Glossopteris auf das Permokarbon der Südhemisphäre, also auf Gegenden, die damals noch unter der Nachwirkung der permokarbonischen Eiszeit standen. Wir kommen auf dies florengeschichtliche Problem noch zurück (S. 253). Nachzügler der Glossopteridaceen haben sich z. B. in Tonkin bis in die Rhät-Lias-Flora erhalten.

Sippenphylogenie.

Sind die Pteridospermen wirklich ein „Bindeglied“ zwischen Farnen und Samenpflanzen? In der ersten Entdeckerfreude, als man die Zusammengehörigkeit der Samen und Pteridophyllen von *Lyginodendron* erkannte, wurde diese Frage fast allgemein bejaht; dagegen mehren sich in letzter Zeit eher die Stimmen der Skeptiker (vgl. z. B. Scott (1923, S. 60 u. 88 sowie 1928). Tatsächlich können wir heute wohl keine bestimmte paläozoische Farngruppe mit Sicherheit nennen, an die wir die Pteridospermen anschließen können. Die Kluft gegenüber den Farnen scheint größer, als die gegenüber den übrigen Samenpflanzen (z. B. Cycadophyten). Farne, welche, wie die *Marattiales*, an die Pteridospermen anklingen, sind entweder erst aus jüngeren oder höchstens aus gleichaltrigen Schichten bekannt.

Trotzdem ist nicht ernstlich daran zu zweifeln, daß die Pteridospermen und die Farne (vor allem die eusporangiaten Farne) sich verhältnismäßig nahestehen, jedenfalls näher als irgendeine andere bekannte Kryptogamensippe. Wie viele Merkmale des Farncharakters der gemeinsame Ahn allerdings schon entwickelt hatte und wie viele Merkmale sich erst in beiden Pflanzengruppen

¹⁾ *Lepidodendron pettyeurens* (S. 135) besitzt eine verhältnismäßig ähnliche Protostele, *Aneurophyton* (S. 194) und *Sphenophyllum* (S. 164) eine Aktinostele mit Sekundärholz.

parallel heraus entwickelt haben — diese Frage ist wie alle sippenphylogenetischen Fragen nicht leicht zu beantworten. Die Verhältnisse liegen m. E. hier-ähnlich wie bei den Angiospermen und den Gymnospermen, wo wir ja auch keine bestimmte Gymnospermengruppe als Ahn der Angiospermen namhaft machen können, und doch sicher sind, daß die Angiospermen aus irgend einer Gymnospermengruppe herrühren.

Literatur: Pteridospermeae.

- Carpentier, A., Sur les fructifications des Ptéridospermées etc. C. R. Ac. Sci. Paris 1924, T. 179, p. 570.
 Chamberlain, Ch. J., The Origin of Cycads. Science 1925, Vol. 61, p. 73.
 Coulter und Chamberlain s. S. 239.
 Florin, R., Über einige vermutliche Pteridospermenfruktifikationen aus dem sächsischen Rotliegenden. Ark. f. Bot., 1926, Bd. 20 A., S. 1.
 Goldring, W., The Upper Devonian Forest of Seed Ferns in Eastern New York. N. Y. St. Mus. Bull., 1924, Vol. 251, p. 49.
 Gordon, W. T., On Rhetinangium Arberi etc. Trans. R. Soc. Edinb., 1912, Vol. 48, p. 813.
 Gothan, W., Cycadofilices. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig 1926, 2. Aufl., Bd. 13, S. 5.
 Hörich, O., Lyginopteris oldhamia. In Potonié, Abb. u. Beschr. foss. Pflanz., H. 69, Lief. IV, herausgeg. v. d. K. Preuß. Geol. Landesanst. u. Bergakad. 1906.
 — Lagenostoma Lomaxi. Ebenda, H. 70, 1906.
 Hoskins, J. H., A Paleozoic Angiosperm from an American Coal Ball. Bot. Gaz., 1923, Vol. 75, p. 390.
 Kidston, R., On the Microsporangia of the Pteridospermeae. Proc. R. Soc., London 1906, ser. B, Vol. 198, p. 413.
 — and Lang, W. H., On Palaeopitys Milleri M'Nab. Transact. R. Soc. Edinburgh 1924, Vol. 53, p. 409.
 Kräusel und Weyland, H., Beiträge zur Kenntnis der Devonflora II. Senckenbergiana 1926, Bd. 5, S. 154.
 Oliver, F. W., The Ovules of the Older Gymnosperms. Ann. of Bot., 1903, Vol. 17, p. 451.
 — On Stephanospermum. Trans. Linn. Soc. 2. Ser. Bot., 1904, Vol. 6.
 — Über die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. Biol. Zentralbl., 1905, Bd. 25, S. 401.
 — On Physostoma elegans. Ann. of Bot., 1909, Vol. 23, p. 73.
 — and Scott, D. H., On the Structure of the Palaeozoic Seed Lagenostoma Lomaxi, etc. Phil. Transact. London B. 1904, Vol. 197, p. 193.
 Pfeiffer, H., Das abnorme Dickenwachstum. In Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt. II., Bd. 9, Berlin 1926.
 Rudolph, K., Zur Kenntnis des Baues der Medullosen. Beih. Bot. Zentralbl., Abt. II, 1922, Bd. 39, S. 198.
 Sahni, B., On the Structure of the Cuticle in Glossopteris angustifolia Bronn. Rec. Geol. Surv. of India 1923, Vol. 54, p. 277.
 Scott, D. H., 1923 s. S. 19.
 — Fossil Plants of the Calamopitys Type etc. Trans. R. Soc. Edinb. 1924, Vol. 53, p. 569
 — 1928 s. S. 19.
 Sterzel, J. T. und Weber, O., Beiträge zur Kenntnis der Medullosen. Ber. d. Nat. Ges. Chemnitz 1896.
 Thomas, 1925, s. S. 276.
 Walton, A. B., On Nummulospermum gen. nov., the Probable Megasporangium of Glossopteris. Quaterl. Journ. Geol. Soc. 1921, Vol. 77, p. 289.
 Wieland, G. R., Recent Achievements in Paleobotany. Science 1924, Vol. 60, p. 233.
 Williamson, W. C., Organisation of the Fossil Plants of the Coal Measures. Phil. Trans. R. Soc. London 1871, 1893, Vol. 161—184; insbesondere: Part IV, 1873, Vol. 163, p. 404, Part VI, 1874, Vol. 164, p. 684 und 1877, Vol. 167, p. 234.
 — and Scott, D. H., Further Observations . . . III Lyginodendron and Heterangium. Ibid. 1895, Vol. 186, p. 128.
 Worsdell, s. S. 276.

2. Kl.: Cycadophyta.

Die Cycadophyten sind eine ausgesprochen mesozoische Pflanzenklasse. Wenigstens fällt ihre Hauptblütezeit ins Mesozóikum (vgl. Abb. 157); heute leben noch 9 Gattungen mit ca. 85 Arten. Sie waren — wie erwähnt — den paläozoischen Pteridospermen so ähnlich, daß eine scharfe Trennung oft schwer fällt. Auch die Cycadophyten vereinigen nämlich:

Farnmerkmale [man denke an die Fiederblätter (Abb. 175) und die Spermatozoën] mit

Merkmale der Samenpflanzen (Sekundärholz, echte Samen mit einem durchaus dikotylenartigen Embryo, d. h. zwei Keimblättern und Hauptwurzel). Ja, bei genauerer Untersuchung werden wir noch eine ganze Reihe solcher Kombinationen primitiver und fortgeschrittener Merkmale zu erwähnen haben.

Bei eingehender Betrachtung des Auf- und Niedergangs der Cycadophyten stoßen wir auf ein schwer deutbares — in der Gesamtphylogenie des Organischen sich aber oft wiederholendes — Problem. Aus dem Formenreichtum der mesozoischen Cycadophyten sind nämlich gerade die (dem Blütenbau nach) besonders hochentwickelten Gruppen wie die *Benettitales* frühzeitig erloschen. Andere, anscheinend primitivere, Typen dagegen, wie *Cycas* und *Microcycas*, die morphologisch fast unmittelbar an die Pteridospermen anschließen, leben heute noch, können aber in der Vergangenheit nur durch

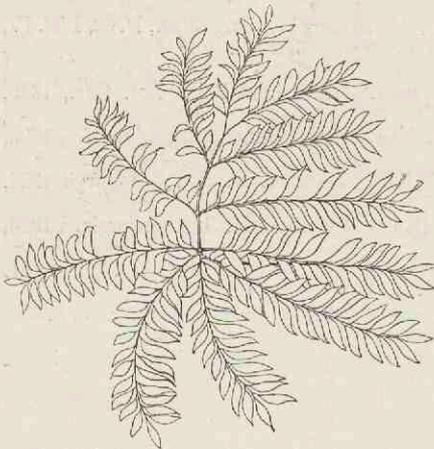


Abb. 175. *Bowenia spectabilis* Hook fil.
(Rezent.)

Farnähnlich gefiedertes Blatt (stark verklein.).
(Aus Seward, 1917, Fig. 391.)

höchst spärliche Funde sicher nachgewiesen werden. — Wir haben im Tierreich eine ganz auffallende Parallele: die Saurier, deren anscheinend höchstentwickelte Formen im Mesozoikum aussterben. Vielleicht gibt dieser Vergleich auch den Schlüssel zur Lösung des Problems. Gerade diese höchst entwickelten Formen hatten den schärfsten Konkurrenzkampf zu bestehen; die Saurier mit den zu Ende des Mesozoikums sich entwickelnden Säugern, die *Benettitales* mit den, gleichfalls im ausgehenden Mesozoikum zur Herrschaft kommenden, Angiospermen. Beide mesozoischen Organismengruppen erlagen dem Ansturm der neozoischen Formen. Es überleben in beiden Organismengruppen nicht die hochentwickelten, sondern die im allgemeinen primitiveren, in manchen Eigenschaften aber an besondere Lebensverhältnisse angepaßten Vertreter. Alle heutigen Cycadeen sind ausgesprochene Xerophyten (vgl. auch S. 361 f.)! — Und war es anders bei den baumförmigen Lepidophyten und Calamiten, die den mesozoischen Gymnospermen weichen mußten, während ihre unscheinbaren und aus dem Paläozoikum kaum bekannten krautigen Verwandten heute noch leben?

Wir nannten schon die beiden Hauptordnungen:

1. die *Cycadales*, zweihäusig, also mit gesonderten weiblichen und männlichen Sporophyllen, bzw. weiblichen und männlichen Pflanzen;

Vorkommen: Vom Jura bis heute nachgewiesen.

2. die *Benettitales*¹⁾ Engl. (*Cycadeoids* Wieland) überwiegend einhäusig, die Sporangien in eigentümlichen (s. unten und Abb. 188 bis 191), in der Regel zwittrigen Blüten vereinigt.

1) Hinsichtlich der Wahl des Namens *Benettitales* (an Stelle von *Cycadeoids*) schließe ich mich dem in Europa vorherrschenden Gebrauch (z. B. bei Engler-Prantl, Wettstein, Seward, Scott) — in Amerika z. B. auch bei Chamberlain — an.

Vorkommen: Vom Keuper an, Höhepunkt in U.-Kreide, Nachzügler vielleicht bis an die Schwelle des Tertiärs (vgl. S. 272).

Als unvollständig, d. h. nur nach ihren Blättern bekannte Gruppe schließen wir an:

3. die *Nilssoniales* (ungefähr gleichaltrig mit den *Benettitales*); sowie

4. die *Caytoniales*, eine höchst eigentümliche, aus Keuper und Jura bekannte, angiospermenähnliche Pflanzenordnung.

1. Ordn.: Cycadales.

a) Stammgestaltung.

Äußere Morphologie.

Ein unverzweigter, oft mehrere Meter hoher Stamm (Abb. 176) kennzeichnet zwar die Gattungen *Cycas*, *Dioon* u. a. in der Mehrzahl ihrer Vertreter. Einzelne Arten und andere Gattungen zeigen aber doch auch recht abweichende Bilder. Insbesondere haben manche Cycadeen rübenförmige oder knollige Stämme, welche oft verzweigt sein können und unterirdisch leben. Diese verschiedene Stammgestaltung ist auch phylogenetisch bedeutsam, weil der knollig verkürzte Stamm für viele *Benettitales* charakteristisch ist.

Anatomie. Der innere Aufbau eines Cycadeenstammes repräsentiert recht gut den Mischcharakter der ganzen Klasse. Farnähnlich ist die starke Beteiligung der Blattfüße, welche bei vielen Arten einen regelrechten Blattpanzer bilden (vgl. Abb. 176 und 177), farnähnlich auch das Zurücktreten des Holzes (vgl. Abb. 177). Ferner haben manche Gattungen, wie z. B. *Stangeria*,

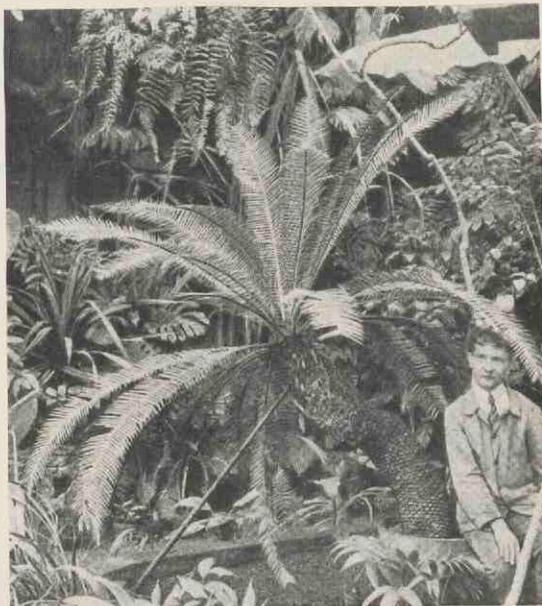


Abb. 176. *Dioon edule* Lindl.

An der Stammbasis der Schuppenpanzer deutlich.
(Original.) Gewächshaus, Bot. Garten Tübingen.

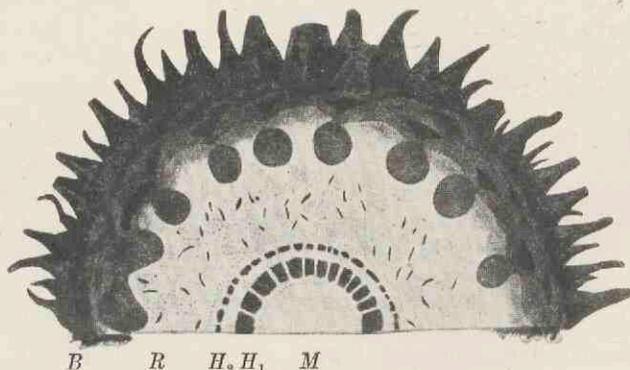


Abb. 177. *Cycas revoluta* Thunb. (Rezent.)

Hälfte eines Stammquerschnittes.

H_1 und H_2 = 2 Ringe des („polyxylen“) Holzkörpers, schwach entwickelt im Verhältnis zu M = Mark und R = Rinde;
 B = Blattfüße.

(Nach Coulter und Chamberlain, 1925, Fig. 74, aus Brongniart, 1829.)

noch die typischen Treppentracheiden der Pteridospermen; überhaupt finden wir bei allen Cycadeen nur Tracheiden, wenn auch meist mit Hoftüpfeln (araukarioider Typ, vgl. Abb. 25). Ungewöhnlich für Phanerogamen ist schließlich das große Mark¹⁾ (vgl. Abb. 177).

Dagegen entspricht der eigentliche Stelenaufbau, im Prinzip wenigstens, den Koniferen und Angiospermen. Die *Cycadales* haben eine Eustele mit einem (allerdings meist nicht sehr beträchtlichen) Sekundärholzgürtel. Breite Markstrahlen durchziehen als Blattlücken den Holzkörper, so daß er (abgesehen vom Sekundärholz) auch an die Osmundaceen erinnert.

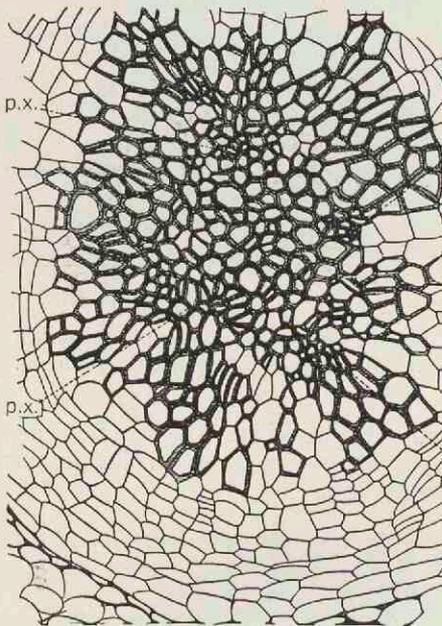


Abb. 178. Protostele in einem Keimling von *Ceratozamia mexicana* Brongn.
p.x. = Protoxylem. Vergr. 200mal.
(Aus Coulter und Chamberlain, 1925, Fig. 75,
nach Dorety, H. A., 1909).

Bei einer genaueren Untersuchung zeigt aber der Stelenbau sehr bemerkenswerte Einzelheiten. Zunächst besitzt die Sproßachse der jungen Keimlinge sehr oft eine ausgesprochene Protostele (Abb. 178 und 179). Wir dürfen das wohl, wie bei den Farnen, als eine Rekapitulation der Phylogenie in der Ontogenie betrachten.

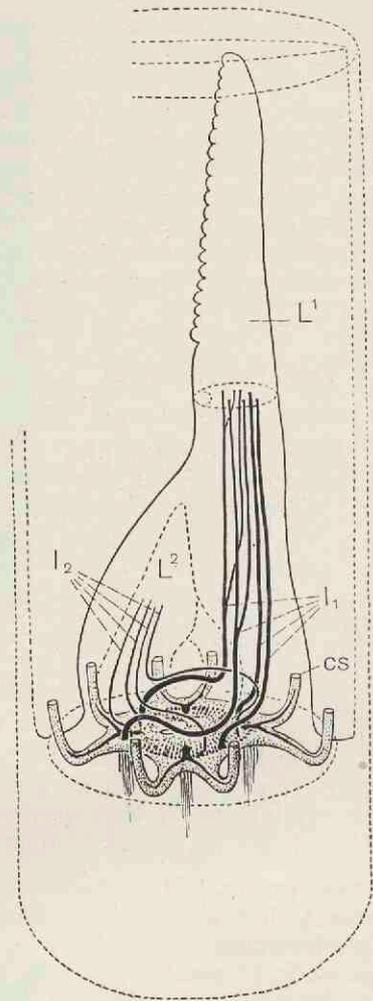


Abb. 179. Leitbündel-Verlauf im Embryo von *Dioon edule* Lindl.
(Halbschematisch).

Die punktierten Umrisse deuten unten die Wurzel und oben die beiden Kotyledonen an.

cs = eines der 8 in die Kotyledonen führenden Leitbündel.

L^1 und L^2 = die beiden ersten Laubblätter.

I_1 und I_2 ihre Leitbündel mit dem charakteristischen „gürtelartigen“ Verlauf im Stamm.

(Aus Coulter und Chamberlain, 1925, Fig. 81.)

1) Bei der Sagopalme (*Cycas revoluta*) liefert es den Sago.

Auffälliger ist eine zweite Erscheinung. Nur sehr wenige Arten, z. B. aus der Gattung *Dioon*, besitzen ein einziges, während des ganzen Dickenwachstums funktionierendes Kambium; solche Stämme zeigen einen einheitlichen Holzzylinder, wie wir ihn etwa von den Koniferen gewohnt sind („monoxyl“ Typ Wielands). Bei anderen Cycadeen jedoch, z. B. bei *Cycas* L., *Macrozamia* Miq., *Encephalartos* Lehm. und *Bowenia* Hook., finden wir den „polyxylen“ Typ Wielands (vgl. Abb. 177), d. h. es entwickeln sich außerhalb des normalen ersten Stelenzylinders in der Rinde nacheinander ein oder mehrere akzessorische Zuwachsringe. Die normale Kambiumtätigkeit setzt nach einiger Zeit aus und dafür entsteht in der Rinde (außerhalb des primären Phloëms) ein neues Kambium, das genau wie die vorangehenden Kambien Holzteil und Siebteil erzeugt.

Auch diese Erscheinung wäre an und für sich nicht allzu auffällig. Wir kennen ähnliche Beispiele mehrfacher Kambiumzonen bei manchen Dikotylen (z. B. *Lianen*). Ja als ganz analoge Erscheinung können wir z. B. die in vielen Borken hintereinander auftretenden Zonen von Korkkambium bezeichnen. All das sind aber offensichtlich spät erworbene Spezialisations-Eigentümlichkeiten, die auf keine größeren phylogenetischen Zusammenhänge hinweisen.

Bei den Cycadeen und ähnlich auch bei den *Gnetales* (S. 311) (z. B. Worsdell 1896, 1900, 1906) hat man jedoch diesem polyxylen Holzbau große phylogenetische Bedeutung beigelegt. Man hat versucht, ihn von der eigentümlichen Stelärstruktur der Medullosen abzuleiten (vgl. Abb. 174 d). Die besondere Eigenart dieser polyxylen Holzstruktur liegt nämlich darin, daß vom Kambium aus sehr oft Siebteil nicht nur — wie normal — gegen die Stammpерipherie, sondern auch gegen das Stammzentrum zu abgegeben wird. Diese Stelenteile sind also „invers“ orientiert. Wie wohl die Abb. 174 ohne Schwierigkeit zeigt, läßt sich nun nach Worsdell annehmen, daß diese „invers“ liegenden Stelenteile Reste der nach innen sich entwickelnden Gürtel einer Polystele nach Art der Medullosen seien.

Man kann Argumente für und gegen diese Hypothese Worsdells, die z. B. im Prinzip von einem so vorzüglichen Cycadeenkennner wie Wieland (1924) angenommen wurde, ins Feld führen. Für die Ableitung des Cycadeentyps von einem Medullosentyp sprechen Befunde an Keimlingen; man hat gelegentlich (vgl. Worsdell 1906, S. 137, Anm. 1) bei *Encephalartos Barteri* Carruth solche „inversen“ Stelenpartien in einer derartigen Ausdehnung gefunden, daß direkt das Bild einer Polystele mit sekundärem Dickenwachstum wie bei den Medullosen entsteht (vgl. Abb. 174 mit der Abb. 180). Auch in der Blütenregion, die allgemein oft atavistische Anklänge zeigt, häufen sich die inversen Partien. Andere Tatsachen stimmen allerdings etwas bedenklicher gegen diese Worsdellsche Hypothese. Vor allem sollen gerade die mesozoischen Cycadophyten im allgemeinen nur einen einzigen geschlossenen Holzzylinder besitzen. Sie sind „monoxyl“; die abgesetzten Kambiumzonen und damit die „inversen“ Stelenpartien fehlen also im Meso-

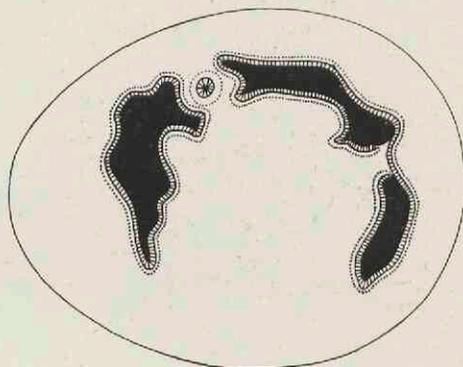


Abb. 180. *Encephalartos Barteri* Carruth. (Rezent.)
Stammquerschnitt eines Keimlings mit
Polystele.

schwarz = Primärholz.
gestrichelt = Sekundärholz.
punktiert = Siebteil.

(Aus Worsdell, 1906.)

zoikum. Nur die — ihrer Zugehörigkeit nach noch recht unsichere — Sammelgattung „*Bucklandia*“ gehört bestimmt dem polyxylen Typ an.

Wenn wir demnach die Fossilfunde allein sprechen lassen, bekommt man eher den Eindruck, die polyxylen Holzstruktur und die „inversen“ Stelenpartien seien eine junge Erwerbung. Doch bringen möglicherweise weitere Untersuchungen und glückliche Funde von eigentlichen mesozoischen *Cycadales* hier einmal Klarheit. Vorläufig wird man diese Frage noch als offen bezeichnen müssen.

Vielleicht wird man jedoch auch die ganze Frage noch etwas schärfer präzisieren müssen, namentlich hinsichtlich der mesarchen¹⁾ Blattspurstränge der Cycadeen (vgl. Abb. 181), welche manchmal in die Diskussion gezogen worden sind. Die mesarchen Blattspurstränge haben mit der erwähnten inversen Struktur des Sekundärholzes das gemeinsame, daß das Holz (nämlich

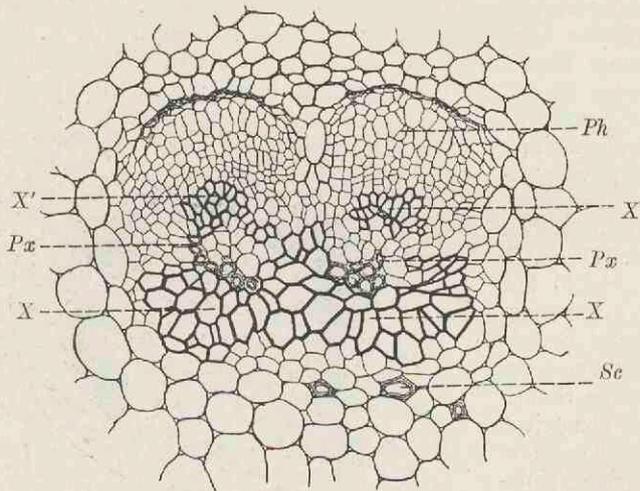


Abb. 181. Blattspurstrang von *Stangeria paradoxa* Moore. (Rezent.)

Gabelig sich verzweigend und mesarch. (Vgl. damit den Blattspurstrang v. *Lyginodendron* Abb. 163.)

Px = Protoxylem; X = zentripetales, X' = zentrifugales Metaxylem; Ph = Phloem; Sc = Steinzellen.

(Aus Seott, 1907, S. 192.)

das Metaxylem) teilweise in zentripetaler Richtung gebildet wird. Sollte vielleicht diese „zentripetale Tendenz“ der mesarchen Blattspurstränge sich infolge irgendwelcher entwicklungsphysiologischer Zusammenhänge auf den Bau des Stammholzes übertragen haben? Neef (1914) und Schoute (1922) haben ja auf derartige entwicklungsphysiologische Beziehungen hingewiesen. Insbesondere Neeff hat eine ähnliche Umkehr der Holzstruktur im Angiospermen-Wundholz gezeigt. Auch im Siebteil

können Tracheiden entstehen (Timmel). — All das macht es aber wahrscheinlicher, daß die inversen Stelenpartien der Cycadophyten selbständig erworben worden sind.

Weitere Abnormitäten des Cycadeenstammes sind die „markständigen Leitbündel“. Ein Teil von ihnen hängt offensichtlich mit den Gummikanälen, die das Mark durchziehen, zusammen. Andere sind dagegen die Folge des „sympodialen“ Stammaufbaus (vgl. Abb. 158 D) bei jenen Cycadeen, deren gesamter Vegetationspunkt sich in eine Blüte umbildet [Näheres s. z. B. Pilger (1926), S. 5].

b) Laubblätter.

Wir erwähnten schon den farnähnlichen Gesamthabitus, der besonders bei den mehrgeteilten Blättern von *Bowenia* (Abb. 175) sehr groß ist. *Stangeria* zeichnet sich auch hier durch die große Farnähnlichkeit seiner „offenen“ Nervatur aus.

1) S. unten S. 263.

Besonders eigentümlich sind die Blattspurstränge, sowohl nach ihrem Verlauf wie nach ihrem anatomischen Aufbau. Aus jedem Blatt treten nämlich zwei, evtl. auch mehr Blattspurstränge, ähnlich wie bei *Lyginodendron* (vgl. Abb. 181 mit 163) in den Stamm über.

Bei den Cycadeen laufen die beiden Blattspurstränge aber zunächst nahezu horizontal innerhalb der Rinde, der eine links, der andere rechts um den Stamm herum und verschmelzen an der entgegengesetzten Seite mit der Stammstele (Abb. 179). Da auch bei den Medullosen, wie zuerst Rudolph (1922) geschildert hat, ein ähnlicher horizontaler Verlauf von Tracheiden zu beobachten ist, ist diese Eigentümlichkeit sicher bemerkenswert (vgl. oben S. 254). Auffallenderweise haben aber gerade die mesozoischen Cycadophyten diese Erscheinung wieder nicht. Ebenso fehlt diese komplizierte Leitbündelanordnung ziemlich allgemein in der Blütenregion der Cycadophyten, z. B. bei der rezenten Gattung *Ceratozamia*. Wie bei den unten zu besprechenden *Benettitales* ziehen hier die Blattspurstränge direkt zu den Sporophyllen. Solms (1890 b) zieht hieraus den Schluß, daß die direkte Inserierung die ursprünglichere Anordnung sei. Der Schluß erscheint mir wegen der paläobotanischen Belege und wegen der Tatsache, daß ziemlich allgemein die Blütenachse primitive anatomische Verhältnisse konserviert, gut begründet.

Neben der Verdoppelung der Blattspurstränge, welche auf eine ehemalige Dichotomie hinweist, ist auch die mesarche¹⁾ Struktur, welche die Cycadeen vor allen anderen heutigen Phanerogamen auszeichnet, ein primitives Merkmal. Auch hierin ist die Ähnlichkeit mit den Pteridospermen auffällig.

Wegen der phylogenetischen Bedeutung des „Transfusionsgewebes“ vgl. unten S. 307.



Abb. 182. ♀ Blütenzapfen von *Ceratozamia Miqueliana* Wendl. (Original.) Nach einem Exemplar des Botan. Gartens Tübingen.

e) Fortpflanzungsorgane.

Bau und Funktion der Fortpflanzungsorgane haben wir oben (S. 231 und 237) schon ausführlich als ein Beispiel der Gymnospermie mit Spermatozoönbefruchtung beschrieben, so daß wir hier nur die Hauptpunkte hervorheben, sowie wenige Einzelheiten hinzufügen wollen. — Zwitterblüten fehlen durchweg; die Sporophylle sind sogar streng zweihäusig verteilt. Einen besonders primitiven und uneigentlichen Blütentyp repräsentiert die weibliche *Cycas*-„Blüte“, bei der ein Kranz Makrosporophylle jeweils mit einem Kranz Laubblätter am

1) Diese „mesarchen“ Leitbündel bezeichnet man manchmal auch als „diploxyll“, da das Xylem in 2 Gruppen, die Hauptmasse zentripetal und der kleinere Teil zentrifugal vom Protoxylem aus, auftritt (vgl. Abb. 181).

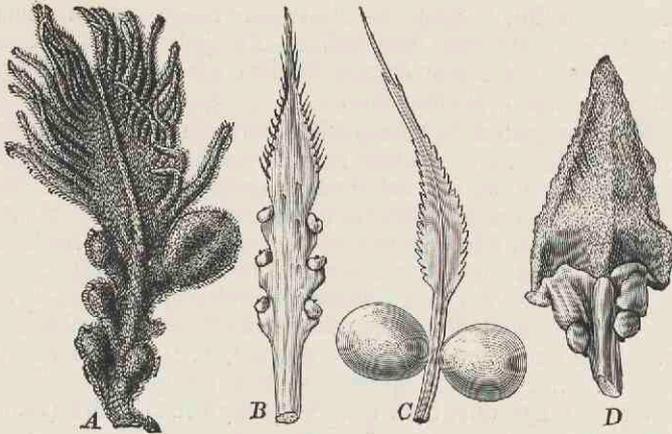


Abb. 183. Cycadeen, Makrosporophylle. A *Cycas revoluta* Thunb. B *Cycas circinalis* L. C *Cycas Normanbyana* Muell. D *Dioon edule* Lindl.
(Aus Karsten, 1914, Fig. 4.)

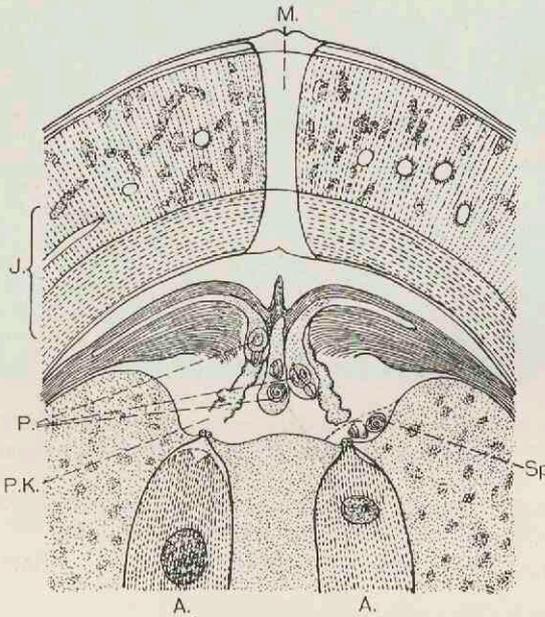


Abb. 184. *Dioon edule* Lindl.

Oberer Teil eines Makrosporangiums zur Zeit der Befruchtung.

P. = 3 Pollenschläuche (gekeimte Mikrosporen), im Nucellus durch „Haustorien“ befestigt. 2 weitere Pollenschläuche haben

Sp. = die Spermatozoen entleert.

J. = Integument mit

M. = Mikropyle, die im hier wiedergegebenen Augenblick durch Gewebe verschlossen ist.

P.K. = Pollenkammer.

A. = 2 Arhegonien.

(Nach Chamberlain, 1910, und Pilger, 1926; etwas modifiziert.)

Stämme abwechselt (Abb. 158 A). Sonst stehen die Sporophylle meist in Zapfen (vgl. auch Abb. 182).

a) Makrosporophylle.

Sie lassen sich morphologisch sehr leicht auf Pteridospermen-Sporophylle zurückführen. *Cycas* besitzt auch darin wohl noch die ursprünglichste Form (Abb. 183 A—C). Das sterile Endstück des Sporophylls ist flach und schwach gefiedert wie ein Laubblatt. An der Rhachisbasis sitzen an Stelle einiger steriler Telome ein bis mehrere Paare Makrosporangien, deren Homologie mit den sterilen Telomen bzw. Blattfiedern offensichtlich ist.

Bei den anderen *Cycadales*, die ihre Sporophylle in Zapfen vereinigen, ist das sterile Endstück der Sporophylle meist weniger massig entwickelt. Dafür verbreitert es sich zu einer schützenden Platte — im Prinzip wie bei peltaten Sporophyllen (vgl. S. 69 und Abb. 24). *Dioon* und *Macrozamia* illustrieren hübsch den Übergang (Abb. 159 rechts).

Das einzelne Makrosporangium ist atrop; in seinem dicken Integument befinden sich 2 Leitbündelkreise (Abb. 169 d). Das hat zur Auffassung geführt, ein solches Integument sei aus 2 integumentartigen Hüllen verwachsen. Für den inneren Aufbau des Makrosporangiums sei auf Abb. 183 und S. 233 f. verwiesen. Auffällig ist die große Archegonienzahl bei *Microcyas*.

b) **Mikrosporophylle.** Anordnung und Bau stimmen weitgehend mit dem weiblichen Geschlecht überein. Nur sind die in Zapfen vereinigten männlichen Sporophylle meist kleiner und weniger gefiedert, d. h. schuppenförmig (Abb. 185). *Ceratozamia* zeigt aber durch seine schwache Fiederung der Spitze die mit dem Makrosporophyll homologe Bildung sehr deutlich. Andererseits ist bei *Zamia* (Abb. 185 B) das Sporophyll im ♂ Geschlecht ähnlich „peltat“ wie im ♀.

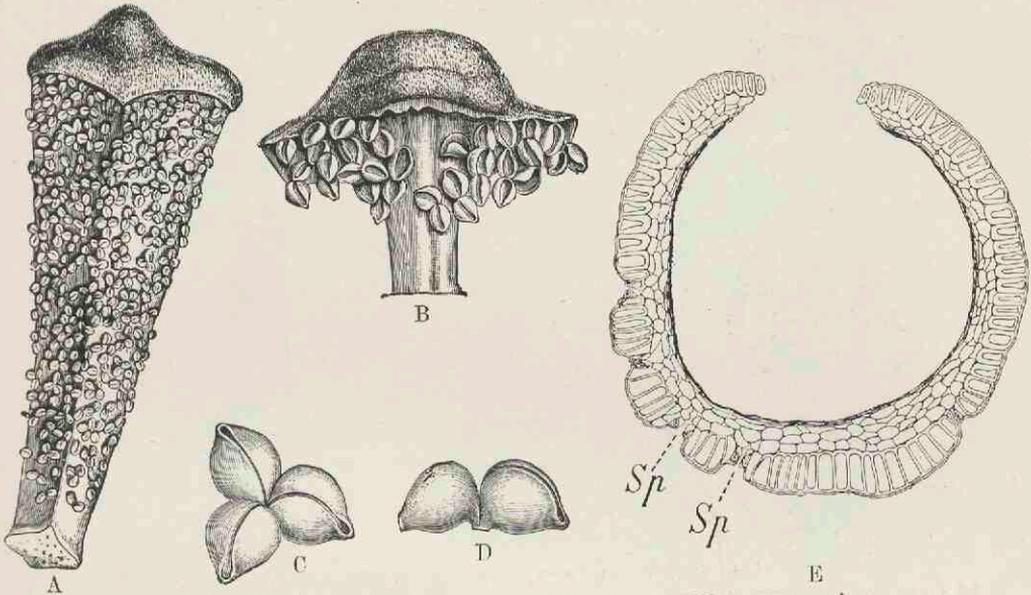


Abb. 185. Cycadeen, Mikrosporophylle und Mikrosporangien.

A *Cycas circinalis*. Mikrosporophyll.

B *Zamia integrifolia* Ait. Mikrosporophyll.

C und D *Zamia integrifolia*. Mikrosporangiengruppen.

E *Stangeria schizodon* Bull. Cat. Querschnitt durch ein aufgesprungenes Mikrosporangium. Oben die Sporangienöffnung.

Die Sporangienwand besteht aus:

dem dickwandigen „Exothecium“, mit Spaltöffnungen (*Sp*),

2–3 Lagen dünnwandiger Zwischenschichten und

der zerstörten Tapetenschicht (als dunkler Innensaum erkennbar).

(Aus Karsten 1914, Fig. 6 u. 7, sowie Goebel 1918, Fig. 1443.)

Die kaum gestielten Mikrosporangien sitzen (oft zu einigen Hunderten) in Sori, d. h. in Gruppen zu je 3–5, auf der Sporophyllunterseite. Diese Gruppierung und auch ihre einzelne Gestaltung gleicht auffällig den eusporangiaten Farnen, insbesondere aus der Gattung *Angiopteris*. Die auch im reifen Zustand mehrschichtige Sporangienwand bildet die Epidermis als „Exothecium“ aus, welches mit seinen dickwandigen Zellen (Abb. 185 E) „aktiv“ die Öffnung des Sporangiums durch einen Längsriß (wie bei *Angiopteris*) herbeiführt. Dünnwandige Zwischenschichten und eine Tapetenschicht bilden die übrigen Lagen der Sporangienwand.

c) **Befruchtung und Embryonalentwicklung.** Entwicklung und Keimung der Mikrosporen verlaufen zunächst völlig nach dem allgemeinen

Gymnospermentyp; d. h. die durch Reduktionsteilung gebildeten Mikrosporen bilden noch innerhalb der Sporenmembran und teilweise noch innerhalb des Mikrosporangiums einige wenige sterile Zellen (vgl. Abb. 186 und S. 237) sowie die Spermatozoën-Mutterzelle. Diese liefert bei den meisten *Cycadales* 2 ziemlich große polyzilierte Spermatozoën. Nur *Microcyas* repräsentiert hier wohl wieder einen ursprünglicheren Zustand, indem er eine ganze Anzahl Spermatozoën aus einer Mikrospore entstehen läßt (Abb. 186, 6). Überhaupt sind Spermatozoën bei einem Baum eine hochinteressante Tatsache — als ein Relikt aus der Zeit des Wasserlebens.

Die Bestäubung wird meist durch den Wind vermittelt; bei den Zapfenblüten weichen dabei die einzelnen Schuppen auseinander, so daß ganz allgemein die Mikrosporen unmittelbar an die Spitze der Makrosporangien gelangen

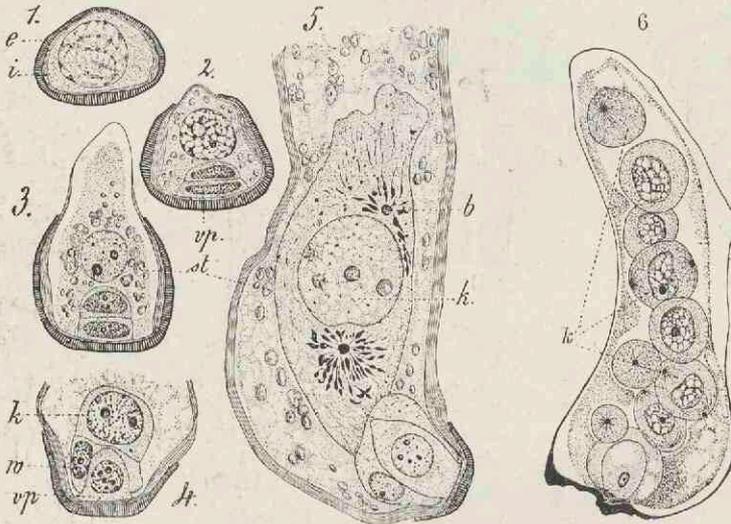


Abb. 186. Cycadeen, Mikrosporenkeimung.

1—5 *Dioon edule* Lindl. 5 Stadien der Keimung einer Mikrospore.

6 *Microcyas calocoma*, A.DC. Gekeimte Mikrospore mit 9 Gametenmutterzellen.

e = Exine, i = Intine der Sporenmembran.

vp = „Prothallium-Zelle“, k = Mutterzelle der Spermatozoën,

w = „Wandzelle“ (= sterile Schwesterzelle von k), b = Blepharoplast (Geißelbildner),

st = Stärke.

(Aus Ernst 1913, Fig. 10.)

können. Hier ist ein Pollinationstropfen ausgeschieden, der die Mikrosporen auf-fängt und sie kapillar, bzw. beim Eintrocknen, ins Innere, in die Pollenkammer einzieht. Bei Arten der südafrikanischen Gattung *Encephalartos* ist bemerkens-werterweise Bestäubung durch Käfer nachgewiesen; die ♂ Blüten locken durch starken Duft zum Pollenraub, die ♀ zur Eiablage. So pendeln die Insekten zwischen beiden Bäumen und übertragen dabei den Blütenstaub.

Die Mikrospore keimt dann innerhalb der Pollenkammer mit einem Haustorium in der Pollenkammerwandung (Abb. 184) völlig aus. Die Mikropyle verwächst dabei vollständig, so daß der reife Samen (Makrosporangium) allseitig vom Integument umhüllt wird. Dieses gliedert sich in eine äußere (fleischige) und eine innere (steinharte) Hülle.

Die befruchtete Eizelle bildet sich zunächst zum „Proembryo“ mit zahl-reichen freien Kernen um (Abb. 187, 1). Von diesem Proembryo wird (wie bei vielen Phanerogamen) nur der basale Teil zum zellulär gegliederten eigent-

lichen Embryo. Dieser wird durch einen langen Suspensor (Abb. 187, 4) ins Nährgewebe des Prothalliums vorgetrieben. Er ähnelt durch seine 2 Keimblätter und seine Hauptwurzel sehr einem Dikotylenembryo. Erst bei der Samenkeimung wird das Prothallium vom Embryo aufgebraucht; die Keimblätter funktionieren dabei meist als Saugorgan.

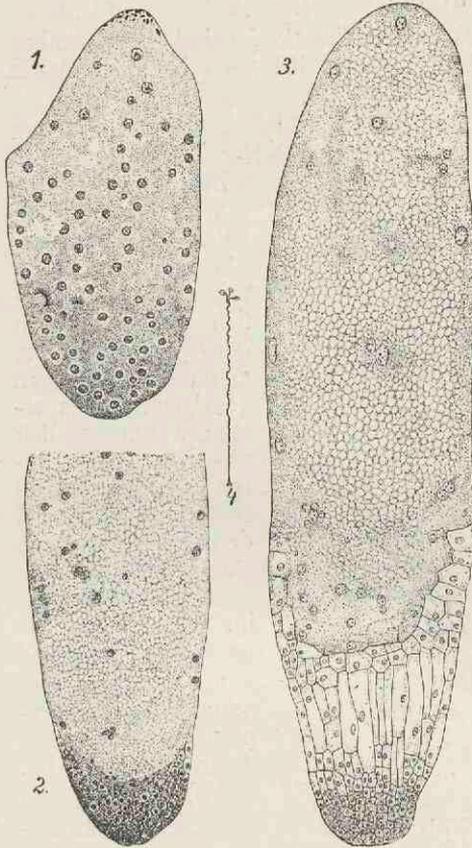


Abb. 187. *Zamia floridana* A.DC.
Embryonalentwicklung in 4 Stadien.
1—3 Proembryonen mit beginnender Gewebekonstruktion an der Basis.
4 junger Embryo mit langem Suspensor.
Vergr.: 1 = 12mal. 2 = 18mal. 3 = 22mal.
4 = $\frac{3}{4}$ mal.

(Aus Ernst 1913, Fig. 17.)

2. Ordn.: Bennettiales.

Die *Bennettiales* waren eine im Mesozoikum (insbesondere zwischen Rhät und Unterkreide) außerordentlich reich vertretene, ja herrschende Gymnospermenordnung.

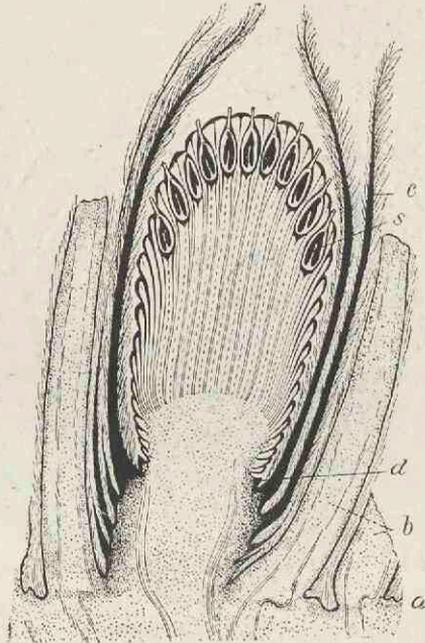


Abb. 188 A. *Cycadeoidea Wielandi* Ward.
Längsschnitt durch die weibliche Blüte.
a Stammrinde, b Blattbasen, c Hüllblätter, d „Diskus“ (rudimentäre ♂ Organe?), s Samen mit 2 Kotyledonen.
(Nach Wieland, aus Pelourde, 1917, Fig. 2.)

Man schätzt ihre Artenzahl auf mindestens 30000 bis 40000 (Wieland 1916, S. 177), die *Bennettiales* waren also unvergleichlich artenreicher als die heutigen Cycadeen. Allein aus Nordamerika sind 60 *Cycadeoidea*-Arten bekannt.

Einteilung (nur die gut bekannten Formen sind berücksichtigt):

1. *Williamsonia* Carruth. Stämme schlank, palmenähnlich. Blüten eingeschlechtig, meist gestielt. Vorkommen: Keuper bis Wealden, insbesondere Jura.
2. *Cycadeoidea* Buckl. (= *Bennettites* Carruth). Stämme durchweg knollig und von Blattfüßen gepanzert. Blüten (regelmäßig?) zwittrig und zwischen die Blattfüße eingesenkt. Vorkommen: fast nur Kreide.

3. *Microflorae* Wieland (*Wielandiella* Nath. und *Williamsoniella* Thom.), ziemlich zierliche Pflanzen mit reich verzweigtem Stamm; Blüten anscheinend regelmäßig zwittrig, männliche Sporophylle auf perigonartige Blütenhülle reduziert. Vorkommen: Rhät, Jura.

1. Blüten.

Das wichtigste phylogenetische Merkmal der *Benettitales* sind unverkennbar ihre „Blüten“ oder „Strobili“ (Abb. 188, 189 und 191); wir beginnen daher mit ihrer Besprechung.

Die Blüten brechen teilweise „kauliflor“ aus dem Stamme hervor. Sie stehen zwischen den Blattfüßen, im allgemeinen wohl in einer Blattachsel. Eine einzelne

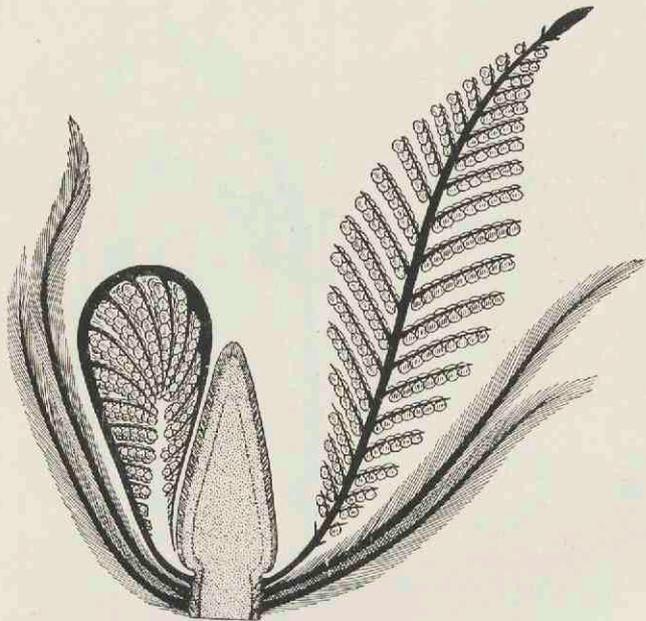


Abb. 188 B. *Cycadeoidea dactotensis* Wieland.

Schematischer Längsschnitt durch die Zwitterblüte.

Außen jederseits 2 behaarte Hüllschuppen;
nach innen anschließend Mikrosporophylle (links noch eingerollt,
rechts entfaltet),
innen Gynaecium.

(Nach Wieland, aus Pelourde, 1917. Fig. 6.)

eine Ausgangsform für die heutigen Angiospermen, also ein Bindeglied zwischen Gymnospermen und Angiospermen, zu sehen (Arber und Parkin, Hallier). Da wir auf diese Frage bei den Angiospermen ausführlicher zu sprechen kommen (S. 328), möchte ich mich hier begnügen, einerseits die Tatsache der Zwitterigkeit zu unterstreichen und andererseits darauf hinzuweisen, daß das *Benettitales*-Gynaecium vom Gynaecium der Angiospermen so verschieden ist, daß man an eine direkte Ableitung der Angiospermen von den bisher bekannten *Benettitales* nicht denken kann.

Gynaecium. Ähnlich wie bei der *Ginkgo*-, „Blüte“ (S. 21 ff.) wird sich der Phylogenetiker gerade wegen der hohen phylogenetischen Bedeutung des *Benettitales*-Problems davor hüten müssen, daß die phylogenetischen Zu-

Benettitales - Blüte scheint auf den ersten Blick einer zwittrigen Angiospermenblüte außerordentlich ähnlich. Im Gegensatz zu den *Cycadales* und zu den meisten übrigen heutigen Gymnospermen waren nämlich die *Benettitales*-Blüten in der Regel zwittrig. Und wie bei den Angiospermen stand auch bei den *Benettitales*-Blüten im Zentrum ein Gynaecium, umgeben von einem Kreise männlicher Sporophylle, von einem Androecium (Abb. 188 B).

Diese Annäherung an eine zwittrige Angiospermenblüte hat, wie leicht verständlich, dazu geführt, in den *Benettitales* oder nahestehenden Gruppen

sammenhänge durch die Frage nach der „morphologischen Bedeutung“, oder durch ein gewaltsames Hineinpressen des *Benettitales*-Gynaeceums in die Begriffe: „Blüte“, „Blütenstand“, „Sporophylle“ usw. verschleiert werden.

Wir haben oben (S. 229 f.) schon kurz ausgeführt, daß das *Benettitales*-Gynaeceum verhältnismäßig einfach auf die radiäre Urform der Makrosporangienstände bei den Angiospermen zurückzuführen sei (Abb. 159). Es stellt einen einachsigen gemischten Telomstand dar. Die gemeinsame Gynaeceum-Hauptachse war meist ziemlich dick und plump, sie war vermutlich ähnlich fleischig wie der Blütenstandsboden vieler Kompositen, Typhaceen, Araceen usw. An dieser Gynaeceumachse saßen spiralig gestellt zweierlei Gebilde: einmal die durchaus radiären und gestielten Makrosporangien, dann (den Makrosporangien homolog gestellt und mit ihnen abwechselnd) die ebenfalls radiären und ebenfalls gestielten keulenförmigen „Interseminalschuppen“. Die Außenfläche dieser Schuppen war kutinisiert, auch waren sie jeweils rings um eine Mikropyle, die zwischen ihnen herausragte, verwachsen; so reiften denn die Makrosporangien wie in einem Panzer geborgen heran (Abb. 189). Die gemeinsame radiäre Gestaltung der offensichtlich homologen Sporangien

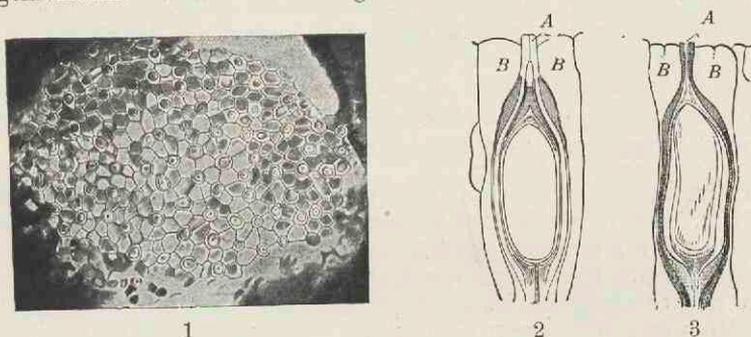


Abb. 189. *Cycadeoidea*. Makrosporangien.

- 1) Oberfläche eines jungen Makrosporangienstandes. Die kreisrunden Mikropylen liegen zwischen den polygonalen Schuppenenden.
- 2) und 3) Längsschnitt durch Makrosporangien (A) mit anliegenden Schuppen (B).

(Aus N. W. H. Bd 7, 1912, S. 441, Fig. 35.)

und Interseminalschuppen erstreckt sich auch auf den radiären Bau der Stele (Protostele?). Bei den kleinblütigen *Benettitales* (den „*Microflorae*“) ist der Stiel der einzelnen Sporangien fast verschwunden (Abb. 191).

Die Umbildungsvorgänge von der Ausgangsform des Makrosporangienstandes (Abb. 159) bis zum Gynaeceum der *Benettitales* beruhen also nach der hier vertretenen Auffassung:

1. auf der Differenzierung der Sporangienstands-Teile in eine verkürzte Hauptachse und Seitenorgane (= Sporangien und Interseminalschuppen);
2. auf einer Verminderung des Verzweigungsgrades des Sporangienstandes, der einachsiger wurde (höchstens zweiachsiger, wenn man das Integument als einen Kranz von Phylloiden ansieht).

Solche Umbildungsvorgänge haben sicher auch in anderen Gruppen stattgefunden. Obwohl wir gerade für die *Benettitales* die Entstehung des merkwürdigen Gynaeceums nicht unmittelbar verfolgen können (vgl. auch unten bei den *Cordaitales* S. 286), scheint darum die Auffassung einer derartigen Umbildung wohl begründet, zumal sie gegenüber der Ausgangsform die relativ geringfügigsten Umbildungsprozesse annimmt. Die gesamte Umbildung des *Benettitales*-Gynaeceums läuft auf eine Bergung der heranreifenden Makrosporangien (Samen) durch vegetative Teile hinaus.

Diese Auffassung scheint jedoch im Widerspruch zur herrschenden „Deutung“ der *Benettitales*-Gynaceen zu stehen. Die Mehrzahl der Autoren spricht nämlich das einzelne gestielte Sporangium als reduziertes Sporophyll, evtl. sogar als reduzierte Blüte an (vgl. Kräusel 1926). Was bedeutet diese Deutung, wenn wir uns von Schlagworten frei zu machen suchen? Beschränken wir uns auf die Analyse der Sporophylldeutung. Zwei Voraussetzungen liegen wohl in dieser Ableitung:

1. daß das ganze Gynaceum und insbesondere seine Seitenorgane früher einmal reicher verzweigt waren, daß also die Sporangien und Schuppen nicht wie bei den uns bekannten *Benettitales* der Achse unmittelbar ansaßen, sondern daß erst Achsenorgane 2. und folgender Ordnung (in bezug auf das Gynaceum) Sporangien trugen. — Wie oben erörtert, scheint diese 1. Annahme sachlich durchaus begründet. U. a. spricht auch das gelegentliche Auftreten verzweigter Sporangienstiele bei den *Benettitales* dafür.

2. daß die Seitenorgane (gestielte Makrosporangien und „Schuppen“) früher einmal stärker dorsiventral waren, etwa wie die *Cycas*-Sporophylle. — Das ist zwar denkbar, aber wir haben keine Anhaltspunkte dafür; jedenfalls darf uns die Betrachtung heutiger Pflanzen, bei denen die Sporangien in der Regel unmittelbar an (evtl. reduzierten) Blättern sitzen, nicht dazu führen, dieselben Voraussetzungen auch für fossile Formen zu machen.

Für die Schuppen gilt Ähnliches. Auch die Blütendutung enthält einen leicht durchschaubaren, analogen Problemkomplex.

Androeceum. Die Mikrosporangien stehen an deutlichen Sporophyllen (Abb. 188 B u. 191), d. h. das Androeceum ist mindestens 2achsig (Hauptachse und die Achse der Mikrosporophylle). Damit bestätigen die *Benettitales* die oft zu beobachtende Regel, daß der Gesamtsporangienstand im männlichen Geschlecht reicher verzweigt ist als im weiblichen. Im übrigen wechselt die Form der Mikrosporophylle von Gattung zu Gattung recht stark. Bei einem Teil der *Benettitales*, vor allem bei der ziemlich großblütigen Gattung *Cycadeoidea*, gleichen die Mikrosporophylle (Abb. 188 B) noch durchaus dem Habitus der Farnsporophylle. Man darf aber hier nicht an *Dryopteris filix mas* denken, sondern an primitivere Sporophylle, etwa vom Habitus des Sporangienteils der *Archaeopteridales* (Abb. 134) oder von *Osmunda* (Abb. 145). Jedes Hauptfieder eines solchen *Cycadeoidea*-Sporophylls trägt nahezu an seiner Seite, „marginal“ (Abb. 189 B u. 190) je eine Doppelreihe von Synangien. Bemerkenswert ist die gemeinsame dicke Epidermis dieser Synangien. Ob man die Synangien mit Wieland als Fieder 2. Ordnung ansprechen will oder nicht, scheint mir wieder vorzugsweise eine Begriffs- bzw. Wortfrage. Jedenfalls sind die Mikrosporangien durch ihre marginale Stellung gut als Telome charakterisiert. Sie sind auf diese Weise auch noch den vegetativen Fiedern der Laubblätter offensichtlich homolog.

Manche *Benettitales* mit kleinen Blüten (die *Microflorae*) und auch die eingeschlechtigen *Williamsonia*-Blüten haben reduzierte Mikrosporophylle (Abb. 191); diese sind schuppenförmig geworden und tragen die Sporangien auf der Oberseite.

Befruchtung und Embryonalentwicklung. Namentlich die Mikrosporenröhre läßt vermuten, daß die Mikrosporen durch einen ausgeschiedenen Tropfen wie bei den meisten Gymnospermen (Abb. 160 B und C) aufgefangen wurden, und daß die Keimung in üblicher Weise in der Pollenkammer vor sich ging (vgl. auch S. 91 ff.). Ob dabei Spermatozoen entwickelt wurden, ist nicht bekannt, aber durchaus wahrscheinlich. Sicher wissen wir nur wieder, daß der Embryo völlig mit demjenigen der *Cycadales* übereinstimmt, daß er also vor allem

2 Keimblätter und eine Hauptwurzel entwickelte. Die Interseminalschuppen bergen die zum Samen reifenden Makrosporangien, so daß das ganze Gynaceum zur Frucht wird. Als einen Fortschritt gegenüber den heutigen *Cycadales* kann man es bezeichnen, daß der Embryo bereits im heranreifenden Samen das Prothallium (= Endosperm) völlig aufzehrte. Bemerkenswert ist ferner, daß sämtliche Makrosporangien einer Pflanze jeweils auf genau dem gleichen Entwicklungsstadium aufgefunden werden.

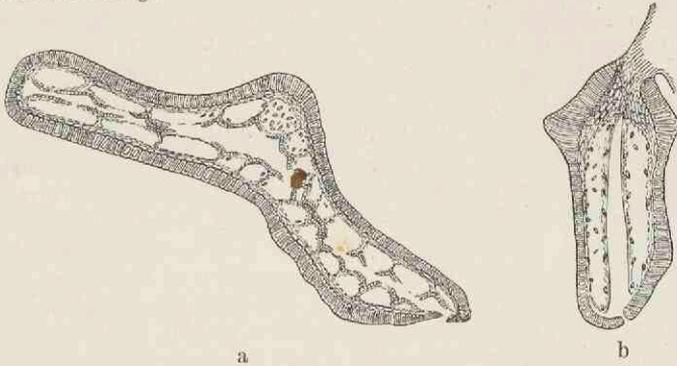


Abb. 190. *Cycadeoidea dacotensis* Wiel.

Längs- (a) und Querschnitt (b) durch ein Synangium („Staubbeutel“).
Je 2 Reihen von Sporangien. Gemeinsame Außenwand des Synangiums stark verdickt.
(Nach Wieland, aus Pelourde 1917, S. 147.)

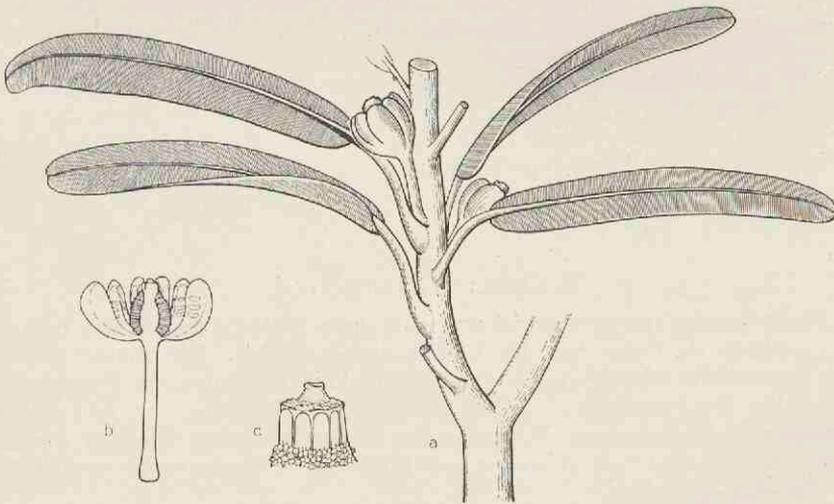


Abb. 191. *Williamsoniella coronata* Thom. (Jura).

- a) Rekonstruktion eines blühenden Zweiges, nach einem Exemplar des Geologischen Instituts Tübingen von Grithorpe Bay (Küste von Yorkshire). Bei diesem Exemplar sitzen die Blüten noch (blattachselständig!) am Zweig von *Taeniopteris vittata* Brongn. Thomas hat vom gleichen Fundort nur isolierte Blüten und Blätter beschrieben. Das vorliegende Exemplar bestätigt also die Annahme von Thomas über die Zusammengehörigkeit von *Taeniopteris vittata* mit *Williamsoniella coronata*. (Original.) $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.
- b) Blüte mit Gynaceum und 6 männlichen Sporophyllen. Zirka natürl. Größe.
- c) oberer Teil des Gynaceums („Krönchen“), unten sind noch die obersten Makrosporangien mit den sie umhüllenden Schuppen sichtbar. Vergr. ca. 2mal.

(b und c aus Thomas, 1915, Fig. 1 und 2.)

2. Vegetative Teile.

Ihre Übereinstimmung mit den heutigen *Cycadales* ist so groß, daß wir nur auf die abweichenden Einzelheiten eingehen wollen.

Stamm. In der äußeren Sproßmorphologie sind neben den palm-ähnlichen Stämmen der Williamsonien und den Knollenstämmen der meisten Cycadeoideen die Microflorae (*Wielandiella* und *Williamsoniella*) recht auffällig. Diese ziemlich zierlichen Pflanzen (Abb. 191) machen mit ihren reich verzweigten Sprossen und den schlanken Achsen, sowie mit ihrem oft recht wenig geteilten Laub fast den Eindruck eines Angiospermenkrautes.

Die Stammanatomie zeigt wieder den Mischcharakter der Cycadophyten: mächtige Rinde mit Blattfüßen, beträchtliches Mark, aber doch auch eine typische Eustele mit endarchem Protoxylem und Sekundärholz. Die Holzelemente sind vorzugsweise Treppentracheiden, doch vermittelt eine Dresdener *Cycadeoidea*- („*Raumeria*“-) Art mit ihren Hoftüpfeln zu den rezenten Cycadeen (Wieland 1925/26). Die gebildete Holzmasse scheint vielfach diejenige der heutigen *Cycadales* eher etwas übertroffen zu haben (z. B. bei *Cycadeoidea ingens*). In diesen Fällen ist dann der Sekundärholzgürtel einheitlich, wie etwa in einem Koniferenstamm; mehrfache Kambien wie bei vielen rezenten *Cycadales* sind meines Wissens bei den sicher bekannten *Benettitales* nicht beschrieben, ebenso keine „inversen“ Leitbündel. (Über die recht komplizierte Anatomie vgl. weiter Pelourde und Wieland.)

Wegen der Worsdellschen Annahme eines Anschlusses der Cycadophyten an die Medullosen vgl. oben S. 261 f.

Blätter. Die Laubblätter sind meist im Abdruck bekannt. Sie sind so cycadeenähnlich, daß man sie anfänglich als *Zamites*, *Dioonites* usw. beschrieben hat und heute noch keine scharfe Grenze zwischen der *Cycadales*- und *Benettitales*-Belaubung ziehen kann. Die kleinen *Benettitales*, wie *Wielandiella* und *Williamsoniella*, hatten ganz oder fast ganz ungeteiltes Laub, das z. B. zuerst als *Taeniopteris vittata* beschrieben wurde. Der eigentümliche gürtelförmige Umlauf der Blattspurstränge um den Stamm, welchen wir bei den *Cycadales* erwähnten, fehlt den *Benettitales*. Dagegen nannten wir oben schon die „mesarchen“ Blattspurstränge.

3. Ordn.: Nilssoniales.

Diese Cycadophytengruppe ist nur nach ihren Blättern und Samen bekannt. Wir erwähnen sie daher nur der Vollständigkeit halber. Die Blätter weichen durch anatomische Einzelheiten (z. B. gerade und nicht geschlängelte Begrenzungswände der Epidermiszellen, nicht-mesarche Blattnerven) von den übrigen Cycadophyten-Blättern ab. Wieweit dies eine selbständige Stellung der vorläufig auf eine Gattung *Nilssonia* beschränkten Pflanzengruppe rechtfertigt, muß die Zukunft zeigen.

Vorkommen: Keuper bis Ob.-Kreide. (Die früheren Fundangaben von *Nilssoniales* und anderen Cycadophyten aus dem Tertiär sollen nach Kryshtofowitsch auf einem stratigraphischen Irrtum beruhen.)

Anhang: Caytoniales.

Über diese aus Keuper und Jura bekannte Pflanzengruppe sind wir durch die methodisch schönen Untersuchungen von Thomas 1925 und 1926 etwas besser unterrichtet, wenn auch manches, namentlich die systematische Stellung, noch unsicher ist.

Zwei nah verwandte Gattungen: *Caytonia* und *Gristhorpia* werden von Thomas unterschieden. Unsere Kenntnis gründet sich in erster Linie auf die eigentümlichen Makrosporangienstände mit mehr oder minder reifen Samen (Abb. 192 a, b u. c). Die Makrosporangienstände sind gefiedert. Die einzelnen Fieder sind aber zu einer Art „Fruchtknoten“ umgebildet; d. h. jedes Fieder trägt zwei Reihen Makrosporangien, die von der einwärts eingeschlagenen Fläche des Fieders allseitig umschlossen werden (Abb. 192 c). Die Spitze des Fieders ist kutinisiert und wird von Thomas als „Narbe“ gedeutet. Thomas glaubt

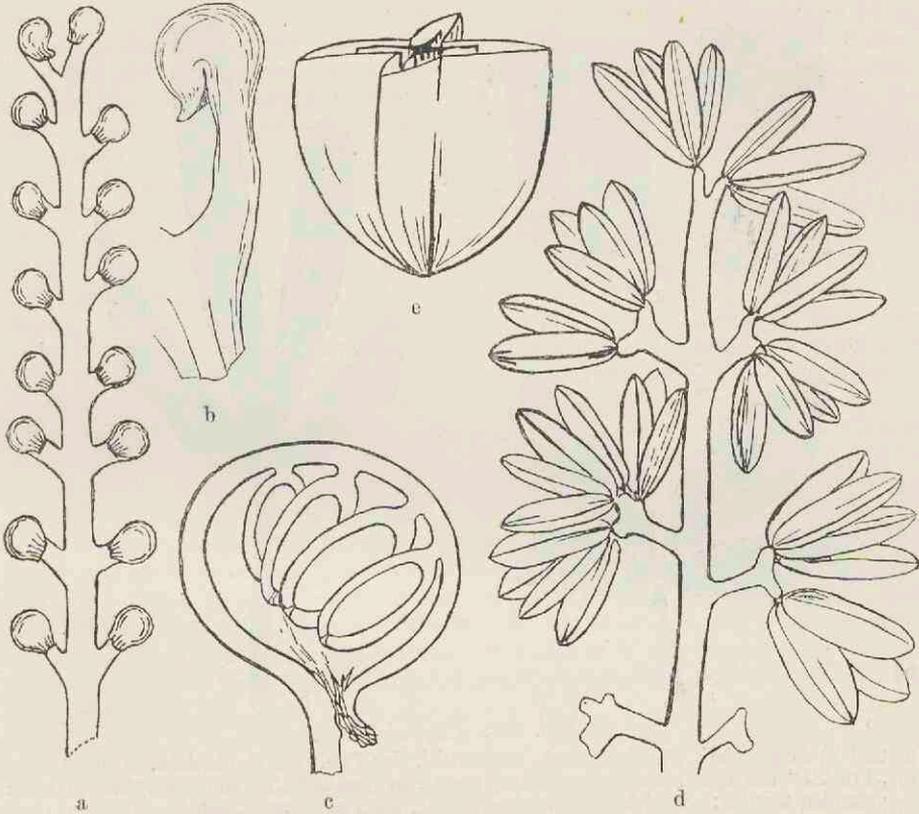


Abb. 192. *Caytoniales*-Blüten.

- a) Makrosporangienstand mit 2 Reihen „Früchten“. Vergr. 2mal.
 b) junger „Fruchtknoten“ mit abwärts gerichteter Narbe. Vergr. 15mal.
 c) älterer „Fruchtknoten“ im schematisch. Längsschnitt, eine Samenreihe zeigend. Vergr. 6mal.
 d) Mikrosporangienstand. Vergr. 4mal.
 e) eine Mikrosporangienengruppe („Synangium“) quer durchschnitten.
 a) und b) *Gristhorpia Nathorstii*; c) *Caytonia Sewardii*; d) und e) *Antholithus Arberi*.

(Aus Thomas, 1925, Fig. 1, 2, 7, 10.)

nämlich hier einen Fall von Angiospermie aufgefunden zu haben. Er hat auf dieser Narbe Mikrosporen gefunden und glaubt, daß diese dort gekeimt sind. Jedenfalls zeigen schon die jüngsten bekannten Stadien eine vollständige Einhüllung der Makrosporangien und den narbenartigen Fortsatz des Fieders erster Ordnung.

Manche Autoren (z. B. Kräusel 1926) sprechen jedoch auch von der Möglichkeit, daß die Makrosporangien wie bei den Gymnospermen zunächst den Mikro-

sporen unmittelbar zugänglich gewesen wären, und daß die Fieder ihre Makrosporangien erst nach der Bestäubung vollständig umhüllt hätten. Eine sichere Entscheidung ist derzeit kaum zu fällen, wenn mir auch die Thomassehe Deutung wahrscheinlicher ist. Aber auch bei „Angiospermie“ ist der Befruchtungsablauf noch keineswegs geklärt. Wir wissen vor allem nicht, ob sich im Inneren des „Fruchtknotens“ aus den — vielleicht nahe an der Narbe keimenden — Mikrosporen Spermatozoen gebildet haben, oder ob eine Pollenschlauchbefruchtung wie bei den Koniferen und Angiospermen erfolgt ist. All das ist, wie gesagt, noch zweifelhaft.

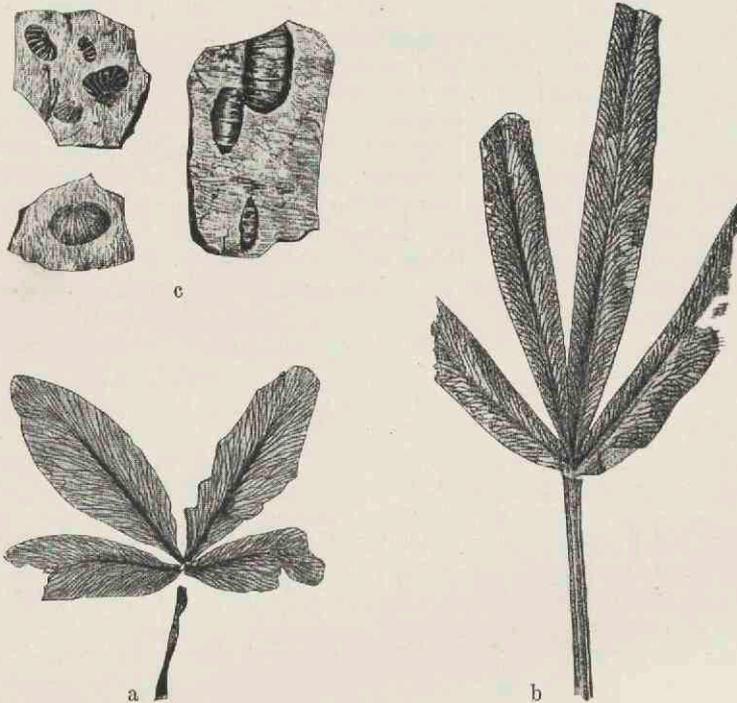


Abb. 193. *Caytoniales*?

a) und b) *Sagenopteris Phillipsi* Presl., vermuthlich das Laub der *Caytoniales*. (Jura.)
 c) „Früchte“ aus dem schwedischen Rhät, welche in Gesellschaft von *Sagenopteris*-Blättern gefunden wurden; vielleicht *Caytoniales*-Früchte, auch als *Marsiliaceen*-Sporokarpium (vgl. S. 221 f.) gedeutet.

(Aus Seward, 1910, Fig. 325 und 327.)

Des weiteren spielt auch bei den *Caytoniales*-Sporangienständen das Problem des „morphologischen Wertes“ eine große Rolle (vgl. Thomas 1926 und die anschließende Diskussion). Namentlich die Deutung der weiblichen Organe ist umstritten. Versuchen wir auch hier den Sachverhalt aus den mehr begrifflich-nomenklatorischen Fragen auszusondern. Sachlich ist das ganze (in Abb. 192 a dargestellte) Gebilde ein dorsiventraler Sporangienstand. Er stimmt wegen seiner Dorsiventralität mit einem Makrosporophyll überein, wie Thomas (1926) im Gegensatz zu seinen früheren Publikationen betont. Aber auch die Teilfieder sind dorsiventral und blattähnlich. Eine direkte Ableitung des *Caytoniales*-Makrosporangienstandes von andersartigen Sporangienständen, etwa der Pteridospermen, ist kaum möglich, solange wir über die Gesamtracht der *Caytoniales*- und auch der Pteridospermen-Sporangienstände so schlecht wie heute unterrichtet sind.

Auf Grund eines ziemlich gut gesicherten Wahrscheinlichkeitsschlusses deutet Thomas außerdem die in Abb. 192 d wiedergegebenen und als *Antholithus Arberi* bezeichneten Sporangienstände, sowie ähnliche Formen als Mikrosporangienstände der *Caytoniales*. Ferner sollen als Belaubung die *Marsilia*-ähnlichen *Sagenopteris*-Blätter hierher gehören (Abb. 193).

Verwandtschaftliche Beziehungen.

Unsere Auffassung über die verwandtschaftlichen Beziehungen hängt natürlich sehr stark von der Auffassung über den Befruchtungsmodus ab. Aber selbst, wenn bei den *Caytoniales* echte Pollenschlauchbefruchtung stattgefunden hätte — wenn also die auf der „Narbe“ gekeimten Mikrosporen durch einen Pollenschlauch ihre generativen Kerne bis zur Eizelle gebracht hätten — selbst dann wären diese eigentümlichen Pflanzen nach allgemeiner Auffassung doch eher als eine zu den Angiospermen konvergierende Gruppe, denn als direkte Angiospermen-Ahnen aufzufassen. Der Samenbau zeigt im einzelnen manche Anklänge an die *Gnetales*.

Früher wurden die *Sagenopteris*-Blätter, also die mutmaßliche Belaubung der *Caytoniales*, sowie die damit vergesellschafteten „Früchte“ als Marsiliaceen-Reste angesprochen (z. B. von Heer und Nathorst) (vgl. Abb. 193). Meines Erachtens ist eine *Marsiliaceen*-Verwandtschaft auch nach den Thomasschen Befunden nicht ausgeschlossen. Ja, die Gesamtheit der vorliegenden Tatsachen macht es vielleicht sogar wahrscheinlich, daß wir in den *Caytoniales* einen Zweig einer ziemlich isolierten Pteropsidengruppe vor uns haben, deren heterospore Formen in den Marsiliaceen bis heute überleben, während die „angiospermen“, samenträgenden Formen mit den *Caytoniales* ausgestorben sind. Eine analoge Entwicklungsrichtung fanden wir ja z. B. bei den Lycopsideen, bei denen auch die samenträgenden Lepidospermen ausgestorben sind, während die heterosporen Isoëtaceen und Selaginellaceen heute noch existieren.

Auch die Morphologie der *Caytoniales*-„Fruchtknoten“ hat ja nach den bisherigen Kenntnissen eine gewisse Ähnlichkeit mit den *Marsilia*-Sporokarprien (vgl. Abb. 193 c). Namentlich, wenn die oben angedeutete Annahme zuträfe, daß die Mikrosporen nach ihrem Eintritt in den Fruchtknoten durch die trichterförmige Narbe Spermatozoen entwickelt hätten, wäre ja auch der phylogenetische Schritt von einer Heterosporie nach Art der Marsiliaceen bis zur „Angiospermie“ der *Caytoniales* gar nicht groß.

Literatur.

Cycadophyta (incl. *Caytoniales*).

- Arber, E. A. N., 1913, s. S. 239.
 — Remarks on the Organisation of the Cones of *Williamsonia gigas* etc. Ann. of Bot., 1919, Vol. 33, p. 173.
 — und Parkin, J., Der Ursprung der Angiospermen. Journ. of the Linn.-Soc. Bot., 1907, Bd. 38, S. 29. — Uebersetzt von O. Pörsch, in Oesterr. bot. Zeitschr., 1908, Bd. 58, S. 89.
 Brongniart A., Recherches sur l'organisation des tiges des Cycadées. Ann. Sc. Nat., 1829, T. 16, p. 309.
 Chamberlain, C. J., Fertilization and Embryogeny in *Dioon edule*. Bot. Gaz., 1910, Vol. 50, p. 415.
 — The Living Cycads. Chicago 1919.
 — The Origin of the Cycads. Science, 1925, Vol. 61, p. 73.
 Chrysler, M. A., Vascular Tissues of *Microcycas calocoma*. Bot. Gaz. 1926, Vol. 82, p. 233.
 Coulter und Chamberlain, s. S. 239.
 Dahlgren, B. C., A fossil Flower. Leaflet Field Mus. Nat. Hist. 1924, p. 41.
 Dorety, H. A., Vascular Anatomy of the Seedlings of *Microcycas calocoma*. Bot. Gaz. 1909, Vol. 47, p. 139.
 Edwards, W. N., On a Small Bennettiales Flower from Wealden of Sussex. Ann. and Mag. Nat. Hist., 1921, Vol. 7, p. 440.
 Ernst, 1913. s. S. 239.

- Hallier, s. S. 349.
- Ikeno, S., Die Spermatozoiden von *Cycas revoluta*. Bot. Mag. Tokyo 1896, Vol. 10 (jap.). — Untersuchungen über die Geschlechtsorgane usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd. 32, S. 557.
- Karsten, 1918, s. S. 349).
- Kräusel, R., Fossile Cycadaceae, Benettiales und Caytoniaceae. In A. Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1926, Bd. 13.
- Matte, H., Sur le développement morphol. et anat. de germination des Cycadées. Mém. Soc. Linn. de Norm. 1908/09, T. 23, p. 38.
- Nathorst, A. G., Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischer Cycadophyten. K. Svensk. Vetensk. Handl., 1902, Bd. 36, Nr. 4.
- Paläobotanische Mitteilungen 1, 2, 8—11. K. Sv. Vetensk. Handl., 1907/08, 09, 11, Bd. 42, 43, 45, 46, 48.
- Die Mikrosporophylle von *Williamsonia*. Ark. f. Bot., 1912, Bd. 12, No. 6.
- Einige paläobotanische Untersuchungsmethoden. Paläobot. Zeitschr., 1912, Bd. 1.
- Neef, F., Über Zellumlagerung. Zeitschr. f. Bot., 1914, Bd. 6, S. 465.
- Pelourde, F., Les Progrès réalisées dans l'étude des Cycadophytes de l'époque secondaire. Progr. r. bot. 1917, T. 5, p. 129.
- Pfeiffer, 1926, s. S. 257.
- Pilger, R., Cycadales. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1926, Bd. 13, S. 44.
- Rudolph, K., 1922, s. S. 257.
- Schoute, J. C., 1922, s. S. 82.
- Scott, 1907, s. S. 19.
- Sifton, H. B., Some Characters of Xylem Tissue in Cycads. Bot. Gaz. 1920, Vol. 70, p. 425.
- Solms-Laubach, Graf zu, Über die Fruktifikation von *Benettites Gibsonianus*. Bot. Ztg., 1890 a, Bd. 48, S. 789.
- Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen. Bot. Ztg. 1890 b, Bd. 48, S. 177.
- Stopes, M. C., New Benettitean Cones from the British Cretaceous. Phil. Trans. R. Soc., London B. 1918, Vol. 208, p. 389.
- Thomas, H. H., The Caytoniales a New Group of Angiospermous Plants etc. Ibid. 1925, Vol. 213, p. 299.
- Relation between the Caytoniales and Modern Flowering Plants. Proc. Linn. Soc. London 1926, Sess. 138, p. 22.
- Timmel, H., Über die Bildung anomaler Tracheiden im Phloem. Flora 1927, Bd. 122, S. 203.
- Wieland, G. R., American Fossil Cycads. Washington (Carnegie Inst.) 1906 und 1916, Vol. 34.
- Classification of the Cycadophyta. Am. Journ. of Sci. 1919, Vol. 47, p. 391.
- Recent Achievements in Paleobotany. Science 1924, Vol. 60, p. 233.
- Bericht im Carnegie Inst. Year-Book 1925/6, S. 407.
- Worsdell, W. C., The Anatomy of the Stem of *Macrozamia* etc. Ann. of Bot., 1896, Vol. 10, p. 601.
- On „Transfusions-tissue“ usw. Trans. Linn. Soc. II Ser. 5 (Bot.) 1897, p. 301.
- The Comparative Anatomy of Certain Genera of the Cycadaceae. Journ. Linn. Soc., 1898, Vol. 33, p. 437.
- The Anatomical Structure of *Bowenia spectabilis* Hook. Ann. of Bot., 1900, Vol. 14, p. 159.
- The Structure and Origin of the Cycadaceae. Ann. of Bot., 1906, Vol. 20, p. 129.
- Zeiller, R., Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progr. r. bot. 1908, T. 2, p. 171.

3. Kl.: Ginkgophyta.

Die Ginkgophyten sind eine ausgesprochene Parallelgruppe zu den Cycadophyten. Das gilt einmal von ihrer Verbreitung. Sie herrschen im Mesozoikum (insbesondere im Jura), allerdings mit Vorläufern im Rotliegenden. Heute sind sie spärlich vertreten — noch spärlicher als die Cycadophyten —, durch eine einzige Art: *Ginkgo biloba* L.. Man kennt diesen Baum auch in seiner Heimat in Ostasien nur kultiviert, so daß die Bezeichnung: „lebendes Fossil“ durchaus am Platze ist.

Als Parallelgruppe zu den Cycadophyten darf man die Ginkgophyten aber auch wegen ihrer Organisation bezeichnen. Auch die Ginkgophyten zeigen nämlich eine eigentümliche Mischung primitiver und fortgeschrittener Merkmale.

Primitiv ist die so auffällige Gabelnervatur der Blätter (Abb. 194); ferner die Spermatozoënbefruchtung, sowie die terminale Stellung der Makrosporangien (Abb. 194h). Aber die Stammgestaltung ist durchaus

„modern“, durchaus wie beim Typus der heutigen Gymnospermen, insbesondere der Koniferen. In diesem Punkte erscheinen die Ginkgophyten „fortschrittlicher“ als die Cycadophyten.

Übersicht (Einteilung wohl erst provisorisch):

Baiera F. Braun: Blattspreite stark geteilt, meist mehr als 2 Makrosporangien an einem Sporangienstand (Abb. 200). Vorkommen: Rotliegendes bis Unterkreide.

Ginkgo L. Blattspreite schwach unterteilt, meist nur zwei Makrosporangien an einem Sporangienstand (Abb. 194). Vorkommen: Lias bis heute.

Vielleicht außerdem zu den Ginkgophyten gehörig:

Psymnophyllum Saporta, bereits im M/Ob.-Devon und Karbon, ferner

Dicranophyllum Grand'Eury, Permokarbon und

Trichopitys Saporta, Rotliegendes (Abb. 201),

sowie eine größere Anzahl kritischer Formen.

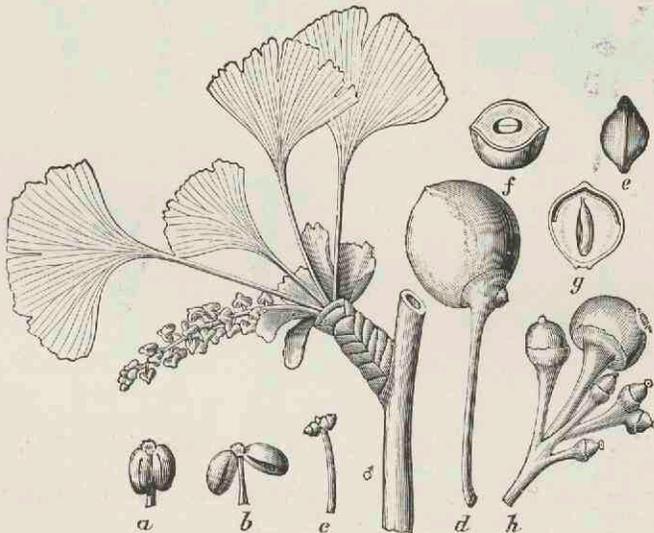


Abb. 194. *Ginkgo biloba*. (Rezent.)

♂ = Männlicher Kurztrieb; a, b Mikrosporophylle;

c junger Makrosporangienstand; d Makrosporangienstand mit reifem Samen;

e—g Steinkerne (Außenansicht, Quer- und Längsschnitt);

h Makrosporangienstand mit anomal vielen Makrosporangien.

[Aus Karsten 1928 („Strasburger“) Fig. 620.]

Die Unterschiede zwischen den sicher hierher zu zählenden fossilen Ginkgophyten und dem heutigen *Ginkgo* sind so gering, daß wir zunächst mit der rezenten Art beginnen können und die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der übrigen erst nachträglich erwähnen.

Ginkgo biloba.

1. Fortpflanzungsorgane.

Die umstrittenste Frage ist auch hier die Deutung der Fortpflanzungsorgane. Wir haben in der Einleitung (S. 21 ff) diese Schwierigkeiten bereits als ein Beispiel phylogenetischer Problematik behandelt und stellen hier nur

nochmals die wichtigsten Daten zusammen. *Ginkgo biloba* ist zweihäusig, d. h. weibliche und männliche Organe sind auf verschiedene Pflanzen verteilt.

a) Weibliche Pflanze.

Die Makrosporangienstände stehen in den Achseln von Laub- oder Schuppenblättern (Abb. 1a u. b, S. 22). Ihre Gestalt kommt meines Erachtens von allen Makrosporangienständen heutiger Phanerogamen der Urform der Kormophytensporangienstände am nächsten (vgl. S. 24). Die Zahl der Makrosporangien eines Sporangienstandes ist bei *Ginkgo* allerdings in der Regel auf 2 reduziert, auch ist der Einzelstiel eines Sporangiums meist verkürzt; doch sind hier Ausnahmen durchaus nicht selten (Abb. 195). Wenn zwischen 2 Sporangien gelegentlich ein kleines Höckerehen auftritt, so soll das, Wettstein (1899) zufolge, darauf hinweisen, daß die beiden Sporangien eigentlich seitlich einer jetzt reduzierten Achse ansitzen. Die Gabelung beim *Ginkgo*-

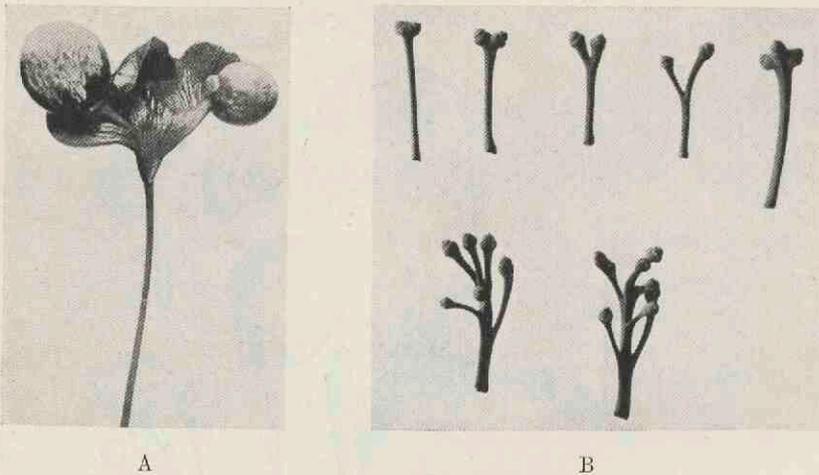


Abb. 195. Anomale ♀ Sporangienstände von *Ginkgo biloba*.

A. Halbfertiles Laubblatt, das 2 Samen trägt.

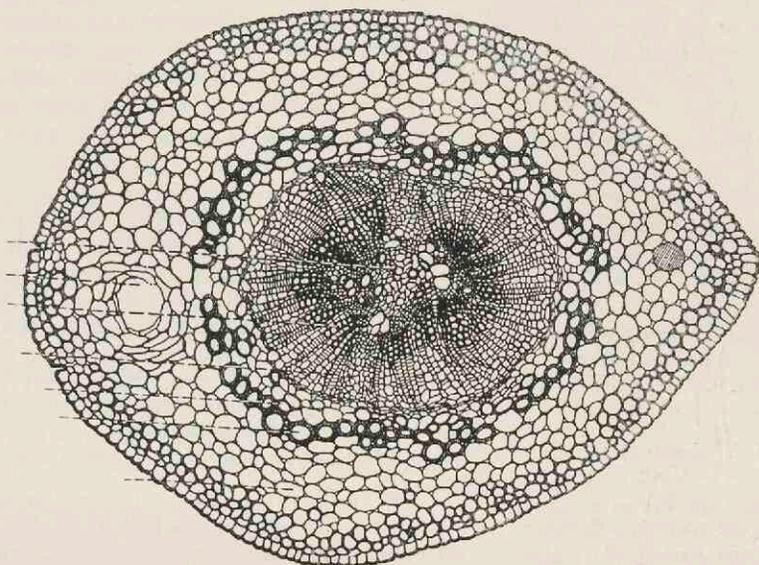
B. Übergangsreihe von „normalen“ Sporangienständen mit 2 sitzenden Makrosporangien zu reich verzweigten Sporangienständen.

(Aus Sakisaka 1929, Taf. 25, Fig. 7.)

Sporangienstand wäre also eigentlich eine „Pseudodichotomie“, ein „Dichasium“. Hinsichtlich der Reduktion der Sporangienzahl ist diese Auffassung sicher berechtigt. Ob aber die Ahnen von *Ginkgo* einmal fiedrig oder spiralig gestellte Sporangien gehabt haben, wie das die Bezeichnung „Pseudodichotomie“ nahelegt, sei dahingestellt. Die Rückführung auf einen gabeligen Sporangienstand scheint mir besser gesichert. — Eine andere „Mißbildung“ sind die halb fertilen Blätter (Abb. 195 A), in denen ein Teil der Phylloide zu Sporangien sich wandelte. Sie zeigen noch deutlich die Homologie von Phylloiden und Sporangien. Der gemeinsame Stiel eines Sporangienstandes ist noch durchaus radiär. Seine Stele ist eine echte Siphonostele. Sie wird allerdings durch 2 (am apikalen Ende meist durch 4) Markstrahlen in 2 bzw. 4 kollaterale Leitbündel zerlegt (Abb. 196 A).

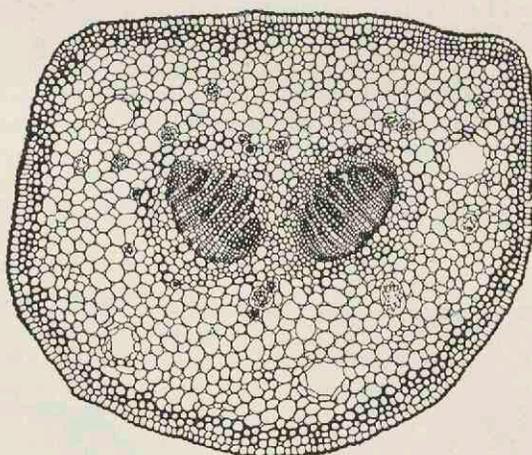
Der Bau der Makrosporangien selbst sowie der Befruchtungsvorgang entsprechen durchaus dem Cycadophyten-Pteridophyten-Typ. Vor allem finden wir auch bei *Ginkgo* eine Pollenkammer, welche die Mikrosporen aufnimmt und unter Bildung von Spermatozoen keimen läßt. Als Abweichung besitzt

jedoch das einzige Integument bei *Ginkgo* keine Leitbündel, obwohl es sich nachträglich zu einer ziemlich dicken Samenschale (außen fleischig, innen verholzt) entwickelt. Die Basis je eines Makrosporangiums umschließt ein



A

kragenförmiger Wulst, die „Cupula“. Auch wenn wir von allen Begriff- und Nomenklaturfragen absehen, ist ihre phylogenetische Herkunft eine offene Frage. Man kann es wohl kaum entscheiden, ob dieser Wulst, wie vermutlich die „Cupula“ der Pteridospermen, aus verwachsenen Telomen oder aber nachträglich aus einer Wucherung des Sporangienstieles hervorgegangen ist.



B

Abb. 196. *Ginkgo biloba*.

A Querschnitt durch den Stiel eines Makrosporangienstandes, Stele radiär;
B durch einen Blattstiel; Stele dorsiventral, aus 2 Leitbündeln bestehend.

(Nach Sprecher 1907. Aus Chamberlain und Coulter 1925, Fig. 226/27.)

b) Männliche Pflanze.

Die Mikrosporangienstände sind durchweg reicher verzweigt als die ♀ Organe und bilden ein lockeres „Kätzchen“. (Abb. 194). Die Sporangienhauptachse ist innerlich und äußerlich radiär. An ihr sitzen die (meist als Staubblätter bezeichneten) Sporangiengruppen; sie bestehen in der Regel aus einem Stiel, der in eine rundliche Endkuppe ausläuft und normalerweise zwei (selten bis zu 7) Sporangien trägt (Abb. 194 b bis d). Die „Staubblätter“ sind

schwach dorsiventral; die Sporangien sind auf die Unterseite der tragenden Achse verschoben, was sich schon bei ihrer Entwicklung bemerkbar macht (Abb. 197). Infolgedessen werden sie in der Jugend durch die Kuppe nach

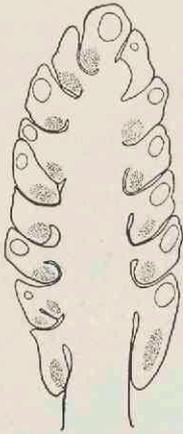


Abb. 197. Junge ♂ Blüte von *Ginkgo biloba* (längs).

grau punktiert: das nach einwärts geborgene sporogene Gewebe; ausgezogene Kreise: die peripher gelegenen Schleimgänge in der das Sporangium deckenden Endkuppe. (Aus Chamberlain und Coulter 1925, Fig. 219, nach Starr 1910.)

außen hin geschützt. Auch wenn mehr als zwei Sporangien gebildet werden, hängen die Sporangien alle von der Achse abwärts, so daß sie mehr an epaulettenartigen Sporangiengruppen (z. B. bei *Crossothecca*?) als an die schildförmigen Sporangiengruppen von *Taxus* (s. unten S. 296) oder *Equisetum* (s. oben S. 179) erinnern.

Charakteristisch für das *Ginkgo*-Mikrosporangium ist das „Endothecium“ (Abb. 198); d. h. im Gegensatz zu anderen Gymnospermen, aber in Übereinstimmung mit den Angiospermen, sind bei *Ginkgo* nicht die Außenschichten der Sporangienwand, sondern mittlere Lagen das „aktive“ (d. h. das Aufspringen bewirkende) Gewebe. Ihre Funktion verrät sich durch die Verdickungsfasern an den Zellwänden (Goebel 1902 und Jeffrey 1916).

Befruchtung und Embryonalentwicklung. Wir könnten hier fast alles, was wir über die *Cycadales* erwähnten, wiederholen. So ähnlich ist der Entwicklungsablauf (namentlich die Mikrosporenceimung mit der Bildung von zwei Spermatozoen usw.). Abweichend ist eigentlich nur, daß in der Mikrospore eine weitere sterile Zelle gebildet wird und daß am Embryo kein eigentlicher Suspensor entsteht. Vielmehr wird die ganze befruchtete Eizelle in zelluläres Gewebe zerlegt. Der größte Teil dieses Gewebes wird auch zum Aufbau des Embryos verwendet. Nur das Mikropylende des Proembryos dringt als Haustorium in das Endosperm ein, während der übrige Teil sich in Wurzel, Sproß samt zwei Kotyledonen differenziert.

2. Vegetative Organe.

Hier ist *Ginkgo* großenteils „modern“, insbesondere nach allgemeinem Sproßaufbau, Stammanatomie usw. Wir haben denselben reichverzweigten

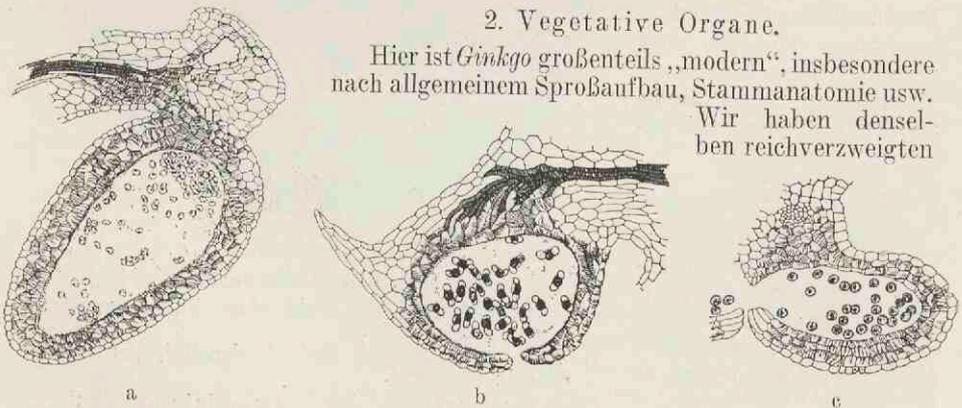


Abb. 198. Mikrosporangien mit Endothecium (längs).

- a) *Ginkgo biloba* L. (oben der Schleimgang, vgl. Abb. 197).
- b) *Pseudolarix Kämpferi* (vgl. Abb. 220).
- c) *Diervillea* sp., eine Angiosperme.

Halbschematisch. (Aus Jeffrey, 1916, Fig. 17—19.)

Baum wie bei den Koniferen (Lang- und Kurztriebe!). Der starken Beanspruchung durch die bedeutende Krone und der großen Stammhöhe (bis zu 40 m) entspricht die Stammanatomie: *Ginkgo* ist wie die Koniferen und die Angiospermen ein echter Holzbaum. Die weitaus größte Menge des Stammkörpers wird vom Sekundärholz eingenommen; Mark und Rinde treten zurück. Zentripetales Holz findet sich ebensowenig wie bei den Koniferen. Ferner entspricht die Gestaltung der Tracheiden mit ihrer einen Reihe Hoftüpfel durchaus dem modernen Koniferentyp.

Als primitiv gilt dagegen von altersher die Gabelnervatur der Blätter. Schon der Blattstiel ist von einem verdoppelten Leitbündel durchzogen (Abb. 196 B), und im weiteren Verlauf der Blattbildung haben wir eine fortgesetzte dichotome Verzweigung der Leitbündel. Die Blätter der erwachsenen Pflanze (namentlich an Kurztrieben) zeigen fast völlige Verwachsung aller Telome. Bei den Jugendblättern dagegen und in schwächerem Maße auch an den Langtrieben sind die Telome noch teilweise getrennt (Abb. 199). Primitiv ist ferner die Andeutung einer mesarchen Struktur der Stele eines Kotyledos¹⁾.

Potonié (1906 und 1912, S. 139) hat nachgewiesen, daß die Gabelnervatur der Blätter gegenüber der Netznervatur insofern ungünstig ist, als bei einer Blattverletzung eine seitliche Umleitung von Wasser usw. durch unverletzte Nerven nicht mehr möglich ist und die apikal von der Verletzungsstelle gelegenen Blatteile daher zugrunde gehen. Goebel (1922) weist demgegenüber darauf hin, daß natürliche Verletzungen am *Ginkgo*-Blatt höchst selten sind. Das ist zweifellos richtig, bei *Ginkgo* ist die (infolge der Gabelnervatur sehr bedenkliche) Gefahr der Blattverletzung sehr herab-

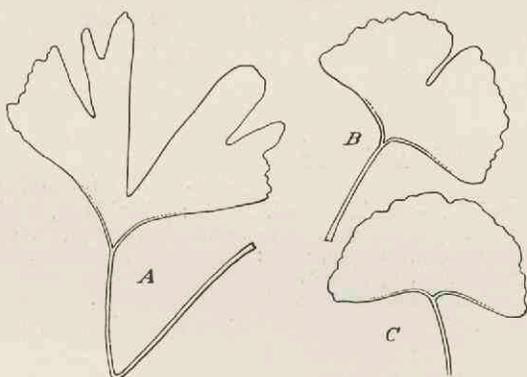


Abb. 199. *Ginkgo biloba*. Blattumrisse.

- A. Jugendblatt (Phylloide nur teilweise verwachsen).
 B. Langtriebblatt.
 C. Kurztriebblatt (Phylloide vollständig verwachsen).

(Aus Pilger, 1926.)

gesetzt, u. a. infolge der mechanischen Verstärkung der ledrigen Blätter. Wir haben das typische Beispiel einer Kompensationsanpassung. Während die meisten Pflanzen (z. B. die Dikotylen) ihre Blätter gegen die Gefahren einer Verletzung durch die Netznervatur schützen, behält *Ginkgo* die Gabelnervatur zwar bei, schützt sich aber durch die (für ein sommergrünes! Blatt) ungewöhnliche Zerreißfestigkeit und vielleicht auch durch Stoffe (z. B. Kalkoxalat-Kristalle), welche den Insektenfraß abwehren. Jedenfalls sind diese Kompensationsanpassungen, welche bei *Ginkgo* mit seinen derben sommergrünen Blättern jedes Jahr einen ziemlichen Materialverbrauch bedeuten, kein Beweis gegen die Potoniésche Auffassung, daß „*ceteris paribus*“ die Gabelnervatur der Netznervatur ökologisch unterlegen ist. Dies Beispiel scheint mir typisch für eine grundsätzlich verschiedene Einstellung zum Problem der zweckmäßigen Eigenschaften.

Die fossilen Ginkgophyten.

Die bemerkenswertesten Daten — wenigstens was die gutbekannten Formen angeht — haben wir schon erwähnt. Durchweg waren bei den Ginkgo-

1) Vgl. Sprecher, 1907 S. 30ff. („Transfusionsgewebe“).

phyten die Telome früher schwächer verwachsen. Man scheidet eben aus diesem Grunde die älteren mesozoischen *Ginkgoales*-Blätter mit schmalen Zipfeln als Gattung *Baiera* aus; doch gibt es hier alle Übergänge. Auch war bei *Baiera* die Zahl der Makrosporangien noch größer als bei *Ginkgo*. Ebenso waren an einem Mikrosporophyll meist mehr Sporangien vereinigt als heute in der Regel (vgl. die Abb. 194 e und 200 A d). Auch die heutige schwache Dorsi-

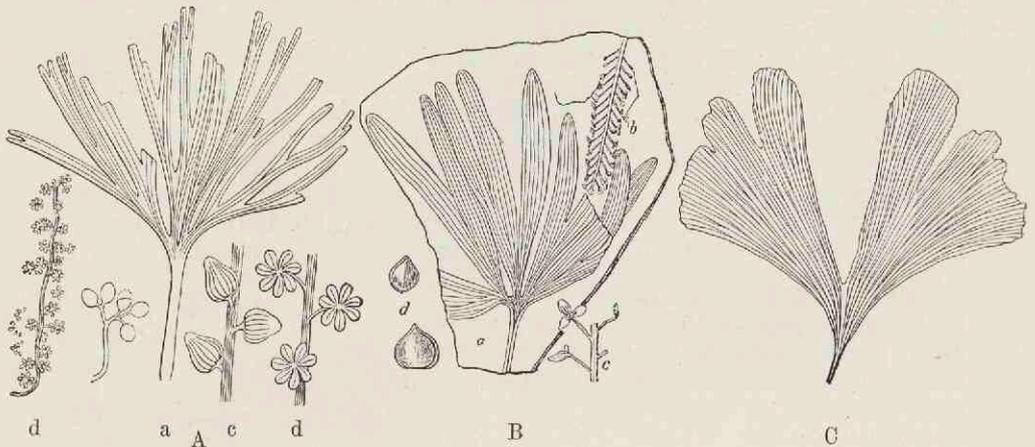


Abb. 200. *Ginkgophyta*.

A *Baiera Münsteriana* (Presl.). Rhät: a Laubblatt, b Mikrosporangienstand, c Teil desselben mit 3 geschlossenen Mikrosporangiengruppen, d desgl. offen, e Makrosporangienstand.
 B *Ginkgo sibirica* Heer, Jura: a Laubblatt, b Mikrosporangienstand, c Teil desselben stärker vergrößert, d) Samen.
 C *Ginkgo biloba*. Rezent. Tiefgeteiltes Blatt.

(Aus Potonié 1912, Fig. 92.)

ventralität der Mikrosporophylle scheint eine junge Erwerbung; denn die Mikrosporophylle der mesozoischen Ginkgophyten ähneln durch ihre radiäre Gestaltung (Abb. 200 A) mehr den ausgesprochen peltaten Sporangien (Abb. 171) oder den oben erwähnten (Abb. 192) *Caytoniales*, insbesondere den radiären Mikrosporophyllen von *Antholithus Arberi*.

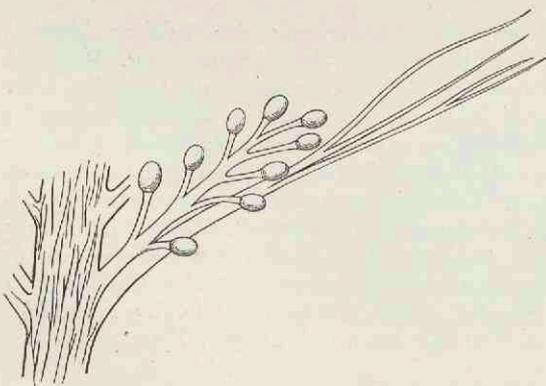


Abb. 201. *Trichopitys heteromorpha* Sap. (Perm.) Sporangienstand, blattachseltständig mit gabeligem Tragblatt.

(Aus Zeiller 1900, Fig. 182.)

Die paläozoischen Ginkgophyten sind durchweg sehr schwer von den Pteridospermen zu trennen. Die Ginkgophyten sind auch offensichtlich aus dieser Formengruppe hervorgegangen. Interessant ist insbesondere *Trichopitys Saporta* (Abb. 201). Einmal, weil wir hier noch völlig freie Telome an den Laubblättern haben und dann, weil uns hier möglicherweise der Beginn der achselständigen Vereinigung von Sporangienständen und Laubblättern überliefert ist. Beide Organe stehen nämlich noch etwas getrennt übereinander (vgl. dazu auch S. 63).

Literatur.

Ginkgophyta (vgl. auch S. 27).

- Goebel, K. v., Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abh. 1922, Heft 1.
 Hirasé, S., Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Journ. Coll. Science Imp. Univ. Tokyo, 1895, Vol. 8, p. 307.
 Jeffrey, E. C., and Torrey, R. E., Ginkgo and the Microsporangial Mechanisms of the Seed Plants. Bot. Gaz., 1916, Vol. 62, p. 281.
 Ikeno, S., Die Spermatozoiden von *Cycas revoluta* (jap.). Bot. Mag. Tokyo, 1896, Bd. 10.
 Johnson, Th., The Male Flowers or Microstrobili of *Ginkgoanthus* Phillip. Rep. Yorksh. Philos. Soc., 1919, p. 1.
 Kräusel, R., Fossile Ginkgoaceae und Verwandte. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1926, Bd. 13, S. 109.
 Pilger, R., Ginkgoales. Ebenda S. 98.
 Potonié, H., Die Entwicklung der Pflanzenwelt. In Weltall und Menschheit, Berlin 1906, S. 341.
 — Grundlinien der Pflanzenmorphologie. Jena 1912.
 Sakisaka, M., On the Seed-bearing Leaves of Ginkgo. Jap. Journ. of Bot., 1929, Vol. 4, p. 219. — (Vgl. auch die hier aufgeführten weiteren Schriften des gleichen Verf.)
 Seward, A. C., Fossil Plants, Cambridge, 1919, Vol. 4.
 — und Gowan, J., The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba*). Ann. of Bot., 1900, Vol. 14, p. 107.
 Sprecher, A., Le Ginkgo biloba L. Diss. Genf, 1907.
 Wettstein, R. v., Die weibliche Blüte von Ginkgo. Oesterr. bot. Zeitschr., 1899, Bd. 49, S. 417.

4. Kl.: Cordaitales.

Sie lebten wie die Pteridospermen fast ausschließlich im Paläozoikum, d. h. im Karbon und Rotliegenden, mit unsicheren Vorläufern im Ob.-Devon und unsicheren Nachzüglern bis zum Jura. Wie alle ins Paläozoikum zurückreichende Samenpflanzengruppen zeigen sie eine auffällige Mischung primitiver und fortschrittlicher Züge. Aber als Unterschied zu den Pteridospermen sind die Cordaiten namentlich in den vegetativen Merkmalen durchaus modern, d. h. insbesondere den Koniferen recht ähnlich. Ein höchst eigenartiges Gepräge besitzen die Cordaiten dagegen in den großen parallelnervigen Blättern (Abb. 207), welche man ursprünglich für Monokotylenblätter hielt, sowie in der Anordnung ihrer Sporangien in einem zapfenartigen Sporangienstand (Abb. 159 und 208).

Unsere Kenntnisse sind auch ähnlich lückenhaft wie bei den Pteridospermen, d. h. wir kennen auch bei den *Cordaitales* nur sehr wenige Formen (eigentlich nur Vertreter der Gattung *Cordaites*) vollständig. Und doch lassen die mehr oder minder isolierten Reste verwandter Formen eine noch unerforschte Formenfülle ahnen. Wir begnügen uns hier mit einer Schilderung des „Typus“, der Gattung *Cordaites*, und schließen daran nur die hervorstechendsten Abweichungsmerkmale der übrigen *Cordaitales* an.

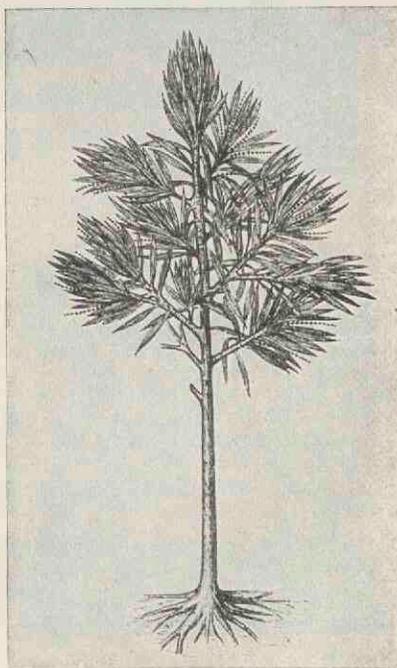
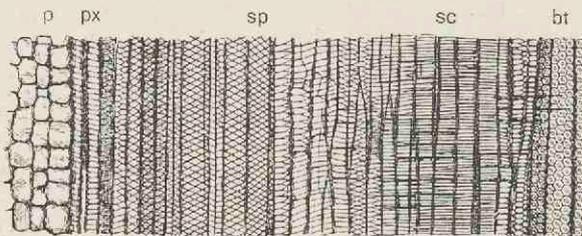


Abb. 202. *Cordaites* sp. (Karbon.)
 Rekonstruktion eines blühenden Baumes.
 (Aus Arber 1913, Fig. 14, nach Scott, 1923, Fig. 98.)

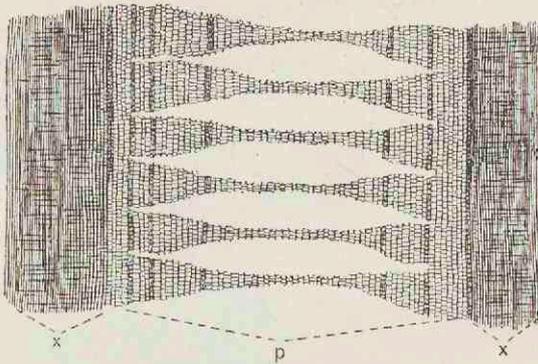
Cordaites.

1. Vegetative Organe.

Allgemeine Sproßmorphologie. Hierin ähneln die Cordaiten den Koniferen. Es waren hohe Bäume (der unverzweigte Stamm erreichte allein bis zu 30 m!) mit einer reichverzweigten Krone (Abb. 202). Dementsprechend ist auch der Stamm wie bei den Koniferen und Dikotylen ein typischer Holzstamm. Abgesehen vom ungewöhnlich großen Mark¹⁾ sind die Schliffbilder den heutigen Koniferen, insbesondere den Araucarien, recht ähnlich.



B



A

Abb. 203. *Cordaites (Dadoxylon) Brandlingii* Sew.

A Radialschnitt durch die Stamm-Mitte;

p = Mark, *x* = Xylem. Vergr. ca. 7mal.

B Innerste Stammportion:

p = Mark; *px* = Protoxylem;*sp, sc* = Übergangszone mit Spiral- und Treppentracheiden;*bt* = typisches Sekundärholz mit araucarioider Hoftüpfelung. Vergr. 90mal.

(Aus Scott 1923, Fig. 101.)

Nadelblättern!) zu den Pteridospermen und überhaupt zu den primitiveren Kormophyten über; denn bei diesen vermutlichen Cordaitenverwandten findet sich noch zentripetales Metaxylem wie bei *Lyginodendron*. — Die Protoxylemgruppen sind natürlich wieder die Ausgangspunkte der Blattspurstränge.

Laubblätter. Wir erwähnten schon die Parallelnervigkeit der bis 1 m langen Blätter. Zum Unterschied zu vielen Monokotylen fehlt allerdings bei den Cordaiten die Ergänzung zu einem Maschennetz durch Querverbindungen.

1) Die Marksteinkerne gingen früher unter dem Namen „*Artisia*“; dieser wird noch heute für das eigentümlich etagenartig gefächerte Mark gebraucht.

Man bezeichnete darum die strukturbietenden Cordaiten-Stämme ursprünglich als *Araucarioxylon*. Hierfür charakteristisch sind insbesondere die Tracheiden mit zahlreichen Hoftüpfelreihen an den Radialwänden, ferner die fast stets einreihigen Markstrahlen (Abb. 204). Das Protoxylem besteht aus Spiraltracheiden (Abb. 203 B). Die Übergangszone zu den Hoftüpfeltracheiden ist bemerkenswerterweise (vgl. S. 385) recht breit, so daß man die Herausgestaltung der Hoftüpfelung aus den Spiralverdickungen recht gut verfolgen kann (Abb. 25, 203 und 204). Bei *Cordaites* selbst liegt das Protoxylem ganz innen, alles Holz wird zentrifugal gebildet. Doch leiten eine Reihe nahverwandter Formen, insbesondere *Poroxylon*, *Mesoxylon* (Abb. 205) und *Pitys* (letztere mit

Hierin und in der meist dichotomen Gabelung der Nerven erscheinen die Cordaiten primitiver. In auffälliger Übereinstimmung mit den Cycadophyten zeigt die Blattstele hauptsächlich zentripetales Holz. Meist waren die Blätter lederartig dick und auch durch Sklerenchymstränge verstärkt, ähnlich wie wir das heute von *Yucca*-Bättern gewohnt sind (Abb. 206).

Wurzeln. An den völlig nach dem Phanerogamentyp gebauten Wurzeln mit diarchem oder tetraarchem Primärholz ist erwähnenswert, daß Osborne einen *Mykorrhiza*-Pilz im Rindenparenchym zu sehen glaubte.

2. Fortpflanzungsorgane.
(*Cordaitanthus*).

Die Blütenstände der *Cordaitales* wuchsen zwischen den Blättern (bei *Mesoxylon* blattachselständig).

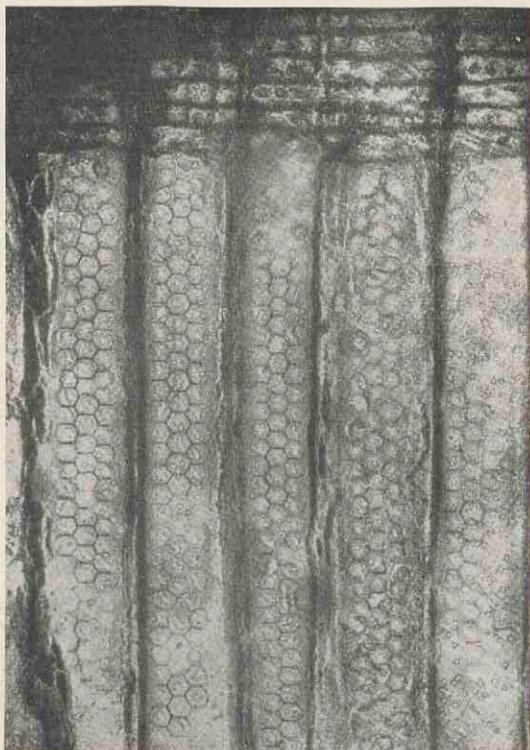


Abb. 204. Cordaitenholz (*Dadoxylon* sp.) O.-Karbon (Steinbach, Baden). längs-radial, oben ein Markstrahl, darunter die Längstracheiden mit „raukarioider“ Hoftüpfelung. Vergr. 180mal. (Original, Schiffsamml. Bot. Inst. Tübingen Nr. 180.)

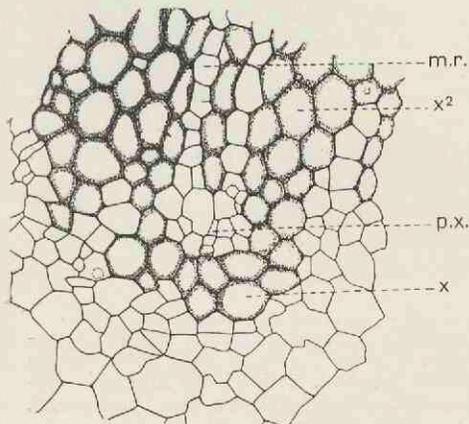


Abb. 205. *Mesoxylon poroxyloides* Scott und Maslen. (O.-Karbon.) Holzteil, von dem ein sich gabelnder Blattspurstrang abgeht.
p.x. = Protoxylem.
x = zentripetales Metaxylem.
x² = Sekundärholz.
m.r. = Markstrahl.
Vergr. 135. (Aus Scott 1923, Fig. 10.)

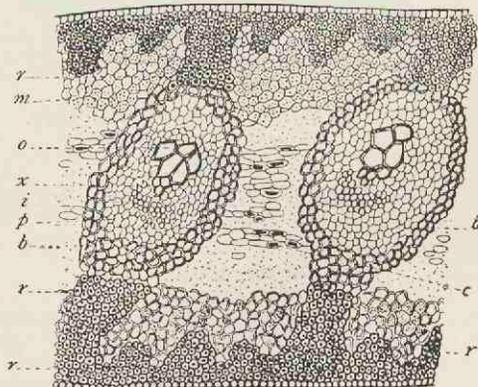


Abb. 206. *Cordaites angulostriatus* (?) Blatt-Querschnitt.
r = Sklerenchym; m = Mesophyll;
o = zentrifugales Xylem; x = Protoxylem;
i = zentripetales Xylem; p = Phloem,
b = Bündelscheide; c = transversal gestreckte Zellen, welche die Leitbündel verbinden.
(Nach Renault 1879, aus Coultter und Chamberlain 1925, Fig. 200.)

dig?¹⁾ aus den Zweigen heraus. Jeder Blütenstand trug in zweizeiliger Anordnung (Abb. 207) in den Achseln von Hochblättern die etwa 1 cm langen „Blüten“. Man kennt ihren Aufbau sowohl aus Abdrücken, wie aus strukturbietenden Fossilien.

Äußerlich besehen und auch in ihrer Gesamtorganisation waren die stets eingeschlechtigen „Blüten“ in beiden Geschlechtern ziemlich ähnlich. Sie besaßen plumpe Hauptachsen, die vorzugsweise mit Hüllschuppen in spiraliger Anordnung besetzt waren²⁾. Am oberen Ende der Achse treten anstelle der Hüllschuppen die Sporangien bzw. Sporangiengruppen, allerdings auch hier untermischt mit Schuppen. Der Gesamtbau der *Cordaites*-Blüte ähnelt also sehr weitgehend dem *Benettitales*-Gynaeceum. Nur finden wir bei den *Benettitales* sehr viele Makrosporangien vereinigt, während bei *Cordaites* selten mehr als ein halbes Dutzend Makrosporangien in einer Blüte vorkommt und von diesen oft nur ein einziges reif wird. Auch kommt es bei *Cordaites* keineswegs zu einem solch regelmäßigen Wechsel der Schuppen mit den Sporangien oder gar zu einem panzerartigen Zusammenschluß der Schuppen.

Wie bei *Ginkgo* und anderen Gymnospermen ist ferner der weibliche Sporangienstand bei *Cordaites* einfach, der männliche dagegen mehrfach verzweigt; d. h. die Makrosporangien sitzen der Blütenachse direkt auf, die Mikrosporangien dagegen zu je 2—4 als gestielte Sporangiengruppen, die vielfach Mikrosporophylle oder Staubblätter genannt werden.

Makrosporangien. Nach Schoute (1925) nehmen sie durchaus die gleiche Stellung wie die Schuppen zwischen ihnen ein; Schuppen und Sporangien stehen also als homologe Telome in ganz entsprechender Stellung, wie bei vielen altertümlichen Pflanzen, z. B. bei den *Benettitales*³⁾. Der innere Aufbau entspricht wieder dem Cycadophyten-Pteridospermentyp: Pollenkammer, ein Integument mit äußerer, fleischiger und innerer, holzig werdender Partie. Auch hier herrschen



Abb. 207. *Cordaites laevis* Grand'Eury.
Blühender Zweig, rekonstruiert.
Stark verkleinert.

(Nach Grand'Eury, aus Franz 1924,
Fig. 173.)

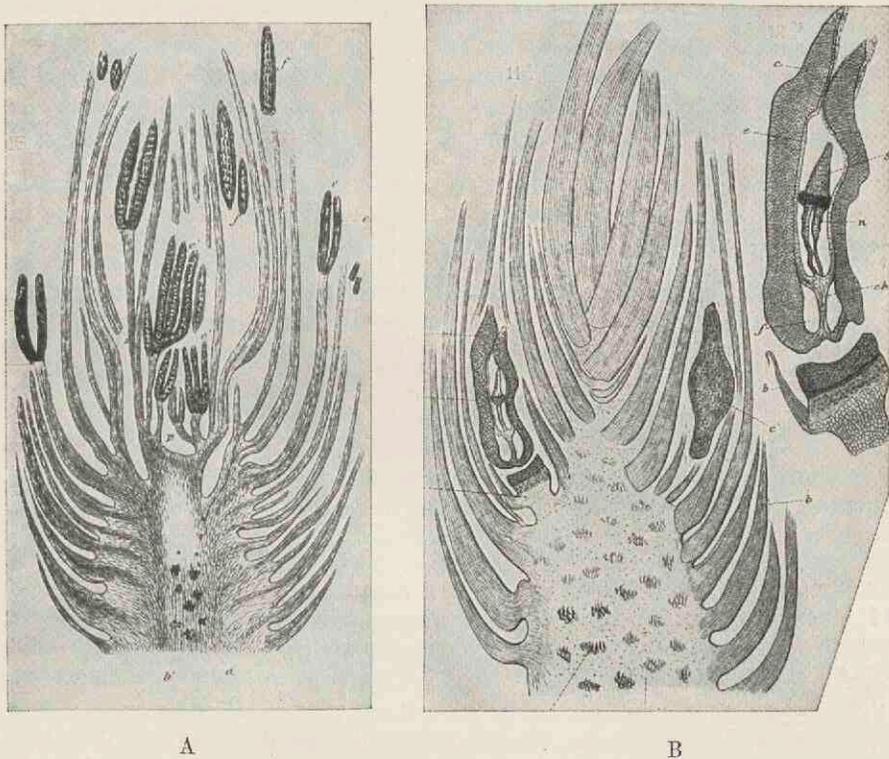
1) Vgl. Scott und Maslen.

2) Vgl. Abb. 208, 159 und 160.

3) Eine ältere, auf Grand'Eury zurückgehende Auffassung glaubte, daß die Makrosporangien in den Achseln der Hüllschuppen saßen und an ihrer Stiel-Basis mit mehreren weiteren Schuppenblättchen versehen seien. Nach Schoute l. c. sind beide Annahmen unbegründet. Die Ausführungen Schoutes scheinen mir in diesen beiden Punkten überzeugend. Wenn Schoute in Übereinstimmung mit Solms-Laubach dann fernerhin das blattlose gestielte Sporangium als Sporophyll mit terminalem Sporangium bezeichnet, so liegt wohl hier gegenüber meiner oben vorgetragenen Darstellung nur eine Nomenklaturdifferenz vor; ich kann mich nicht entschließen, ein einfaches Sporangium, von dem man nicht weiß, ob es tatsächlich das Rudiment eines sporangientragenden echten Blattes ist, ein Sporophyll zu nennen. Die Homologie des Sporangiums mit der Blatt-Grundeinheit (dem Phylloid) erkenne ich, wie ja schon oft angeführt, auch hier an.

dieselben noch nicht völlig zu entscheidenden Zweifel, ob diese beiden Integumentlagen durch Verwachsung zweier Integumente oder durch Differenzierung eines einzigen entstanden sind.

Mikrosporangien¹⁾. Der Bau einer Sporangiengruppe mit ihren 2—4 (selten bis 6) terminalen Sporangien entspricht noch völlig dem Urtyp der Sporangienstände bei den Psilophyten und *Primofilices*. Die Sporangienwand war wohl mehrschichtig, doch sind anscheinend die histologischen Verhältnisse, also z. B. die Frage: „Exothecium oder Endothecium“ infolge der Materialbeschaffenheit nicht restlos zu klären. Die Mikrosporen sind auffällig groß (0,9 bis 0,5 mm).



A

B

Abb. 208. *Cordaites*. Sporangienstände.

A *Cord. Penjonii* ♂. Vergr. Smal.

B *Cord. Williamsoni* Ren. ♀; rechts ein einzelnes Makrosporangium stärker vergrößert. Das Makrosporangium steht nach Schoute (1928) nur scheinbar in der Achsel der Schuppe (b).

(Aus Arber, 1913, Fig. 15, 1, 16.)

Befruchtung und Embryonalentwicklung. Die Mikrosporen wurden offenbar durch den Wind und einen Pollinationstropfen in die Pollenkammer der Makrosporangien gebracht. Renault und Grand'Eury haben sie auch darin selbst beobachtet und aus der Art ihrer Keimung in ein Prothallium ohne Pollenschlauch auf Spermatozobefruchtung bereits 1896 geschlossen, also vor dem Bekanntwerden von Spermatozoen bei *Ginkgo* und den *Cycadeen*. Die Embryonalentwicklung ist wieder unbekannt, da man, wie allgemein bei paläozoischen Samen, keinen Embryo finden konnte.

1) Vgl. auch Abb. 160.

Literatur.

Cordaitales.

- Arber, 1913, s. S. 239.
- Bertrand, C. E., Le bourgeon femelle des Cordaites usw. Bull. Soc. d. Sc. de Nancy 1911, Sér. 3, Vol. 12.
- Charpentier, H., Sur les végétaux à structures conservées d'un silice permien. Rev. gén. Bot., 1924, T. 36, p. 241.
- Grand'Eury, C., Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. Paris 1877.
- Kräusel, R., Cordaitales. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1926, Bd. 13.
- Osborn, T. G. B., The Lateral Roots of *Amyelon radicans* Will and their Mycorrhiza. Ann. of Bot., 1909, Vol. 23, p. 603.
- Renault, B., Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère. Nouv. Arch. du Mus. d'hist. nat., Paris 1879, Sér. II, T. 2.
— 1896, s. S. 20.
- Schoute, J. C., La nature morphologique du bourgeon féminin des Cordaites. Rec. trav. bot. Néerl., 1925, T. 22, p. 113.
- Scott, D. H., The Structure of Mesoxylon etc. Ann. of Bot., 1912, Vol. 26, p. 1011.
— On the fertile Shoots of Mesoxylon etc. Ibid. 1918, Vol. 32, p. 437, und 1919, Vol. 33, p. 1.
— and Maslen, A. J., On Mesoxylon a New Genus of Cordaitales. Ibid. 1910, Vol. 24, p. 236.
— The Structure of Mesoxylon *Sutcliffii* (Scott). Ibid. 1911, Vol. 25, p. 381.
- Solms-Laubach, Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig 1887.
- Stopes, M. C., On the Leaf-Structure of Cordaites. New Phytologist, 1903, Vol. 2, p. 91.
- Zeiller, R., Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes. Progr. r. bot. 1907, T. 2, p. 171.

5. Kl.: Coniferae.

(Systematische Übersicht vgl. S. 225).

Die phylogenetisch-morphologischen Probleme der Koniferen gehören zu den schwierigsten Problemen der vergleichenden Morphologie. Über kaum ein anderes phytomorphologisches Problem sind schon so viele und so hitzige Kämpfe ausgefochten worden wie über „Verwandschafts“-Fragen bei den Koniferen. Ein gutes Bild über das bunte Gemisch herrschender Meinungen gibt die Darstellung Pilgers (1926) in seiner Einleitung zu den Koniferen, in der auf über 30 Seiten die verschiedenen „Deutungen“ nur der Makrosporangienstände angeführt werden — ungerechnet der mindestens ebenso zahlreichen Notizen an anderen Stellen dieses für die Gymnospermenkunde grundlegenden Werkes.

Rein sachlich genommen, bereitet die Phylogenie der Koniferen deshalb so große Schwierigkeiten, weil wir sehr wenig ausreichend fossilisierte und sichere Ahnentypen, namentlich aus dem Palaeozoikum, kennen. Es mag sein, daß sich solche Ahnen noch unter den Resten verbergen, welche wir heute zu anderen Gymnospermen, insbesondere zu den *Cordaitales*, *Pteridospermen* oder *Ginkgo-phyten* rechnen. Etwas Sicheres aber vermögen wir bei der meist lückenhaften Kenntnis dieser Formen nicht zu sagen. Wenn wir die Gesamtheit der fossilen Formen überschauen¹⁾, welche in die nähere Verwandtschaft der Koniferen gebracht werden, so können wir sagen: Entweder sie schließen sich derartig eng an die heutigen Gattungen und Familien an, daß wir sie direkt einreihen können (das betrifft vor allem die jungmesozoischen und tertiären Formen), oder (das gilt für die meisten älteren Formen) sie sind bei dem Mangel an gut erkennbaren Fortpflanzungsorganen usw. Problematika. So fehlt es uns fast völlig an fossilen Formen, welche die heutigen Koniferen untereinander bzw. mit den anderen Gymnospermen verbinden. Eigentlich ist nur eine einzige palaeozoische

1) Vgl. hierzu Seward, Kräusel und Florin.

bzw. altmesozoische Gattung, nämlich *Voltzia*, so gut bekannt, daß sie eine Bereicherung der heute lebenden Familientypen bedeutet. Ich begründe darum auf sie die Ordnung der *Voltziales*.

Von den Einzelteilen sind relativ gut erhalten die Koniferenhölzer (wohl wegen ihres Harzgehaltes). Die sichersten phylogenetischen Schlüsse, welche uns die fossilen Koniferenreste erlauben, beziehen sich daher auf die Holzanatomie. Daß wir davon nicht sofort auf die Phylogenie der anderen Merkmale schließen können, haben wir schon wiederholt erwähnt. Wegen der Phylogenie der Fortpflanzungsorgane sind wir fast durchweg auf die rezenten Koniferen bzw. auf Rückschlüsse aus der allgemeinen Kormophyten-Phylogenie angewiesen.

I. Makrosporangienstände (= weibliche „Blüten“).

Ihre Morphologie ist der Angelpunkt der phylogenetischen Probleme bei den Koniferen — ja vielleicht bei den gesamten Phanerogamen. Wir beginnen daher mit ihrer Betrachtung und wollen auch hier die phylogenetischen Zusammenhänge aus aller Wortproblematik und allen „idealistisch“-morphologischen „Deutungen“ herauschälen. Da die phylogenetischen Zusammenhänge aber schon an und für sich recht kompliziert und schwer durchschaubar sind, möchte ich zur Vereinfachung der Darstellung gleich mit der Schilderung derjenigen phylogenetischen Ableitung beginnen, die mir derzeit am wahrscheinlichsten ist. Die Beweise in ihren Einzelheiten und die keineswegs unbeachtlichen Gegenargumente werden folgen (S. 297 ff. und 303 f.). Ebenso wird später Gelegenheit sein, meine phylogenetische Darstellung in Verbindung zu bringen mit der üblichen Form dieser morphologischen Vergleiche: Ist ein Koniferen-Zapfen eine „Blüte“ oder ein „Blütenstand“?

A. Allgemeine Morphologie der Makrosporangienstände.

Die phylogenetische Ausgangsform für die Ableitung aller Koniferen-Makrosporangienstände scheint mir in einem Makrosporangienstand vom Habitus der permischen Gattung *Trichopitys* (Abb. 159 und 201) gegeben, von der wir ja auch die Makrosporangienstände der Ginkgophyten ableiten können.

Wir wollen diesen Makrosporangienstand als

1) **Ausgangstyp (Urform) der Koniferen** (Abb. 209 6) bezeichnen. Zum Unterschied vom allgemeinen Urtyp der Kormophyten (Psilophytenstyp, vgl. Abb. 159) steht beim Ausgangstyp der Koniferen ein Teilsporangienstand („Sporophyll“) in der Achsel eines Blattes. Es sei für diese Grundeinheit eines Koniferen-Sporangienstandes (also einen Teilsporangienstand mit zugehörigem Deckblatt, vgl. Abb. 209) die Bezeichnung: „Schuppenkomplex“ eingeführt.

Bei *Trichopitys* selbst ist der Teilsporangienstand, abgesehen vom Deckblatt, ganz fertil gewesen. Eine ähnliche Gestalt stellt Abb. 209 6 dar; wir können aber nicht bestimmt sagen, ob die Ausgangsformen der Koniferen allgemein einen rein fertilen Sporangienstand besaßen. Vielleicht saßen schon von Anfang an an Stelle der Teilsporangienstände „gemischte“ Telomstände, so wie wir sie gleich bei den *Voltziales* kennen lernen werden.

2) **Voltziales-Typ**. Diesem Ausgangstyp der Koniferen kommen von sicheren Koniferen die paläozoischen bzw. altmesozoischen *Voltziales*, mit der Gattung *Voltzia*, am nächsten (vgl. Abb. 211). Auch bei diesem *Voltziales*-Typ besteht ein Schuppenkomplex aus Deckschuppe und achselständigem Teilsporangienstand. Zum Unterschied von *Trichopitys* ist der Teilsporangienstand bei den *Voltziales* allerdings ein „gemischter“ Telomstand. Er ist in

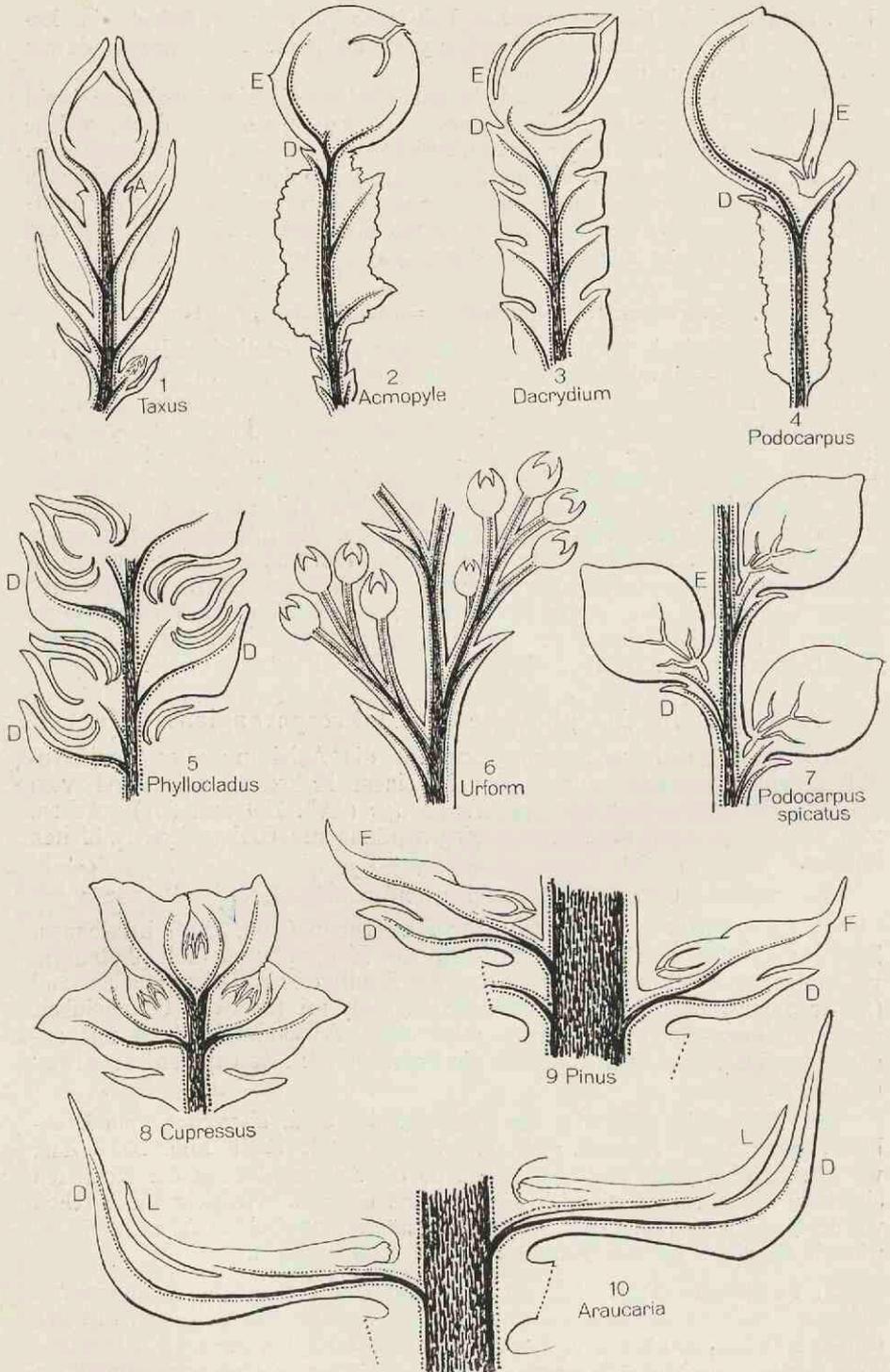


Abb. 209. Makrosporangienstände der Koniferen.

A = Arillus; *E* = „Epimatium“; *D* = Deckschuppe.
F = Fruchtschuppe; *L* = Ligula. Schwarz der Holzteil; punktiert der Siebteil.
 Original (unter Benutzung von Abbildungen bei Sahni, Aase und Sinnott).

seinem Habitus wie ein schuppenförmiges Cycadeensporophyll gestaltet, d. h. an seiner Spitze befinden sich einige sterile Telome, an der Basis jedoch sind zwei Telome als Makrosporangien ausgestaltet. Man nennt hier den Teilsporangienstand „Fruchtschuppe“. Damit finden wir den dreigliedrigen Schuppenkomplex vieler Koniferen (Deckschuppe, Fruchtschuppe und Sporangien) schon im Paläozoikum entwickelt. Diese bedeutsame Feststellung, die wir Walton verdanken, hat wenigstens eine der langumstrittenen Fragen über die Sporangienstands-Morphologie der Koniferen geklärt.

Wohl als Korrelationserscheinung zur Abflachung der Schuppenkomplexe ist bei den *Voltziales* ferner der Gesamtsporangienstand zum Zapfen geworden, d. h. die Schuppenkomplexe sind in ihrer spiraligen Stellung an der gemeinsamen, ziemlich gestauchten Achse dicht aufeinander gerückt.

Ein ähnliches Zusammenrücken der Sporangienstände zu einem Zapfen dürfte sich mehrmals im Paläozoikum beiden Koniferenahnen abgespielt haben. Wir sind ja immer noch nicht recht über die Fortpflanzung der ältesten Koniferen, insbesondere der im Rotliegenden weitverbreiteten Gattung *Walchia*, orientiert. Aber sie dürfte noch lockere Zapfen als

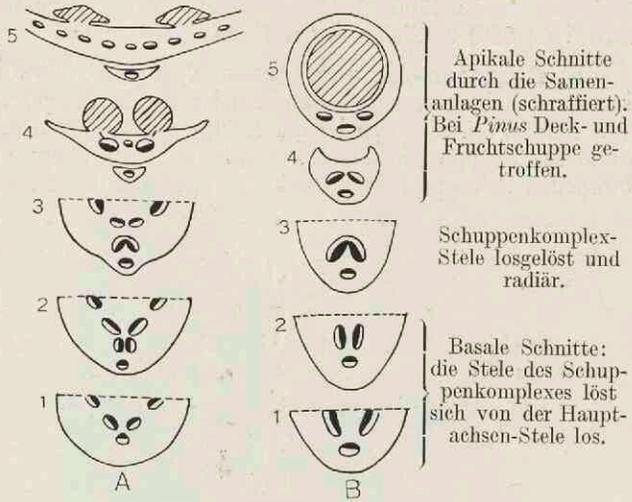


Abb. 210. A *Pinus*. B *Podocarpus*.
 Serien von je 5 Querschnitten dieses Schuppenkomplexes.
 Die tragende Sprossachse liegt jeweils nach oben.
 (Nach Sinnott 1913.)
 Schwarz der Holzteil, weiß der Siebteil.

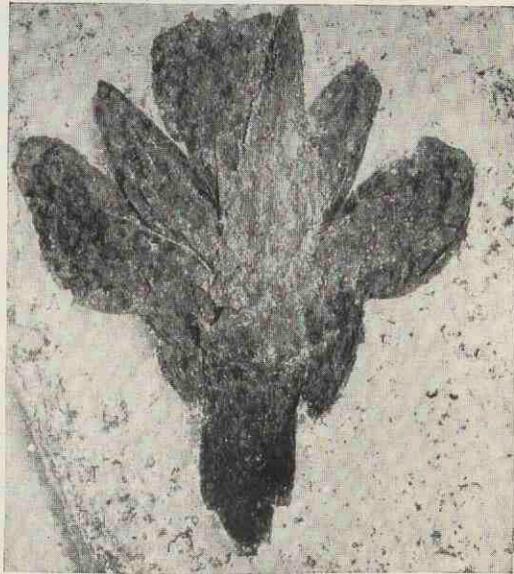


Abb. 211. *Voltzia cf. Liebeana* Geinitz.
 Zechstein (Ob.-Perm).
 Schuppenkomplex von der Unterseite. Man sieht deutlich die oben darauf liegende lanzettliche Deckschuppe und die darunterliegende fünfblattige Fruchtschuppe mit 2 abwärts gerichteten Sporangien.
 Vergr. 5mal.
 (Nach Walton, aus Kräusel 1929, Fig. 39.)

Makrosporangienstände besessen haben. Die Teilsporangienstände waren nach Florin (1929) ähnlich wie bei *Voltzia* gebaut.

3) **Pinaceen-Araucariaceen-Typ** (Abb. 209 9 und 10 und 213). Auch in diesen beiden rezenten Familien ist der Makrosporangienstand ein Zapfen. Wie beim *Voltziales*-Typ ist der Schuppenkomplex dreigliedrig; er besteht aus der Deckschuppe, einer weiteren mit der Deckschuppe mehr oder minder verbundenen Schuppe („der Fruchtschuppe“ bei den Pinaceen oder der „Ligula“

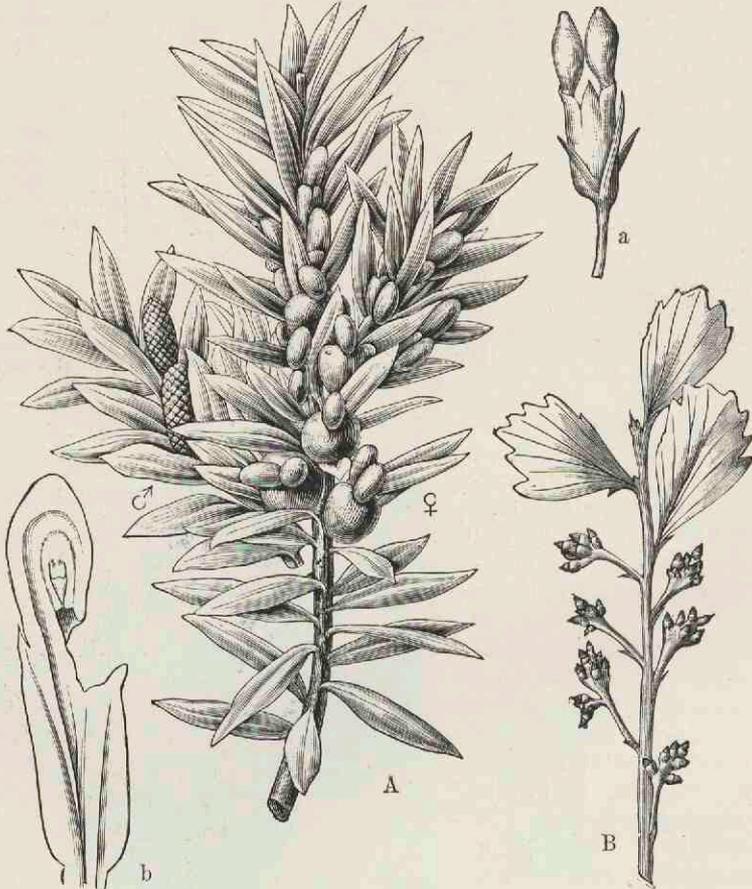


Abb. 212. *Podocarpaceae*.

A *Podocarpus totara* Don. ♀ und ♂ Zweig.

a zweisamiger Makrosporangienstand.

b einsamiger Makrosporangienstand längs.

B *Phyllocladus glauca* Carr. ♀ Blütenzweig.

(Aus Karsten 1914, Abb. 17 und 19).

bei den Araucariaceen) und den 2 bzw. 1 Makrosporangien. Die Fruchtschuppe bzw. Ligula ist gegenüber dem *Voltziales*-Typ insofern reduziert, als sie keinerlei Gliederung in mehrere Telome, wie bei *Voltzia*, mehr aufweist.

4) **Cupressaceen-Typ** (Abb. 209 8 und 214). Hier ist der Schuppenkomplex weiter reduziert; er ist äußerlich zweigliedrig geworden. Mehrere Makrosporangien stehen unmittelbar in der Achsel der Deckschuppen. Der Zapfen ähnelt damit dem Sporangienstand der Lycopside und *Sphenophyllales*.

Die Taxodiaceen und Cephalotaxaceen (Abb. 160B) besitzen die gleiche Gesamtmorphologie wie die Cupressaceen, so daß ich sie nicht besonders auf-führen will. Bemerkenswert ist, daß die Cephalotaxaceen in einem Höckerchen zwischen den Sporangien vielleicht einen Rest der ehemaligen sterilen Partien des Teilsporangienstandes, also der Fruchtschuppe, entsprechend dem *Voltziales*- und *Pinaceentyp* zeigen.

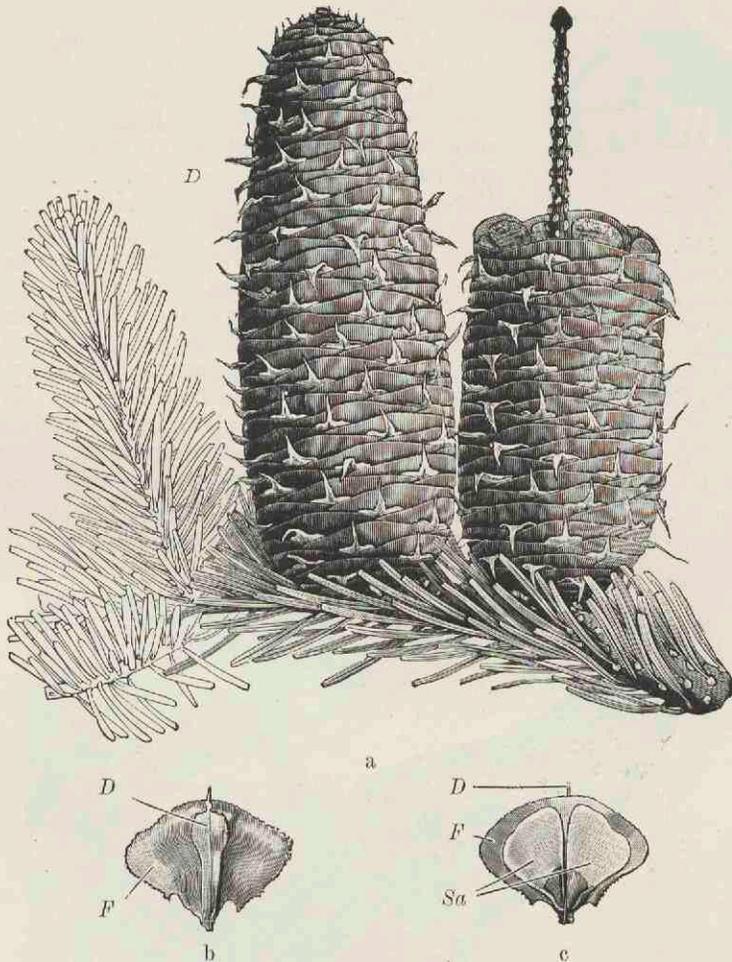


Abb. 213. *Abies* ♀, Zapfen und Schuppenkomplexe.

- a. *Abies Nordmanniana* Spach. 2 reife Zapfen; die Zipfel der ziemlich langen Deckschuppen schauen jeweils zwischen den Fruchtschuppen heraus. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.
 b und c *Abies alba* Mill. Schuppenkomplex von unten und oben. D = Deckschuppe, F = Fruchtschuppe, Sa = geflügelte Samen. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

(Aus Karsten in „Strasburger“, 1928, Fig. 625.)

5) **Podocarpaceen.** Diese auf der Südhemisphaere lebende Familie ist außerordentlich vielgestaltig hinsichtlich ihrer Sporangienstands-Morphologie. Wir kennen zwei Haupttypen: Zapfen und Einzelsporangien.

In manchen Gattungen, wie *Phyllocladus* Rich., *Microcachrys* Hook. und *Saxegothaea* Lidl. (Abb. 209 5 und 215), finden wir Zapfen vom Cupressaceentyp. Allerdings fehlt, z. B. bei *Phyllocladus* (Abb. 212B), die streng regel-

mäßige Anordnung der Deckschuppen, auch birgt eine Deckschuppe meist nur ein einziges Makrosporangium. Manche *Podocarpus*-Arten, z. B. *Podocarpus spicatus* R. Br. (Abb. 209 7), entsprechen diesem Typ noch ziemlich, abgesehen davon, daß die Stauchung der gemeinsamen Achse fehlt und dementsprechend der Gesamtsporangienstand kein Zapfen ist, sondern mehr Ähren-gestalt hat.

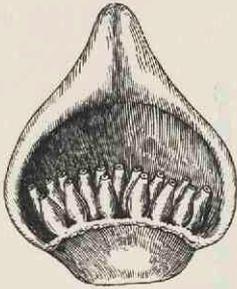


Abb. 214.

Cupressus Lindleyi Klotzsch.
Schuppenkomplex während
der Blüte.
Deckschuppe mit zahl-
reichen achselständigen
Makrosporangien.
Vergr. 12mal. Original.

Oft ist gerade bei diesen zapfentragenden Podocarpaceen die ungeteilte Basis des Schuppenkomplexes noch ziemlich lang. Es ist — im rein beschreibenden Sinne — ein deutlicher „Sporangiophor“ vorhanden, an dem sowohl die Deckschuppe wie das Sporangium sitzt (vgl. z. B. Abb. 215). Der Schuppenkomplex ähnelt hier z. B. den fertilen Seitenorganen der *Psilotales* (Abb. 55) und auch manchen primitiven Lycopsideen (Cantheliophoriden usw. vgl. S. 151), bei denen auch jeweils ein gemeinsamer Stiel sowohl die Sporangien wie das „Deckblatt“ trägt. Entsprechend unserer allgemeinen Auffassung über das Zustandekommen von blatt-achselständigen Organen betrachten wir ein solches „Sporangiophor“ als eine primitive Bildung. (Vgl. dazu die abweichende Auffassung von Pilger).

Bei der Mehrzahl der *Podocarpus*-Arten sowie bei einigen anderen Gattungen, wie *Aemopyle* Pilger, *Dacrydium* Soland. (Abb. 209 2—4), ist jedoch ein solcher Sporangienstand auf jeweils ein einziges Makrosporangium redu-

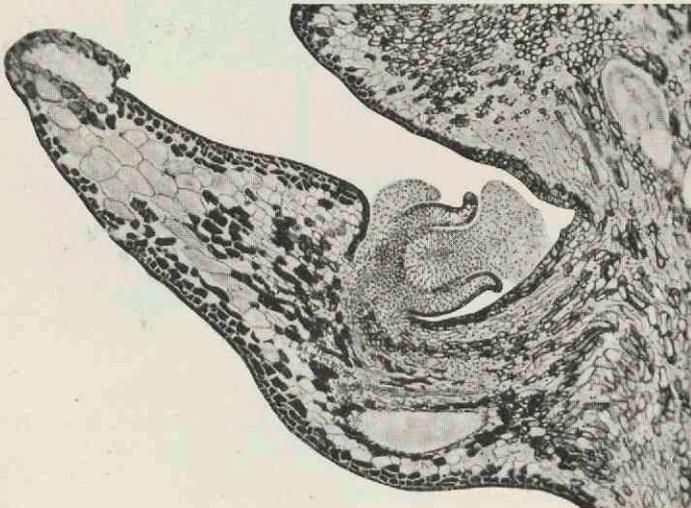


Abb. 215. *Saxegothea conspicua* Lindl. Schuppenkomplex mit Sporangium (längs).
Vergr. ca. 35mal. (Aus Norén, Taf. 8, Fig. 19.)

ziert. Das Makrosporangium sitzt dann terminal auf einem kurzen Sprößchen, das außerdem eine Anzahl Schuppen trägt. Man pflegt die dem Sporangium benachbarte Schuppe mit den Deckschuppen der bisher geschilderten Zapfen zu homologisieren.

6. Taxaceen-Typ. Ein einziges, seltener mehrere, Makrosporangien stehen wie bei den letztgenannten *Podocarpus*-Arten terminal auf einem kurzen Sprößchen (Abb. 2091 und 216). Unterhalb des Sporangiums finden sich dekussiert mehrere (meist drei) Paar Schuppen.

Der Ausgangstyp hat sich also bei den Koniferen in 2 Hauptreihen weitergebildet. Die eine Reihe führt zum Zapfen. Hierbei kann entweder die Deckschuppe selbst den Abschluß der Makrosporangien nach außen übernehmen, so bei den zapfentragenden Podocarpaceen und bei den Araucariaceen, oder es bilden sich Teile der achselständigen Teilsporangienstände als schützende Schuppe (als „Fruchtschuppe“) aus. Diese Entwicklung findet sich angebahnt bei den *Voltziales* und besonders deutlich bei den heutigen Pinaceen, insbesondere bei der Gattung *Pinus* selbst mit ihrer äußerst reduzierten Deckschuppe. *Abies* (Abb. 213) vermittelt. Für diese „Zapfenreihe“ ist charakteristisch, daß die basalen Telome des Teilsporangiumstandes fertil bleiben. Infolge dieser Sporangienanordnung und der dichten Schuppenstellung reifen die Makrosporangien (Samen) wohlgeborgen im Innern des Zapfens heran.

In der anderen Hauptreihe mit Einzelsporangien, welche durch die Taxaceen und viele Podocarpaceen charakterisiert ist, werden die Sporangien nicht in einem Zapfen geborgen, sondern es

bleiben umgekehrt gerade die terminalen Telome eines Teilsporangienstandes als ziemlich freistehende Sporangien fertil.

B. Atrope und anatrope Orientierung des Sporangiums.

Wir haben bisher die Orientierung des Makrosporangiums außer acht gelassen, obwohl sie gleichfalls außerordentlich wechselt. Beim Ausgangstyp und bei den Taxaceen haben wir noch ein typisches atropes Sporangium, d. h. mit einer vom Stiele abgekehrten Mikropyle. Solche atropen Makrosporangien

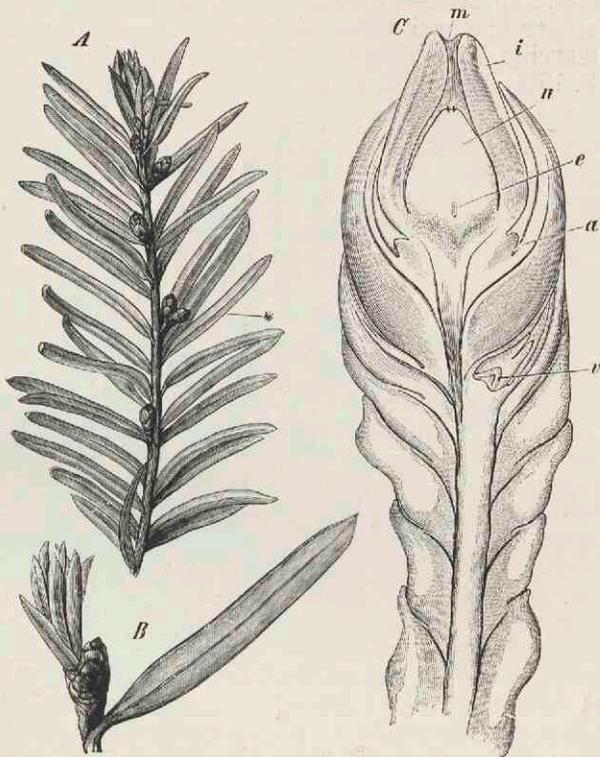


Abb. 216. *Taxus baccata* L. (Eibe) ♀.

A Ein Zweig mit mehreren weiblichen „Blüten“, bei * ausnahmsweise 2 Samenanlagen in einem Makrosporangienstand. Nat. Größe.

B Ein Makrosporangienstand mit Tragblatt und auswachsendem Kurztrieb. Vergr. 2mal.

C Makrosporangienstand längs (der eigentliche Makrosporangienstand entspringt in der Blattachsel eines „Primansprößchens“ = *v*)

a = Arillusanlage, *e* = Embryosackanlage, *n* = Nucellus, *i* = Integument, *m* = Mikropyle. Vergr. 48mal.

(Aus Karsten in Strasburger usw., 1928, Fig. 621.)

finden wir auch bei verzweigten Sporangienständen, z. B. bei der Podocarpacee *Phyllocladus* (Abb. 209 5), sowie bei manchen Taxodiaceen und den Cupressaceen (Abb. 209 8), z. B. bei den Gattungen *Cupressus* und *Juniperus*.

Innerhalb der Podocarpaceen läßt sich aber sehr schön verfolgen, wie das Sporangium anatrop wird, d. h. wie es sich nach der der Deckschuppe abgekehrten Seite umbiegt, bis schließlich im extremsten Fall (der die meisten *Podocarpus*-Arten kennzeichnet) die Mikropyle die Sporangienbasis erreicht (vgl. Abb. 209 2—4). Ferner sind anatrope Sporangien die Regel bei den zapfenartigen Sporangienständen, insbesondere bei den Pinaceen, Araucariaceen und manchen Taxodiaceen. Sehr oft, z. B. bei den Pinaceen (vgl. Goebel 1923, S. 1511), kann man in der Ontogenie beobachten, daß die Sporangien aus einer

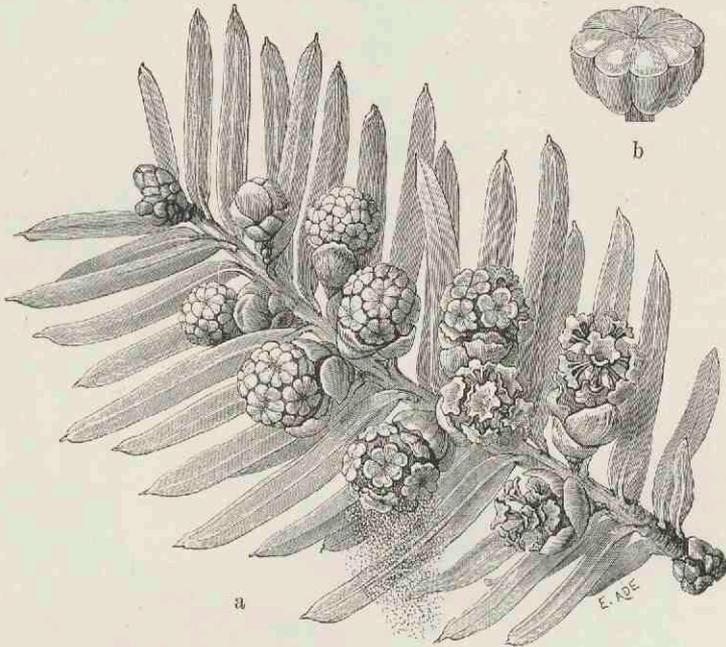


Abb. 217. *Taxus baccata* L. ♂.
a Zweig mit Mikrosporangienständen.
b peltates Sporophyll einzeln.
(Aus Kerner 1913, S. 370.)

anfänglich ziemlich atropen Stellung allmählich anatrop werden. Also Rekapitulation der Phylogenie durch die Ontogenie; in seltenen Fällen ist allerdings auch eine gegenläufige Bewegung beobachtet (Sinnott 1913).

C. Zahl der Sporangien in einem Schuppenkomplex.

Auch die Zahl der Sporangien eines Schuppenkomplexes ist äußerst wechselnd. Bei den Podocarpaceen ist ein einziges Sporangium die Regel, bei *Araucaria* desgleichen. Die Pinaceen haben als Regel 2 Sporangien, die Cupressaceen eine größere Anzahl. Zahlreiche Sporangien sind wohl ein ursprünglicher Zustand.

D. Erörterung der phylogenetischen Zusammenhänge.

Als Grundlage unserer phylogenetischen Erörterungen müssen wir hier zunächst das Problem einer etwaigen

„polyphyletischen Herkunft“

der Koniferen betrachten. Haben wir überhaupt ein Recht, zwischen den so verschiedenartigen Makrosporangienständen der Koniferen phylogenetische Beziehungen irgendwelcher Art anzunehmen? Oder sind sie nicht am Ende derartig verschieden, daß etwaige verwandtschaftliche Beziehungen mindestens im unergründlichen Nebel einer unerforschbaren Vergangenheit begraben liegen?

Diese Ansicht ist schon verschiedentlich vertreten worden. So ausgezeichnete Koniferenkenner wie Pilger und Sahní treten z. B. für eine völlig isolierte Stellung der Taxaceen ein. Gerade *Taxus*, die Eibe, weicht ja durch die Form des Makrosporangienstandes (Abb. 209), durch das Fehlen von Harzgängen im Holz u. a. von der Mehrzahl der Koniferen sehr stark ab. *Taxus* besitzt ferner in seinen peltaten Mikrosporophyllen, durch seinen Besitz von Alkaloiden (Taxin) Eigentümlichkeiten, die allen anderen Koniferen fehlen. Aber schon die anderen Taxaceen im engeren Sinne, wie *Torreya*, vermitteln hier z. B. im Sporophyllbau. Im Bau der Makrosporangienstände überbrücken die Podocarpaceen die Kluft zwischen den Taxaceen und den übrigen Koniferen; einige Podocarpaceen, wie *Acmopyle* (Abb. 209 2), stehen der Eibe im Bau der Makrosporangienstände derartig nahe, daß eine ganz scharfe Sonderung vom Taxaceentyp nicht leicht ist.

Also, wenn wir die Gesamtheit der Koniferen und nicht nur einige extreme Glieder ins Auge fassen, ist bei keinem der differierenden Merkmale jene unüberbrückbare Kluft vorhanden, welche Voraussetzung für die unbedingte Annahme einer polyphyletischen Herkunft wäre. Im Gegenteil, die Schwierigkeit, scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Koniferenfamilien zu ziehen, die kaleidoskopartig wechselnde Kombination der Merkmale, die dahin führt, daß fast jeder Autor, der sich mit Koniferen beschäftigt, ein neues „System“ aufstellt, sind Charakteristika für eine Pflanzengruppe, bei der wir die phylogenetischen Zusammenhänge noch relativ gut durch „Übergangsformen“ verfolgen können. Wenn wir schon von einer polyphyletischen Herkunft innerhalb der Koniferen sprechen wollten, dann müßten wir gleich eine ganze Reihe solcher „polyphyletischer“ Gruppen allein innerhalb der Familie der Podocarpaceen annehmen. Und eine solche Annahme wäre denn doch, angesichts der großen Ähnlichkeit in anderen Merkmalen bei allen Koniferen, z. B. im Aufbau der vegetativen Organe, der Mikrosporangien und Mikrosporangienkeimung, des Detailaufbaus der Makrosporangien, des Befruchtungsvorganges usw., recht schwer zu begründen. Also, in Übereinstimmung mit Wettstein (z. B. 1924, S. 442), scheint mir wenigstens die prinzipielle Voraussetzung für das Bestehen phylogenetischer Beziehung zwischen allen Koniferen gegeben. Der gemeinsame Ahn der Koniferen mag allerdings weiter zurückliegen, das „System“ der Koniferen mag komplizierter sein, als man früher annahm.

Beginnen wir darum mit der Einzeluntersuchung der von uns oben behaupteten Umbildungsvorgänge!

Atrope-anatrope Makrosporangien.

Am leichtesten und sichersten ist m. E. der Beweis, daß die atropen Makrosporangien ursprünglicher sind als die anatrophen. Bei den altertümlichen Kormophyten überwiegen atrope Sporangien durchaus. Die altertümlichen Phanerogamen, z. B. aus dem Paläozoikum, haben durchweg atrope Makrosporangien. Auch in anderen Formenkreisen, etwa bei den Articulaten, ist wohl unverkennbar die anatrope Orientierung aus einer atropen hervorgegangen.

Die Annahme z. B. Sahní's (1921, S. 281), daß die anatrope Orientierung von *Podocarpus* primitiver sei als die nahezu atrope von *Acmopyle*, scheint

mir kaum begründet. Sieht man genauer zu, so beruhen seine Argumente (welche eigentlich von Sinnott 1913 übernommen sind) auf der weitverbreiteten, aber m. E. keineswegs korrekten Schlußfolgerung: Man stellt erst auf Grund einzelner Merkmale z. B. der Gametophytenentwicklung, der allgemeinen Sporangienstands-entwicklung usw. eine Hypothese stammesgeschichtlicher Beziehungen auf, die in diesem Falle lautet: „die *Podocarpus*-Arten stammen von den Pinaceen ab“. Dann schließt man: bei den Pinaceen sind die Makrosporangien anatrop, also ist auch die anatrophe Orientierung bei *Podocarpus* ursprünglich und die atrophe Orientierung bei anderen Podocarpaceen abgeleitet. Eine solche Schlußweise, die aus einer hypothesenhaften (u. m. E. in diesem Falle wenig begründeten) Stammesgeschichte sekundär auf die Phylogenie eines einzelnen Merkmals schließt, muß allzu leicht zu Fehlschlüssen führen. Wir müssen die Phylogenie jedes einzelnen Merkmals, d. h. hier die Frage: anatrophe oder atrophe Samenanlage? zunächst für sich behandeln und darauf erst die Frage der Stammesgeschichte der Podocarpaceen ins Auge fassen! Die Antwort hinsichtlich der Sporangienorientierung kann nur lauten: die atrophe Orientierung ist ursprünglicher als die anatrophe.

Viel schwieriger ist die Diskussion über die

Gesamtmorphologie der Koniferenblüte.

Stellen wir zur Vereinfachung der Darstellung ein bestimmtes Beispiel, etwa den weiblichen Pinaceenzapfen (vgl. Abb. 209, 9 und *Abies* Abb. 213), in den Mittelpunkt unserer Betrachtung! Die üblicherweise gestellte Grundfrage lautet hier: Ist dieser weibliche Pinaceenzapfen

ein Blütenstand oder eine Blüte?¹⁾

Oder, wenn wir unser Augenmerk auf den einzelnen Schuppenkomplex lenken: Ist solch ein Pinaceen-Schuppenkomplex selbst wieder eine reduzierte Blüte (also ein sporangientragender Sproß) oder ein kompliziertes Sporophyll (also ein „Karpell“ mit Sporangien)?

Die Blütenstandstheorie, der meine oben ausgeführte Auffassung wohl näher steht, faßt also den Pinaceenzapfen als reduziert auf.

Die Blüthenstheorie betrachtet ihn umgekehrt als kompliziert, d. h. vermehrt durch die während der Phylogenie hinzugekommene Wucherung der Fruchtschuppe.

Drei Einzelprozesse der phylogenetischen Wandlung liegen als phylogenetische Kerne in diesen Deutungen des Schuppenkomplexes als „Blüte“ oder „Sporophyll“. Blüten als Sproßorgane („Kaulome“) und Sporophylle als Blattoorgane („Phyllome“) unterscheiden sich ja vor allem in drei Eigenschaften:

1. im Verzweigungsgrad.

Der Sproß ist im allgemeinen reicher verzweigt als das Blatt, das ja bei den Koniferen sogar in der Regel ein völlig unverzweigtes Telom ist. Wenn beispielsweise ein Schuppenkomplex ein reduzierter Sproß ist, müßte im Laufe der Phylogenie der Verzweigungsgrad vermindert worden sein.

2. im Symmetriecharakter.

Der Sproß ist im allgemeinen radiär gebaut, vor allem seine Stele ist radiär; während das heutige Kormophytenblatt dorsiventral ist und auch in seiner Anatomie eine dorsiventral ausgebildete Stele besitzt.

1) Bei der Ähnlichkeit des vorliegenden Problems mit analogen Beispielen, z. B. mit dem Problem der Ginkgophytenblüte (S. 21), Cordaitenblüte (S. 286) und *Benettitales*-Blüte (S. 269), sei auf diese ausdrücklich verwiesen.

3. in der morphologischen Topographie.

Die Phanerogamensprosse zweigen von anderen Sprossen im allgemeinen in einer Blattachsel ab, bei echten Blättern ist eine solche Stellung heute unbekannt. Suchen wir die Anzeichen für etwaige Wandlungen in diesen drei Einzelprozessen zu erkennen!

1. Erörterung der Wandlungen im Verzweigungsgrad.

Die stärkste Stütze für die Annahme, daß der Schuppenkomplex der Pinaceen im Verzweigungsgrad reduziert ist, liefern die paläozoischen *Voltziales* (Abb. 211). Bei dieser ältesten bekannten Konifere war die Fruchtschuppe noch erheblich reicher gegliedert als bei den heutigen Formen. Auch bei den übrigen Gymnospermen, z. B. bei den Ginkgophyten (S. 278), haben wir ja Anzeichen dafür gefunden, daß die Makrosporangienstände der Kormophyten im Verlaufe der Phylogenie ihren Verzweigungsgrad herabsetzten, als die Makrosporangien größer und besser geborgen wurden.

Schwierigkeiten ergeben sich daraus, daß bei anderen einigermaßen bekannten ausgestorbenen Koniferengattungen, z. B. bei *Gomphostrobus*, *Pallysia* u. a. vielleicht ein solch komplizierter Aufbau des Schuppenkomplexes nicht vorhanden war. Aber diese Funde sind noch zu unsicher, um gegen die Feststellung der kompliziert gebauten *Voltziales*-Fruchtschuppe ins Feld geführt zu werden.

2. Erörterung der Wandlungen im Symmetriecharakter.

Alle Kormophytenorgane: „Kaulome“ und „Phyllome“ waren nach unseren obigen Ausführungen einmal radiär gebaut. Die dorsiventrale Organisation des heutigen Schuppenkomplexes ist also sicher einmal in der Phylogenie erworben worden. Nicht darum geht aber die Diskussion. Unsere Frage hat nur den Sinn, ob die Dorsiventralität erst relativ spät erworben wurde, ob die Ahnen der Koniferen als Gymnospermen einmal ein Stadium durchlaufen haben, wie es die mesozoischen *Baiera*-Arten oder die *Ginkgo*-Abnormitäten (Abb. 195) zeigen, ein Stadium, bei dem die eigentlichen Laubblätter durchaus dorsiventral waren, bei dem jedoch die Sporangienstände (auch in ihren Auszweigungen) noch einen radiären Charakter beibehalten hatten?

Anzeichen eines **radiären** Charakters eines Schuppenkomplexes.

Diese Ansicht, daß der Schuppenkomplex bei den Pinaceen und überhaupt bei den Koniferen seinen radiären Charakter relativ lang und zäh festgehalten hat, scheint mir recht wohl begründet. Dafür sprechen vor allen zwei verschiedene Gründe, die Anatomie und die Vergrünungen.

a) Die Anatomie des Schuppenkomplexes. Die Stele eines Schuppenkomplexes — als ein Ganzes betrachtet — ist in dessen basalem, gemeinsamen Teil noch fast regelmäßig eine ausgesprochene Siphonostele bis Eustele, sie ist also radiär (Abb. 209 und 210). Wir greifen damit schon über die Betrachtung der Pinaceen hinaus. Bei allen oder fast allen Koniferen besitzt nämlich der Schuppenkomplex (also Deckschuppe + Sporangien + zugehörigen Hilfsorganen wie Fruchtschuppe, Epimatium, Ligula usw.) an seiner einheitlichen Basis auch eine ziemlich radiäre Stele oder, wenn man lieber will, einen Kreis kollateraler Leitbündel, wie das Abb. 210 für einige Formen wohl zur Genüge erläutert.

Dies Faktum der radiären Stele sei zunächst einmal als Ganzes festgehalten, bevor wir die Einzelheiten besprechen, welche bei den morphologisch-anatomischen Diskussionen meist in den Vordergrund gedrängt werden. Denn diese

radiäre Stele scheint mir ein ebenso altertümliches Merkmal zu sein wie die mesarchen Leitbündel in den Blattstielen altertümlicher Pteropsiden, der Pteridospermen, Cycadophyten usw. Gewiß, vielleicht haben ernährungsphysiologische Ursachen (über die wir übrigens nichts Sicheres aussagen können) auf die Erhaltung dieser radiären Stele gerade beim Schuppenkomplex der Koniferen hingewirkt. Aber dies „ernährungsphysiologische“ Argument, das häufig unberechtigt gegen phylogenetisch-anatomische Deutungen ins Feld geführt wird, besagt nichts gegen die Annahme einer Ursprünglichkeit der radiären Stele.

Nun zur Einzelstruktur! Die Stele eines Schuppenkomplexes ist in der Regel als Eustele in einige Leitbündel aufgeteilt. Nur für *Pinus Strobus* wird von Čelakovský (1900) eine geschlossene Siphonostele angegeben. Sonst finden wir regelmäßige Eustelen. Das unterste Leitbündel dieser Eustele versorgt naturgemäß die Deckschuppe; die oberhalb gelegenen Stelenteile, meist zwei Leitbündel, versorgen die Fruchtschuppen, Sporangien usw. Die Folge der ungefähr kreisförmigen Anordnung ist, daß diese Leitbündel der Fruchtschuppen in bezug auf das Leitbündel der Deckschuppe „invers“ orientiert sind, d. h. daß sie ihre Holzteile einander zukehren, ihre Siebteile aber voneinander abkehren (Abb. 209 und 210 3–5). Auch dieses Merkmal ist nicht auf die Pinaceen beschränkt, sondern tritt fast bei allen Koniferen auf. Die „Ligula“ der Araucariaceen und die Deckschuppenwülste der Taxodiaceen z. B. führen, wie schon van Tieghem (1869) bemerkt hatte, ebensolche „inverse“ Leitbündel.

Wir erwähnten soeben, daß die Stele in der Regel aus 3 Leitbündeln, einem basal liegenden und 2 darüber liegenden besteht (Abb. 210). Diese Lagerung hängt auch (abgesehen vom radiären Stelenbau) zusammen mit der Art und Weise, wie die Schuppenkomplexstete sich von der Stele der Zapfenhauptachse ablöst (Abb. 210 A 1 und 2). Wie immer bei den Pteropsiden, hinterläßt die Stele eines Blattes oder eines Sprosses bei der Ablösung von der Hauptachsenstete eine Blattlücke in dieser. Das zum Deckblatt führende Leitbündel nimmt nun an der Basis dieser Blattlücke seinen Ursprung, die anderen Stelenteile kommen dagegen von den Seitenwänden dieser Blattlücke, sie sind daher von Anfang an gedoppelt. Doch gibt es in dieser Beziehung auch Ausnahmen sogar an ein und demselben Zapfen (A a s e). Überhaupt ist die Art und Weise, wie stark die Stele in Leitbündel unterteilt ist, variabel. Es ist bemerkenswert, daß auch die vegetativen Sprosse samt Deckblatt ihre Stele in der gleichen Weise von der Hauptachsenstete loslösen.

Ferner wechseln bei den einzelnen Koniferen die Teile des Schuppenkomplexes, in welche die einzelnen Leitbündel auslaufen. Bei *Phyllocladus* und bei anderen Podocarpaceen z. B. streichen die „inversen“ Leitbündel (Abb. 209) gegen die Sporangienbasis, das „Epimatium“ dagegen bleibt ohne Leitbündel. Beispielsweise bei den Araucariaceen und Pinaceen jedoch laufen die „inversen“ Leitbündel gewissermaßen an den Sporangien vorbei bis an die Ligulabasis hin bzw. in die Fruchtschuppe hinein. Auch hier kann die Unterteilung in Leitbündel und das Auslaufen selbst bei ein und derselben Art etwas variieren. Diese Veränderlichkeit in Einzelheiten zeigt, daß solches anatomisches Detail schwer für weittragende phylogenetische Schlüsse zu brauchen ist. Die ablehnende Haltung Goebels (1923, S. 1322) und Pilgers (1926, S. 133) gegenüber einer Verwertung der Anatomie für phylogenetische Ableitungen trifft daher meines Erachtens derartige Detailverwertungen ganz mit Recht.

Man muß aber einen ganz scharfen Unterschied machen zwischen anatomischen Einzelheiten, die von Pflanze zu Pflanze, ja innerhalb einer Art, veränderlich sein können und allgemeinen, immer wiederkehrenden anatomischen Charakteristika, wie dem radiären Bau des Schuppenkomplexes. Im ersten Falle bei den variierenden Einzelheiten, zeigt sich die große Plastizität der Pflanze auch in

anatomischen Dingen aufs deutlichste. Im 2. Falle, bei den allgemein übereinstimmenden Merkmalen, kommt man aber schwer um die Annahme herum, daß hier ein altertümliches Merkmal vorliegt. Gewiß, die Stelenanatomie paßt sich der äußeren Morphologie an und ist von dieser abhängig. Aber sie hinkt gewissermaßen der äußeren Umbildung nach. Und gerade hierin, in dieser verzögerten Umbildung, liegt der große Wert der anatomischen Untersuchungen. Sie können nämlich — wie hier bei der radiären Anatomie des Schuppenkomplexes — ursprüngliche Charaktere aufzeigen, welche in der äußeren Morphologie nicht mehr sichtbar sind!

b) Die Vergrünungen. An Stelle eines Schuppenkomplexes sind schon wiederholt, z. B. von Stenzel (1876), Čelakovský (1890) und vielen anderen, vegetative Sproßchen mit mehr oder weniger radiärer Struktur beobachtet worden. Es sind das insofern zweifellose Mißbildungen, als sie fast regelmäßig an Bäumen beobachtet sind, die irgendwie unter ungünstigen Lebensbedingungen standen, z. B. von Stenzel an Fichten der Baumgrenze.

Was besagen diese Mißbildungen für unsere Frage? Fast alle Antworten, von einer radikalen Ablehnung bis zur wärmsten Bejahung, sind schon gegeben worden (vgl. auch S. 388). M. E. liegt auch hier die Wahrheit in einer mittleren Linie. Wenn man aus diesen Mißbildungen den Schluß ziehen will, daß bei den Koniferenahnen normalerweise an Stelle eines Schuppenkomplexes einmal ein wohl entwickelter Sproß stand oder auch nur ein gleiches Gebilde, wie es bei der Mißbildung sichtbar wird, so wird man eine solche Schlußfolgerung der „Überteratologen“ mit Fug und Recht ablehnen müssen. Aber diese Mißbildungen sagen etwas anderes aus. Sie künden uns von Potenzen, welche in den jungen Anlagen (hier in den Vegetationspunkten des Schuppenkomplexes) schlummern und welche unter Umständen sichtbar werden können, auch wenn sie im normalen Entwicklungsgang unterdrückt sind. Es ist dabei für die morphologische Auswertung ziemlich gleichgültig, ob diese schlummernden Anlagen durch ein willkürliches Experiment oder durch abweichende Naturbedingungen herbeigeführt werden. Bemerkenswert ist in beiden Fällen die Manifestation solcher Gestaltungspotenzen.

Das Problem liegt prinzipiell ähnlich wie bei den Sporangienständen von *Equisetum* und deren Vergrünungen (vgl. oben S. 178 und Abb. 111). Die Pinaceen-Vergrünungen, d. h. das abnorme Auftreten eines Laubsprosses an Stelle des Schuppenkomplexes, besagen, daß in der Anlage eines Schuppenkomplexes die Potenz schlummert zur radiären Verzweigung und zur Ausbildung steriler Telome an Stelle von Sporangien.

Unsere Ergebnisse über die Wandlung der Symmetriecharaktere können wir also folgendermaßen zusammenfassen: Die Stelenanatomie zeigt eine radiäre Struktur, und die Vergrünungen verraten eine radiäre Potenz des Schuppenkomplexes. Im Zusammenhang mit den paläobotanischen Befunden¹⁾ können wir demnach unseren Schluß wiederholen: Wahrscheinlich wurde der dorsiventrale Bau des Schuppenkomplexes erst relativ spät erworben, erst als sich die Schuppenkomplexe, bei der Ausbildung eines Zapfens, an der gestauchten Zapfenachse zusammendrängten.

3. Die Wandlungen der morphologischen Topographie.

Hier wird für die Sproßnatur namentlich ins Feld geführt, daß der Schuppenkomplex die gleichen Lagebeziehungen aufweist wie ein vegetativer Sproß

1) Auch die Fruchtschuppe, bzw. der Schuppenkomplex von *Voltzia* (Abb. 211) macht fast mehr den Eindruck eines flach gedrückten Blattbüschels als den eines streng in einer Ebene verzweigten Blattes.

samt seinem Tragblatt. Bereits in den frühesten Stadien ist, z. B. bei *Pinus* (worauf Goebel z. B. 1923, S. 1515 f. aufmerksam macht), diese typische Lagerung von Deckschuppe und achselständiger Fruchtschuppe sichtbar. Auch bei der ältesten gut bekannten Konifere, bei *Voltzia* (Abb. 211), saß ja das sporangientragende Gebilde, die Fruchtschuppe, in der Achsel der Deckschuppen. Ferner wird es gerade bei der Ontogenie von *Pinus* deutlich, daß die Verschiebung der Sporangien auf die Oberseite der Fruchtschuppe erst sekundär erfolgt. Wenn wir hier alle Deutungen der Einzelheiten beiseite lassen, haben wir im Grunde das gleiche Bild, wie z. B. bei *Trichopitys* (Abb. 201): ein Tragblatt und in seiner Achsel einen Sporangienstand mit seitlich davon abstehenden Sporangien. Daß die Stelenanatomie auch das Bild einer axillären Verzweigung widerspiegelt, haben wir oben (S. 300 und Abb. 210) schon dargelegt.

Auf weitere Einzelheiten, z. B. auf die Frage, wie und aus welchen Teilen des Urschuppenkomplexes nun das „Epimatium“, die Fruchtschuppe, die Basis der Sporangien usw. hervorgegangen sind, wollen wir uns nicht einlassen. Es scheint mir nämlich, daß wir für die Phylogenie dieser Einzelheiten — auch wenn sie meist im Vordergrund der Diskussion über die morphologischen „Deutungen“ stehen — zu wenig sichere Daten haben. Soweit ich sehe, vertritt auch Lotsy (z. B. 1911, Bd. III, S. 219) diese Auffassung. Nur soviel sei hier betont: Auch wenn der Schuppenkomplex bei den heutigen Koniferen im allgemeinen in der oben gekennzeichneten Weise reduziert ist, könnten doch an ihm einzelne Neubildungen vorhanden sein; es könnte z. B. die Auffassung Pilgers durchaus zutreffen, daß die „Epimatium“ genannten Bildungen solche neu entstandenen Wucherungen sind.

Zusammenfassung zu den Fragen:

„Ist der Schuppenkomplex ein Sproß oder ein Blatt?“

„Ist der Zapfen ein Blütenstand oder eine Blüte?“

Fassen wir unsere bisherigen Ergebnisse zur Makrosporangienstandsmorphologie zusammen, so ergeben sich zweifellos sehr viele Ähnlichkeiten zwischen einem Schuppenkomplex und einem Sproß: Der Vergleich der heutigen Koniferen-Makrosporangienstände mit den Sporangienständen der altertümlichen Phanerogamen, aber auch mit den Mikrosporangienständen der Koniferen selbst, zwingt uns, auch für die Koniferen-Makrosporangienstände, zur Annahme einer ehemals reicheren sproßähnlichen Verzweigung, die auch heute noch in den Vergrünungen anomalerweise zutage treten kann. Von der radiären Sproßgestaltung ist normalerweise nur die einigermaßen radiäre Stelenanatomie erhalten, dagegen kann eine radiäre äußere Morphologie wiederum in Form von Vergrünungen geweckt werden. Und schließlich ist auch die Topographie, insbesondere die axilläre Stellung der Fruchtschuppe usw., bemerkenswert. Im Grunde stimmt daher meine Auffassung überein mit dem Kernpunkt der heute sicher am weitesten verbreiteten und z. B. von Goebel, Wettstein, Coulter und Chamberlain u. a. vertretenen Auffassung, daß die Koniferen-Makrosporangienstände „Blütenstände“ seien.

Ich möchte diese Bemerkung aber gleich selbst etwas einschränken. Es seien auch diejenigen Punkte hervorgehoben, in denen die Koniferen-Schuppenkomplexe nicht mit „typischen“ Sprossen bzw. Blüten übereinstimmen. Wir wollen vor allem nicht vergessen, daß auch Sprosse und Blätter schon deshalb homolog sind, weil sie ja letzten Endes auf eine gemeinsame Urform zurückgehen. Jedenfalls dürfen wir, wenn wir den Schuppenkomplex der Koniferen einen abgewandelten Sproß nennen, bei der Ahnenform nicht gleich an einen hochdifferenzierten Sproß oder an eine Blüte vom Aufbau einer Angiospermenblüte denken;

sondern die Eigentümlichkeiten eines solchen fertilen „Sprosses“ gegenüber einem „typischen“ Sporophyll bestanden wohl lediglich in den 3 erwähnten Punkten: in der radiären Symmetrie, in der stärkeren Verzweigung des ganzen Telomsystems und in seiner Stellung in einer Blattachsel.

Die axilläre Verkettung ist nun aber beim Schuppenkomplex, wenn man genauer zusieht, keineswegs regelmäßig und ganz „typisch“ ausgebildet, sondern sie ist oft gewissermaßen „in statu nascendi“ erhalten. Die Deckschuppe kann nämlich an einem gemeinsamen Stiel des ganzen Schuppenkomplexes hinaufgeschoben erscheinen, wie bei *Saxegothaea* (Abb. 215) und bei *Araucaria* (Abb. 209 10), oder nach der üblichen Ausdrucksweise: das Sporangium ist hier (evtl. samt Ligula) der Deckschuppe angewachsen. Sollte hier nicht vielleicht ein recht ursprünglicher Zustand erhalten sein, daß tatsächlich der gemeinsame (etwas abgeflachte) Stiel des Schuppenkomplexes erhalten ist, und daß das unterste Blatt noch nicht in seine „typische“ Stellung an die Hauptachse als Tragblatt, als Deckschuppe, „herabgerutscht“ ist?

Daß wir bei unserem Vergleich und der Ableitung des Schuppenkomplexes nicht einen ganz typischen Sproß sondern eher einen der altertümlichen, noch nicht einseitig ausdifferenzierten Sporangienstände im Auge haben dürfen, zeigt auch der Vergleich mit dem männlichen Sporangienstand. Die männlichen Sporangienstände bestehen je aus einer Hauptachse und aus dorsiventralen Seitenorganen, also echten Sporophyllen (Abb. 219). Auch ein solcher ♂ Sporangienstand hat sich zweifellos aus einem der ♀ Grundform ähnlichen Gebilde entwickelt. Ein ♂ Sporophyll entspricht also trotz seiner meist ausgesprochenen Dorsiventralität und trotz des Fehlens eines Tragblattes, aus dessen Achsel es kommt, einem Schuppenkomplex. Es braucht daher nicht allzusehr zu erstaunen, daß bei interessanten Mißbildungen, wie bei den von Velenovský, Goebel, Renner u. a. beobachteten zwittrigen Sporangienständen (Abb. 218), die männlichen

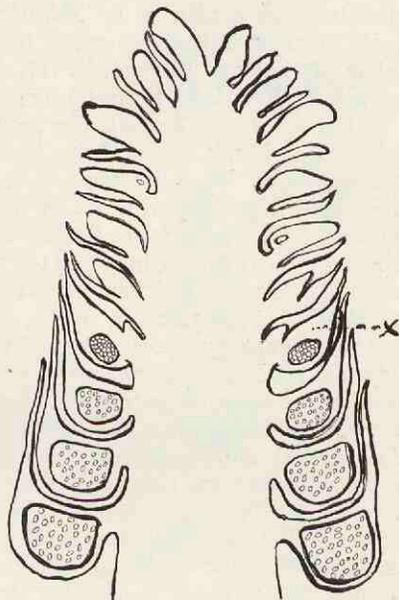


Abb. 218.

Pinus sp. „Zwitterblüte“ längs.

Unten Mikrosporophylle;
in der Mitte (bei x) zwittrige Schuppenkomplexe = Mikrosporophylle mit rudimentärer Fruchtschuppe;
oben ♀ Schuppenkomplexe, zum Teil mit Embryosäcken in den Samenanlagen der Fruchtschuppen.

(Aus Goebel 1923, Fig. 1413.)

Sporophylle und die Schuppenkomplexe sich gegenseitig ersetzen, so daß ein solches zwittriges Anhangsorgan auf der Unterseite Mikrosporangien und an seiner Flanke (allerdings reduzierte) Makrosporangien tragen kann. Nur wer überzeugt ist, daß Blatt- und Sproßorgane völlig gesonderte Bildungen sind, dem wird eine solche Mißbildung erstaunlich sein. Wer aber — wie das meines Erachtens die Phylogenie unzweideutig lehrt — annimmt, daß beide Organe vom selben Ursprung her abzuleiten sind, der wird im Schuppenkomplex eine Übergangsbildung zu Sporophyllen — wenn auch mit starker Betonung des Sproßcharakters — sehen.

Mit ein paar Worten sei aber noch ausdrücklich auf einige Gegenargumente gegen die „Blütenstandstheorie“ eingegangen, soweit sie nämlich Bezug

haben auf unsere Auffassung, der Schuppenkomplex sei ein reduzierter Sproß. Ein großer Teil solcher Einwände richtet sich nämlich gegen Einzelheiten, welche keineswegs einen integrierenden Bestandteil einer „Blütenstandstheorie“ darstellen; sie richten sich beispielsweise gegen die Schlußfolgerung, daß die Fruchtschuppe nun unbedingt die abgewandelte Sproßachse sein müsse, weil in sie gerade die „inversen“ Leitbündel auslaufen.

Ich hoffe, im vorangehenden die Sonderung des einigermaßen gesicherten Kerns der Blütenstandstheorie von den mehr hypothetischen Zutaten ausreichend genug durchgeführt zu haben. Wie mir scheint, treffen derartige Gegenargumente die hier vorgetragene modifizierte „Blütenstandstheorie“ nicht. Daß man z. B. auch nicht schließen darf: „die Araucarien haben eine primitive Holzstruktur, also muß auch ihr Makrosporangienstand primitiv sein“, daß vielmehr beide Merkmale sich ohne starre Korrelation entwickelt haben können, habe ich schon oft betont. Ein großer Teil der weiteren Gegenargumente läßt sich aber auf diese unhaltbare Formel bringen!

Der schwerste Angriff, der gegen die Blütenstandstheorie gemacht werden kann, ist wohl der, daß sie keine bestimmte Ahnenform für die Koniferen namhaft machen kann. Wenn ich wiederholt auf *Trichopitys* zurückgegriffen habe, so ist dies ein Verlegenheitsgriff. Es ist zwar möglich, daß *Trichopitys*, bzw. unbekannte Verwandte mit noch etwas stärker verzweigten Sporangienständen, die Ausgangsform sowohl für die Ginkgophyten wie für die Koniferen darstellen. Wenn das zuträfe, wären diese Pflanzen natürlich doppelt interessant. Aber wir kennen *Trichopitys*, namentlich in seinem inneren Aufbau, noch viel zu wenig, um eine solche Behauptung zu rechtfertigen, um also z. B. auch in den vegetativen Organen und in den Mikrosporangienständen die Koniferen von ihm ableiten zu können. So bleibt unsere Vorstellung eines Urzustandes der Makrosporangienstände, namentlich hinsichtlich der Einzelheiten, eine Gedankenkonstruktion; es bleibt die gesamte Ableitung der Makrosporangienstände der Koniferen auch in der vorgetragenen Form eine viel unsicherere Lösung als viele andere phylogenetischen Annahmen. Das sei ausdrücklich betont. Denn nichts hat der Phylogenetik mehr geschadet, als die allzu enge Verknüpfung von Wahrheit und Dichtung. Hier, in der Auffindung der Koniferenahnen, liegt eines der bedeutsamsten Probleme, die der Paläobotanik noch offen stehen.

Dies mag der Platz sein, um Stellung zu nehmen zu einigen Anschauungen, welche gut bekannte paläozoische Formenkreise als Ahnen der Koniferen bezeichnen. Es handelt sich insbesondere um die etwaige Verwandtschaft mit den *Cordaitales* (S. 283) und den *Lepidospermen* (S. 152). Zu den *Cordaitales* möchte ich von vornherein bemerken, daß ich eine ziemlich nahe Verwandtschaft mit den Koniferen für durchaus wahrscheinlich halte, wie das auch der Stammbaum (Abb. 157) zum Ausdruck bringt. Nur gerade hinsichtlich der Makrosporangienstände halte ich wenigstens die heute bekannten Cordaiten schon für einseitig abgeleitet, weil bei ihnen — nach den Untersuchungen von Schoute — die Seitenorgane der Makrosporangienstände auf ein einziges Sporangium reduziert sind. Ja, wenn die ältere Auffassung zuträfe, daß auch hier axillär verzweigte Deckschuppenkomplexe vorlägen, wären die Cordaiten als Ausgangsgruppe der Koniferen sehr wohl denkbar.

Die *Lepidospermen* werden natürlich für diejenigen Forscher als Koniferenahnen in Frage kommen, welche den Schuppenkomplex als ein einziges Sporophyll mit achselständigen, bzw. auf der Oberseite angehefteten Sporangien ansehen (vgl. z. B. Seward 1906). Auch die Nadelform der Blätter, welche in beiden Gruppen vielfach so ähnlich ist, besticht zweifellos zugunsten dieser Anschauung (vgl. auch S. 306). Man darf aber doch auch nicht übersehen, daß manche Merkmale derzeit kaum überwindliche Schwierigkeiten machen, z. B. die männlichen Sporangienstände. Sie haben bei den Lepidophyten die gleiche

Grundform wie die weiblichen, bei den Koniferen dagegen zeigen sie nicht im mindesten eine solche axilläre Verbindung von Blatt und Sporangium. Wenn wir die Gesamtheit der Sporangienstände in Betracht ziehen, fügen sich die Koniferen, wie wohl die Abb. 159 und 160 allein schon zur Genüge beweisen, viel besser ins Pteropsidenschema als in das der Lycopsiden ein.

Die Auffassung, die Koniferen stünden den Lycopsiden näher als den Pteropsiden, schien neuerdings durch die serologischen Untersuchungen [Mez und Kirstein (1920), Guttman (1924) sowie Mischke (1925)] gestützt. Ich bin bisher absichtlich auf die serologischen Daten nicht eingegangen. Denn mehr und mehr hat sich wohl allgemein die Überzeugung durchgerungen, daß für die weitreichenden phylogenetischen Verbindungen, welche wir bisher besprochen haben, die Serologie mindestens in ihrer heutigen Form versagt. Dies scheinen mir auch gerade hier schon die Königsberger Ergebnisse schlagend zu beweisen, wie u. a. bereits Wettstein ausführlich begründet hat. Kirstein fand eine Eiweißverwandtschaft zwischen *Abies* und *Selaginella*, dagegen keine entsprechende Eiweißverwandtschaft zwischen *Abies* und *Araucaria*. Die Schlußfolgerung daraus: *Selaginella* ist mit *Abies* näher verwandt als *Abies* mit *Araucaria*, widerspricht allen phylogenetischen Daten — auch den paläobotanischen — derart, daß ihre Unglaubhaftigkeit zwar bei einer willkürlichen Gliederung des Stammbaums in Haupt- und Nebenachsen etwas weniger hervortritt, aber doch nicht widerlegt ist. Die einzige Schlußfolgerung aus solchen Daten ist meines Erachtens die, daß eben die Serologie zur Klärung solcher weitreichender Verbindungen nicht verwertbar ist.

Es muß also vorläufig bei unserem Versuch bleiben, die Makrosporangienstände der Koniferen von einem hypothetisch angenommenen Urtyp, etwa nach Art der *Trichopitys*-Sporangienstände abzuleiten, — so unbefriedigend das Hypothesenhafte in dieser Annahme zweifellos auch ist. Wem das ein Trost ist, mag bedenken, daß auch die entgegengesetzten Ansichten mindestens ebenso hypothetisch sind.

Anatomie der Makrosporangien.

Meinen früheren Ausführungen (S. 91 und 234) habe ich hier kaum etwas zuzufügen. Interessant sind vor allem die verschiedenartigen Ausbildungsformen der Nucellusspitze: bald mit Resten einer Pollenkammer, ähnlich wie bei den spermatozoënbefruchteten Gymnospermen, bald mit einer narbenähnlichen Verlängerung, wie bei *Saxegothaea* (Abb. 215).

II. Mikrosporangienstände und Mikrosporangien.

Auch ihre Gestaltung fügt sich gut in das allgemeine Bild der männlichen Organe bei den übrigen Gymnospermen ein. Ich verweise nochmals auf die Tatsache, daß bei *Taxus* radiäre, d. h. peltate Sporophylle vorkommen, und daß ferner bei der Taxacee *Torreya* ihre Reduktion zu einem dorsiventralen Sporophyll deutlich ist (vgl. Coulter und Land, sowie Doyle). Ferner wäre noch nachzutragen, daß bei den Araucarien die Zahl der auf der Sporophyll-

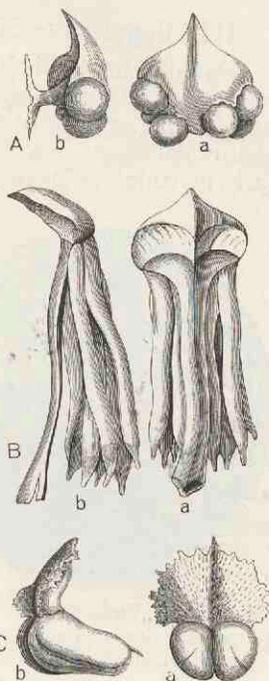


Abb. 219. Koniferen-Mikrosporangien.

A *Juniperus oxycedrus* L.
B *Araucaria brasiliana* Rich.

C *Abies alba* Mill.

jeweils von der Seite und von vorn gesehen.

(Aus Luerssen, 1882, Fig. 7—9.)

unterseite angehefteten Sporangien recht groß ist (Abb. 219 B) — wohl ein ursprüngliches Merkmal —, während ihre Zahl bei den Pinaceen und Podocarpaceen auf zwei reduziert ist (Abb. 219 C). Auch diese verschiedenen Merkmale sind also anscheinend unabhängig von den übrigen modifiziert.

Als Spezialerscheinung unter den Gymnospermen finden wir bei einigen wenigen Koniferen ein „Endothecium“ in der Sporangienwand (Abb. 220). Die Wandungszellen sind mit Spiralleisten versehen. Sie sind dadurch ähnlich wie die Zellen des „Transfusionsgewebes“ (s. unten S. 307) gestaltet, an die sie anschließen.

III. Vegetative Merkmale.

Sprobachse. Die Koniferen sind typische Holzbäume, auch die strauchartigen Vertreter wie *Juniperus*, *Dacrydium* usw. sind dahin zu rechnen. Die Stele ist eine echte Eustele, d. h. die Blätter hinterlassen wie bei allen Pteropsiden Blattlücken, durch welche der Holzzylinder mit seinem ziemlich kleinen Mark in einige isolierte Leitbündel zerlegt wird. Das Protoxylem liegt rein endarch. Der weitaus größere Teil eines ausgewachsenen Stammes besteht aus Sekundärholz. Nur Tracheiden bauen das gesamte Holz auf. Bemerkenswerterweise sind bei den älteren Koniferen die Tracheiden noch genau wie bei den Cordaiten und überhaupt bei den paläozoischen Gymnospermen mit mehreren Reihen von Hoftüpfeln versehen (Abb. 204). Dieser „araukarioide“ Typ ist uns heute noch im Wurzelholz der meisten Koniferen und im Stammholz mancher *Araucarien* überliefert, daher die Bezeichnung *Araucarioxylon* Kraus (= *Dadoxylon* Endl.)¹⁾ für derart getüpfeltes Holz. Bei den jüngeren Formen dagegen, etwa seit dem Jura, finden wir meist nur eine einzige Reihe Hoftüpfel an den Tracheiden („abietinoide“ Tüpfelung; Abb. 25). Wenn ausnahmsweise zwei Hoftüpfel nebeneinander auftreten, stehen sie auf gleicher Höhe.

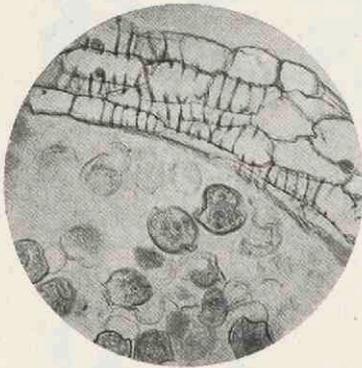


Abb. 220. „Endothecium“ in der Mikrosporangienwand von *Pseudolarix Kaempferi* Gord. Vergr. 155mal.
(Aus Jeffrey und Torrey 1916, Taf. 8, Fig. 12.)

Für manche phylogenetische Spekulationen (vgl. Jeffrey) spielt die Tatsache, daß im Sekundärholz die Markstrahlen nur einreihig sind, eine große Rolle. Bemerkenswert ist auch die Differenzierung der Markstrahlen von *Pinus* mit tracheidalen und parenchymatischen Zellen. Die stark zackigen Innenwände in den Markstrahltracheiden treten erst mit der Grenze Kreide/Tertiär auf.

Blätter. Von all unseren einheimischen Koniferen sind wir die Nadelform, d. h. das schmale, einnervige Blatt, gewohnt. Man darf aber nicht übersehen, daß bei manchen *Podocarpus*-Arten (Abb. 212) und bei der *Araucariacee Agathis* auch breitere, mehrnervige Blätter vorkommen. Welcher Typ der ursprünglichere ist, das Nadelblatt oder das vielnervige, breitere Blatt, ist schwer zu entscheiden. Da bei den altertümlichen Gymnospermen, namentlich im Paläozoikum, eine reichere Blattverzweigung vorherrscht, neige ich dazu, das Nadelblatt für reduziert zu halten. Daß gerade die ältesten, sicher bekannten Koniferen, wie z. B. *Walchia* und *Voltzia* aus dem Jungpaläozoikum, ein

1) Bei paläozoischen Formen ist die Zugehörigkeit zu den Cordaiten oder Koniferen oder noch anderen Gymnospermentypen schwer zu entscheiden.

Nadelblatt besitzen, ist kein Gegenbeweis; denn man rechnet eben (bei der schlechten Kenntnis über die Fortpflanzungsorgane paläozoischer Pflanzen) nur solche, die Nadelblätter haben, zu den Koniferen. Ferner habe ich bereits oben (S. 141) erwähnt, daß auch der anatomische Bau der Koniferennadeln demjenigen der Lepidophytenblätter ziemlich ähnlich ist (z. B. im Vorhandensein eines Transfusionsgewebes, in der Lagerung der Spaltöffnungen auf der Unterseite usw.). Ich sehe hierin aber nur eine Konvergenzerscheinung. Interessant ist die Umbildung der Kurztriebe bei manchen *Pinus*-Arten zu einem Doppelblatt. Dementsprechend herrschen im älteren Tertiär bis zum Miocän die mehr-als-zwei-nadeligen *Pinus*-Arten stärker als heute vor.

Transfusionsgewebe.

Dies phylogenetisch viel diskutierte tracheidale Gewebe findet sich nicht nur in den Koniferen-Blättern, sondern auch in den Blättern der meisten übrigen Gymnospermen (S. 263), sowie der Lepidophyten (S. 141). Da es aber eine recht auffällige Erscheinung der Koniferenblätter ist, wollen wir es hier besprechen.

Worsdell (1897) hat die Ansicht ausgesprochen, es handle sich hier um metamorphisiertes zentripetales Metaxylem. Bernard, Jeffrey und Doyle haben sich ihm weitgehend angeschlossen. Andere Autoren, wie Carter und Takeda, haben dagegen sehr scharf widersprochen.

Das Transfusionsgewebe besteht aus kurzen Tracheiden mit Spiralleisten oder Hoftüpfeln an den Wänden. Es liegt tatsächlich in vielen Fällen an den Stellen, an denen nach unseren phylogenetischen Kenntnissen zentripetales Metaxylem ursprünglich vorhanden war, heute aber verschwunden ist, d. h. sich in Parenchym bzw. in eben dies Transfusionsgewebe umgewandelt hat. In den Cycadeenleitbündeln ist ja echtes zentripetales Metaxylem vorhanden. Das „Transfusionsgewebe“ setzt sich hier, vor allem an die Flanken der Leitbündel, seitlich an das echte zentripetale Metaxylem an. Bei manchen Koniferen, z. B. bei *Araucaria imbricata* Pav. (vgl. Bernard 1904, Abb. 88) oder bei der Zapfenschuppe von *Agathis borneensis* (Abb. 221) sitzt es unverkennbar an der Stelle des ehemaligen zentripetalen Metaxylems. Wenn wir also keine großen Verlagerungen der Gewebe in der Phylogenie annehmen — wozu keine Veranlassung ist — sondern nur deren Umwandlung, so ist tatsächlich dieses Transfusionsgewebe metamorphisiertes Metaxylem. Es sind ähnliche Bildungen, wie wir sie beim „gemischten“ Mark der Lepidodendren beobachtet haben (Abb. 64).

Damit ist nun aber weder gesagt, daß alles „Transfusionsgewebe“ derartige metamorphisiertes Metaxylem ist, noch daß die Metaxylemtracheiden direkt zum Transfusionsgewebe wurden. Bei *Pinus* z. B. umzieht das Transfusionsgewebe das gesamte Leitbündel. Ein Teil besteht hier also sicher aus umgewandelten Parenchymzellen. Auch in den übrigen Fällen könnte das zentripetale Metaxylem zunächst sich in Parenchymzellen gewandelt, und dann erst wieder sekundär tracheidalen Charakter angenommen haben. Doch wissen wir über diesen Detailverlauf der phylogenetischen Wandlung nichts.

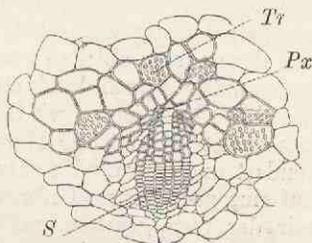


Abb. 221.

Agathis borneensis. (Rezent.)

Querschnitt durch eine Schuppe des weiblichen Zapfens.

Tr = Transfusionsgewebe.

Px = Protoxylem.

S = Siebteil.

(Nach Bernard 1907, Abb. 6, aus Lotsy Abb. 9, 7).¹

IV. Phylogenetische Zusammenhänge der Koniferenfamilien.

Ausgehend von der phylogenetischen Betrachtung der einzelnen Merkmale wollen wir nun versuchen, uns ein Bild über die Zusammenhänge der Familien zu machen. Einzelne der oben (S. 225) aufgeführten Familien zeigen wohl etwas engere Zusammenhänge untereinander, wie z. B. die Taxodiaceen und Cupressaceen; die Unterscheidungsmerkmale, wie der mehr oder minder starke Fruchtschuppenwulst, sind wohl erst relativ spät erworben. Auch die Taxaceen, Podocarpaceen und Cephalotaxaceen stehen sich wohl näher als den übrigen Familien. Die Gliederung der Koniferen bei R. Wettstein in drei Hauptuntergruppen: Taxaceen (= Taxaceen i. e. S., Podocarpaceen und Cephalotaxaceen), Abietaceen (= Araucariaceen + Pinaceen) und Cupressaceen (= Cupressaceen i. e. S. + Taxodiaceen) scheint mir also, abgesehen von einer vielleicht allzu engen Vereinigung der Pinaceen und Araucariaceen, die natürliche Verwandtschaft ganz gut wiederzugeben.

Aber — wie u. a. auch R. Wettstein betont — die einzelnen Familien stehen doch etwas isoliert da (vgl. oben S. 297). Die Merkmalskombination ist nämlich derartig wechselnd, daß wir beispielsweise unmöglich eine der Familien von der anderen ableiten können, wenn auch manche Familien, wie die Pinaceen, insbesondere *Pinus*, durch eine Häufung hochdifferenzierter Merkmale ausgezeichnet sind¹⁾. Verzichten wir darauf, den Tatsachen Zwang anzutun, und finden wir uns damit ab, daß die Merkmale sich eben in den verschiedenen Familien gesondert und selbständig entwickelt haben, daß sich demnach die Koniferen eher auf eine gemeinsame Urform als aufeinander zurückführen lassen! Dann scheint mir der Weg gegeben, um auch bei so umstrittenen Fragen, wie den Makrosporangienständen, einer Lösung — die, wie ich glaube, auf einer mittleren Linie liegt — näher zu kommen.

Literatur: Coniferae.

- Aase, H., Vascular Anatomy of the Megasporophylls of Conifers. Bot. Gaz., 1915, Vol. 60, p. 277.
- Bailey, J. W., The Structure of the Wood in the Pineae. Bot. Gaz., 1909, Vol. 48, p. 48.
- Anatomical Characters in the Evolution of *Pinus*. Am. Nat., 1910, Vol. 44, p. 284.
- Bernard, Ch., Le bois centripète dans les feuilles de Conifères. Beih. Bot. Centralbl., 1904, Bd. 17, S. 241.
- Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. Ebenda, Abt. I, 1907, Bd. 23, S. 211.
- Buchholz, M. T., Embryo Development and Polyembryony in Relation to the Phylogeny of Conifers. Am. Journ. of Bot., 1920, Vol. 7, p. 125.
- Carter, M., A Reconsideration on the Origin of Transfusion Tissue. Ann. of Bot., 1911, Vol. 25.
- Čelakovský, L., Zur Gymnospermie der Koniferen. Flora, 1879, Bd. 62, S. 257.
- Zur Kritik der Ansichten v. d. Fruchtschuppe der Abietineen. Abh. d. k. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag, 6. F., 1882, Bd. 11.
- 1890, s. S. 20.
- Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Koniferen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. 35, S. 407.
- Conwentz, H., Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig 1890.
- Coulter, and Chamberlain, s. S. 239.
- Coulter, J. M., and Land, W. J. G., Gametophytes and Embryo of *Torreya taxifolia*. Bot. Gaz. 1905, Vol. 39.
- Delpino, 1889, s. S. 27.
- Doyle, J., Notes on the Staminate Cone of *Larix leptolepis*. Proc. R. Irish. Ac. 1926, Vol. 37, p. 154.
- Eckhold, W., Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Koniferen. Diss. Breslau, 1921.
- Eichler, 1863, s. S. 27.
- Eisenträger, O., Untersuchungen über die Brauchbarkeit der Serodiagnostik für die Verwandtschaftsforschung in der Botanik, insonderheit innerhalb der Klasse der Gymnospermen usw. Diss. Berlin 1928.

1) Eine entgegengesetzte Meinung vertritt z. B. Jeffrey.

- Florin, R., Preliminary Description of some Palaeozoic Genera of Coniferae. Ark. f. Bot., 1927, Vol. 21, p. 1A.
- Über einige Algen und Coniferen aus dem mittleren und oberen Zechstein. Senckenbergiana 1929, Bd. 11, S. 241.
- Göthan, W., Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. Abh. K. Pr. Geol. Landesanst., 1906, N. F., Bd. 44.
- Über die Wandlungen der Hoftpüfclung bei den Gymnospermen. Sitzber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1907, Nr. 2.
- Die fossilen Hölzer von King-Karls Land. K. Sv. Vetensk. Handl., 1908, Bd. 42, Nr. 10.
- Die fossilen Holzreste von Spitzbergen. K. Sv. Vetensk. Handl. 1910, Bd. 45, Nr. 8.
- Groom, P., Remarks on the Oecology of Coniferae. Ann. of Bot., 1910, Vol. 24, p. 241.
- Guttman, F., Serodiagn. Unters. . . . über Archegoniaten. Bot. Arch., 1924, Bd. 6, S. 421.
- Haan, de, 1920, s. S. 239.
- Herzfeld, St., Die weibliche Koniferenblüte. Oesterr. bot. Zeitschr. 1914, Bd. 64, S. 321.
- Jeffrey, E. C., s. S. 239.
- und Torrey, 1916, s. S. 283.
- Kerner, 1913, s. S. 349.
- Kirstein, K., Serodiagnostische Untersuchungen über die Gymnospermen. Bot. Arch., 1922, Bd. 2, S. 57.
- Kräusel, R., Fossile Koniferen. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1926, Bd. 13.
- Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, 1911, Bd. 3, 1. Teil.
- Lück, H., Beiträge zur Kenntnis des älteren Salzgebirges . . . nebst Bemerkungen über die Pollenführung des Saltztones. Diss. Leipzig, 1913.
- Luerssen, Chr., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig 1879 und 1882.
- Masters, M. T., Review of some Points in the Comparative Morphology, Anatomy and Life-History of the Conifers. Journ. of the Lin. Soc. 1890, Vol. 27, p. 226.
- Mez, C. und Kirstein, K., Serodiagnostische Untersuchungen über die Gruppe der Gymnospermen. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, 1920, Bd. 14, S. 145.
- Mischke, W., Serodiagnostische Untersuchungen über strittige Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnospermen usw. Bot. Arch. 1925, Bd. 11, S. 104.
- Mutschler, O., Die Gymnospermen des Weißen Jura von Nusplingen. Jahrb. u. Mitt. des Oberrhein. Geol. Vereins, 1927, Bd. 16, S. 25.
- Norén, W. O., Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* Lindl. Sv. Bot. Tidskr., 1908, Bd. 2, S. 101.
- Penhallow, D. P., A Manual of the North American Gymnosperms. Boston 1907.
- Pilger, R., Coniferae. In Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 2.
- Die Sporangiothor-Theorie und die Herkunft der Coniferen. Beitr. z. Syst. u. Pflanzengeogr. VI., 1929, S. 93.
- Pool, J. W., On the Anatomy of Araucarian Wood. Rec. Trav. Bot. Néerl., 1929, Vol. 25, p. 484.
- Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
- Renner, O., Über die weibliche Blüte von *Juniperus communis*. Flora, 1907, Bd. 97.
- Sahni, B., On Certain Archaic Features in the Seed of *Taxus baccata* etc. Ann. of Bot., 1920, Vol. 34, p. 117.
- On the Structure and Affinities of *Acmopyle Pancheri* Pilger. Phil. Trans. R. Soc. London B., 1921, Vol. 219, p. 253.
- Schumann, K., Über die weiblichen Blüten der Koniferen. Abh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1902, Vol. 44, S. 5.
- Seward, A. C., The Origin of Gymnosperms etc. New Phytologist, 1906, Vol. 5, p. 68.
- Fossil Plants. Cambridge 1919, Vol. 4.
- und Ford, S. O., The Araucarineae, Recent and Extinct. Phil. Trans. R. Soc. London, B. 1905, Vol. 198, p. 305.
- Sinnott, E. W., The Morphology of the Reproductive Structures of the Podocarpaceae. Ann. of Bot., 1913, Vol. 27, p. 39.
- Spieß, K. v., Ginkgo, Cephalotaxus und die Taxaceae usw. Österr. Bot. Zeitschr., 1902, Bd. 52, p. 432, und 1903, Bd. 53, S. 1.
- Stenzel, G., Beobachtungen am durchwachsenen Fichtenzapfen. Nov. Acta K. Leop. Carol. 1876, Bd. 38, Nr. 3, S. 291.
- Stiles, W., The Anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl. New Phytolog., 1908, Vol. 7, p. 209.
- The Podocarpeae. Ann. of Bot., 1912, Vol. 26, p. 443.
- Strasburger, E., Die Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.
- Takeda, H., A Theory of Transfusion Tissue. Ann. of Bot., 1913, Vol. 27, p. 359.
- Thomson, R. B., The Megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. Bot. Gaz., 1909, Vol. 47, p. 345.
- Tieghem, Ph. van, 1869, s. S. 27.
- Tison, A., Sur le *Saxegothaea conspicua* Lindl. Mém. Soc. Linn. Norm., 1909, T. 23, p. 139.
- Remarques sur les gouttelettes collectrices des ovules des Conifères, Ibid. 1911/13, T. 24, p. 51.

- Tison, A., Sur la persistance de la nervation dichotomique chez les conifères. Bull. Soc. Linn. Norm., 1913, Vol. 4, p. 30.
- Torrey, R. E., The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Coniferales. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 1923, Vol. 6, p. 41.
- Velenovský, J., Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. Beih. Bot. Centralbl., 1903, Bd. 14, S. 127.
- Walton, J., On the Structure of a Palaeozoic Cone Scale etc. Mem. and Proc. Manch. Lit. and Phil. Soc., 1928/9, p. 1.
- Wettstein, R. v., Die Bedeutung der serodiagnostischen Methode für die phylogenetisch-systematische Forschung. Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbungsl., 1925, Bd. 36, S. 438.
- Worsdell, W. C., On Transfusion Tissue. Trans. Linn. Soc., 1897, sér. 2, Vol. 5, p. 301.
- Observations on the Vascular System of the Female Flowers' of Coniferae. Ann. of Bot., 1899, Vol. 13, p. 527.
- The Vascular Structure of the Ovule of *Cephalotaxus*. Ibid. 1900, Vol. 14, p. 317.
- Ziegenspeck, H., Die Nadeln der erwachsenen und keimenden Koniferen usw. Bot. Arch., 1929, Bd. 26, S. 257.

6. Kl.: Gnetales.

Die *Gnetales* sind — von unsicheren oder für die Phylogenie unwesentlichen fossilen Resten abgesehen — lediglich durch heutige Formen bekannt. Aber die drei heute lebenden Gattungen: *Ephedra* L., *Welwitschia* Hook. und *Gnetum* L., sind derart verschieden, daß wir sie sicher als Überreste einer sehr alten Gruppe ansprechen dürfen.

Schon der äußere Habitus zeigt große Verschiedenheit. *Ephedra* stellt im allgemeinen Rutensträucher mit dekussierten Schuppenblättern aus trockenwarmen Gebieten dar. *Welwitschia* aus der wüstenähnlichen Küstenzone Südwestafrikas (Namib in Deutsch-Südwestafrika und Angola) ist eine Pflanze mit völlig isoliertem Wuchs: ein kurzer rübenförmiger Stamm trägt (abgesehen von den 2 Keimblättern) 2 mehrere Meter lang werdende Blätter, die dem Sandboden auflagern, an den Enden zerfetzt und zerstört werden, am Grunde aber wieder nachwachsen. Die *Gnetum*-Arten endlich sind vorwiegend Lianen (mit Ausnahme von baum- bzw. strauchförmigen Vertretern aus dem Formenkreis von *Gnetum Gnemon*). Sie besitzen derbe netzadrige dikotylenartige Laubblätter; ihr Wohnort ist der tropische Regenwald.

Die *Gnetales* sind ferner deshalb für die Phylogenie so interessant, weil sie gymnosperme mit angiospermen Merkmalen vereinigen. Ja, daneben tauchen sogar noch viel primitivere, an Pteridophyten anklingende Züge auf. Wir greifen aus diesen vermittelnden Merkmalen diejenigen heraus, die sich auf die Anatomie des Stammes (insbesondere des Holzes) und auf die Blütenverhältnisse beziehen.

1. Stammanatomie.

Das Holz besitzt auf den ersten Eindruck durchaus Gymnospermencharakter. Namentlich auf dem Längsschnitt bemerken wir zunächst scheinbar nur Tracheiden, deren Hoftüpfel oft in dichtgedrängter „araukarioider“ Anordnung stehen (Abb. 222). Aber bei genauerer Betrachtung entpuppen sich die „Tracheiden“ als Gefäße! — d. h. die „Tracheiden“ bzw. Gefäße des Sekundärholzes kommunizieren an ihren zugespitzten Enden vielfach miteinander, indem (ähnlich wie bei manchen heutigen Pteridophyten) die Wände an den Tüpfeln völlig durchbrochen sind (Abb. 222 B) oder die Tüpfel sogar zu einer großen Öffnung verschmelzen. Kurz, wir können bei den *Gnetales* verfolgen, wie aus den Tracheiden Gefäße entstehen. Daneben sind auch Holzfasern zu beobachten. Das Holz zeigt also in seinen Einzelementen eine gesteigerte Arbeitsteilung gegenüber den übrigen Gymnospermen.

Die Anordnung der Stelenelemente bei *Ephedra* bietet das Bild einer typischen Eustele mit relativ geringem Sekundärholz. Überhaupt ist die Ge-

samtanordnung der Stelenelemente bei *Ephedra* und *Gnetum* insofern „modern“, als mesarche Strukturen und zentripetales Holz im allgemeinen fehlen. Doch genau wie bei manchen *Cycadales* finden wir bei den *Gnetum*-Arten und bei *Welwitschia* keine kontinuierliche Holzbildung, sondern mehrere konzentrische Holzzylinder, die von selbständigen und kurzlebigen Kambiumzylindern erzeugt werden.

Am eigentümlichsten (auch in der Anatomie) ist *Welwitschia*. In dem kurzen Stamm ist hier die Stele vollständig aufgelöst in ein Gewirr einzelner Leitbündel. Beim Keimling läßt sich deutlich beobachten, daß die zu den Blättern führenden Stränge ausgesprochene Protostelen oder — wenn man will — mesarche Leitbündel sind. Auch sonst finden sich in der Blütenregion anderer *Gnetales*, ähnlich wie bei den *Cycadales*, gelegentlich „invers“ orientierte Stelenteile, d. h. Leitbündel mit Siebteil gegen die Stammitte und Holzteil nach außen. Lignier hat auch hier den Schluß auf eine engere Verwandtschaft mit den Medullosen bzw. Cycadophyten gezogen. Wir werden nach Kenntnis der Fortpflanzungsorgane dazu Stellung nehmen.

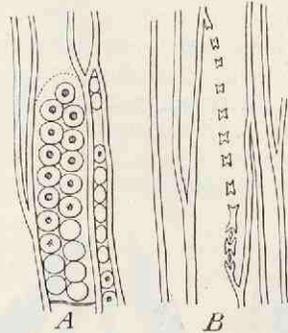


Abb. 222. *Ephedra*, Gefäßenden (längs).

A Aufsicht auf eine Querwand mit Löchern und erweiterter Hofzelle (*Eph. distachya* L. var. *monostachya*).

B Längsschnitt durch eine solche Querwand (*Eph. Gerardiana*).

(Nach Thompson 1912, aus Markgraf 1926, Fig. 217.)

2. Allgemeine Morphologie der Fortpflanzungsorgane.

a) Geschlechtsverteilung.

Im Grunde sind die Blüten der *Gnetales* wie bei den meisten Gymnospermen getrenntgeschlechtlich verteilt. Die Mehrzahl der *Gnetales* hat auch typische eingeschlechtliche Sporangienstände. Wir erwähnten aber oben schon die auffällige Tatsache, daß sich in verschiedenen *Gnetales*-Gruppen Andeutungen von Zwitterigkeit herausgebildet haben. Diese Zwitterigkeit tritt in zwei Formen auf:

Bei *Ephedra fragilis* var. *campylopoda* C. A. May beispielsweise und auch wohl bei einigen *Gnetum*-Arten (*Gnetum Gneomon* L. u. a.) finden wir Zwitterblütenstände, die wegen ihrer Geschlossenheit ziemlich blütenähnlich sind (Abb. 229 A). Terminal (bzw. oben in einem Quirl) sitzen hier jeweils eine oder mehrere dichtgedrängte weibliche Blüten und darunter eine Anzahl männlicher.

Welwitschia besitzt sogar morphologisch echte Zwitterblüten: in der Mitte jeweils ein Makrosporangium und einen Kreis von Mikrosporangienständen („Staubblätter“, Abb. 223 C).

Aber die Zwitterigkeit ist bei *Ephedra* und bei *Welwitschia* nur vorgetäuscht. Sowohl die „Zwitterblütenstände“ von *Ephedra* wie die Zwitterblüte von *Welwitschia* sind physiologisch eingeschlechtlich, und zwar männlich. Es wird nämlich jeweils das weibliche Organ unfruchtbar. Die scheinbar weiblichen Organe dienen nur zum Anlocken der Insekten. Sie scheiden an ihrer Mikropyle Nektar aus. Die dadurch angelockten Insekten beladen sich mit Mikrosporen und fliegen so zu den funktionierenden eingeschlechtlichen weiblichen

Blüten. Die übrigen *Gnetales* sind windblütig und damit, wie erwähnt, eingeschlechtlich.

b) Bau der Einzelblüte.

Allgemein sind die Blüten in Zapfen oder ähnliche Blütenstände vereinigt. Und wieder treten uns dabei eine ganze Anzahl von Reduktionserscheinungen verschiedener Abstufung vor Augen. Bei *Gnetum* ist die Reduktion in beiden Geschlechtern am weitesten gegangen. Hier sitzt in der Regel der Blütenachse sowohl im weiblichen wie im männlichen Geschlecht nur ein einziges Sporangium terminal auf (Abb. 223). Bei den anderen Gattungen ist nur der weibliche Sporangienstand soweit reduziert; die weiblichen Blüten sind hier jeweils ein

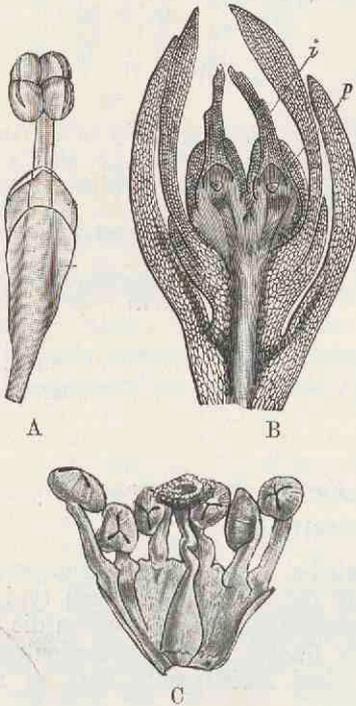


Abb. 223. *Gnetales*-Blüten.

- A *Ephedra altissima* ♂,
 B „ „ ♀ längs geschnitten.
 C *Welwitschia mirabilis* ♂ (scheinbar zwittrig).
 (Aus Karsten 1914, Fig. 44 und 45, und
 Lotsy 1911, Fig. 195.)

Sproßchen, das meist mit einem einzigen atropen endständigen Makrosporangium abschließt (Abb. 159 und 229 A). Ein ursprüngliches Verhalten zeigen jedoch die männlichen Blüten von *Ephedra*; recht oft finden wir hier einen ziemlich verzweigten Mikrosporangienstand („Antherophor“) mit zwei bis vielen Sporangien. Wir können einen solchen Sporangienstand in seiner Gesamtform noch leicht auf den Urtyp der Kormophyten-Sporangienstände zurückführen. Abweichend bei *Ephedra* ist jedoch, daß die Sporangien zu meist paarigen, bei *Welwitschia* zu dreiteiligen Syngangien vereinigt sind.

An der Basis dieser eigentlichen Sporangienstände oder Blüten stehen nun eine Reihe von Schuppen und Hüllen. Zunächst steht jeder Sporangienstand, bzw. jede „Blüte“ in der Achsel eines Deckblattes, er stimmt also in diesem wesentlichen Merkmal mit den Sprossen und dem Prototyp der Blüten, einer Angiospermenblüte überein. Dann folgen an der Sporangienstandsachse einige Schuppenpaare und Hüllen (s. unten, Kleindruck).

Die Homologisierung der *Gnetales*-Blüte mit einer sproßartigen Bildung, d. h. mit einer echten Blüte (oder sogar mit einem Blütenstand) ist kaum je angezweifelt worden.

Allerdings sind die „Blüten“ infolge ihrer Stellung in der Achsel von Schuppen eines dichtgedrängten Zapfens in der Regel stark dorsiventral abgeplattet. Auch die Stele hat dorsiventralen Bau. Schwierigkeiten macht dagegen die „Deutung“ der weiteren, an der eigentlichen Blütenachse stehenden Schuppen und Hüllen, namentlich im weiblichen Geschlecht. Wir finden hier von unten nach oben 2—3 dekussierte Schuppenpaare, darüber (außerhalb des innersten eigentlichen Integuments) bei *Ephedra* und *Welwitschia* noch eine 2. und bei *Gnetum* sogar noch eine 3. Hülle.

Wiederum ist hier zunächst unverkennbar, daß die Schuppen sterile Telome sind, wie sie an der Basis sehr vieler Sporangienstände auch bei anderen Gymno-

spermen auftreten. Für die 2—3 Integument-ähnlichen Hüllen sind aber schon die verschiedensten Meinungen ausgesprochen worden, die alle mindestens einen phylogenetischen Hintergrund haben; es soll sich um ein 2. bzw. 3. Integument, ein reduziertes Perianth, um reduzierte Sporophylle, „Arillus“-artige Wucherungen usw. handeln.

Schälen wir den phylogenetischen Kern in diesen Meinungen heraus: Wie sah der Makrosporangienstand bei den *Gnetales*-Ahnen aus? Wie kamen insbesondere die verschiedenartigen Hüllenbildungen der heutigen *Gnetales*-Blüten zustande? Wir beschränken uns hier auf das Problem der Entstehung der Schuppen und Hüllen am Sporangienstand (vgl. im übrigen oben S. 233, sowie Abb. 159, 160 und 223). In den Deutungen der Hüllen stecken wohl folgende phylogenetische Ansichten:

1. Deutung der Hüllen als „Arillus“. Die Achse war ursprünglich nackt, mindestens an der Stelle, an der die betr. jetzt vorhandene Hülle erst sekundär entstand.

2. Deutung der Hüllen als 2. bzw. 3. Integument, oder als „Perianth“, oder als Sporophylle. Wenn man nicht das echte innerste Integument auch als eine „Arillus“-artige Wucherung auffaßt, so steckt in all diesen anderen Annahmen als übereinstimmender Kern die Annahme, daß die Hüllen durch Verwachsung eines Quirls von Telomen oder komplizierteren Telomständen entstanden seien. Wenn wir sie weiterhin spezifisch als „Integument“, als „Perianth“ oder als „Sporophyll“ bezeichnen wollen, so heißt das doch wohl, daß die homologen Bildungen bereits bei den Ahnen eine mehr perianthähnliche, oder eine mehr sporophyllähnliche usw. Ausbildung als heute erfahren hatten. Es setzt ferner die Annahme voraus, daß ihre Zahl bereits beschränkt war. Das ist zwar möglich, im einzelnen jedoch, wie mir scheint, kaum sicher zu belegen. Viel wahrscheinlicher erscheint mir aber eine

3. Annahme, daß wir auch hier wieder den *Gnetales*-Sporangienstand nicht von hoch-sondern von wenig differenzierten Bildungen ableiten müssen, daß die Ahnenform der *Gnetales* an Stelle der Hüllbildungen weniger spezifizierte und nicht zahlenmäßig begrenzte Telome hatten. Telome, die namentlich bei den ältesten Formen noch (als Sporangien) fertil sein konnten, die dann aber später genau wie die ihnen homologen Schuppen an der Blütenbasis und wie das innerste Integument als schützende Hüllen ausgebildet wurden. Die Hüllen sind also die Ueberreste eines ehemaligen reicher gegliederten Sporangienstands. Und wenn im äußersten Integument bei *Ephedra* gelegentlich Makrosporangien gefunden wurden, so ist dies m. E. eine Rückschlagsbildung, ein Zeichen, daß auch andere Telome des Sporangienstands fertile Potenzen besitzen.

Aber auch hier wollen wir unbedingt den hypothesenhaften Charakter dieser und aller Annahmen über die „Deutung“ der Hüllbildungen anerkennen, weil wir eben die unmittelbare Ahnform der *Gnetales*-Sporangienstände nicht sicher kennen.

c) Äußere Morphologie und Bau der Makrosporangien sowie der Bestäubungsvorgang.

Im weiteren Aufbau zeigen die Makrosporangien noch deutlich das Bild eines Gymnospermen-Makrosporangiums. Die Mikropyle des (innersten) Integuments ist jedoch griffelähnlich verlängert (Abb. 223 B). Sie scheidet ein Tröpfchen einer manchmal nektarhaltigen Flüssigkeit aus, das genau wie der Pollinationstropfen der übrigen Gymnospermen die Mikrosporen auffängt. Und genau wie bei den übrigen Gymnospermen sinken die Mikrosporen durch die Mikropylenröhre bis auf den Nucellusscheitel herab, um erst dort zu keimen. Ja, wie bei den ursprünglichsten Gymnospermen hat sich hier eine

deutliche Pollenkammer ausgebildet, die den Scheitel des Nucellus bis zur Makrospore freilegt, und in der die Mikrosporen erst zum Pollenschlauch auswachsen.

d) Keimung der Sporen.

Die Keimung der Mikro- und Makrosporen, d. h. die Prothalliumbildung, ist durch eine verschieden starke Reduktion ausgezeichnet. Im männlichen Geschlecht werden außer 1—2 vergänglichen „Prothalliumzellen“ ein Pollenschlauchkern und 2 generative Kerne gebildet. Doch sind eigentlich bis heute nur einige *Ephedra*-Arten ausreichend untersucht (Land). Von *Gnetum* und *Welwitschia* haben wir bisher nur kürzere, offenbar nicht ganz vollständige Untersuchungen (Strasburger, Lotsy, Pearson). Daß diese Lücke für solch eine interessante Gruppe wie die *Gnetales* höchst bedauerlich ist, braucht kaum betont zu werden.

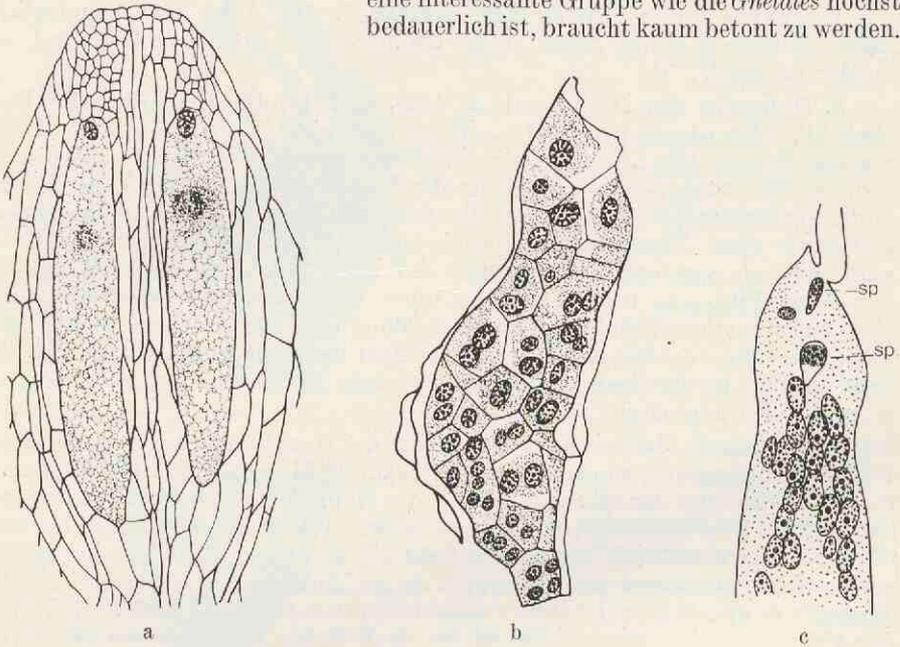


Abb. 224. Makroprothallien der *Gnetales*.
(jeweils das obere Ende sichtbar).

a *Ephedra trijurca* Torr. — Noch typische Archegonien.

b *Welwitschia mirabilis* Hook. — Zellwände, aber keine Archegonien mehr; oben die relativ großen fertilen Zellen.

c *Gnetum gnemonoides* Brongn. — Freie Kerne. Augenblick der Befruchtung gezeichnet, sp = die beiden männlichen Gametenkerne („generative“ Kerne).

(Nach Land 1904, Pearson und Karsten 1893.)

In der Makrosporentwicklung zeigen die *Gnetales* eine gleitende Reihe, die in der Richtung auf die Angiospermen zu deutet. Bei *Ephedra* selbst entwickeln die Makrosporen noch ein typisches Prothallium, d. h. ein zelliges Gebilde mit mehreren (3—5) Archegonien (Abb. 224 a). Bei *Gnetum* dagegen, als Endglied der Reihe, finden wir in der reifen Makrospore kein zelliges Gewebe mehr, sondern durch wiederholte Kernteilung entstehen 256—512 freie Kerne, von denen die oberen als Eikerne fungieren, d. h. mit den generativen Kernen verschmelzen (Abb. 224 c). Auch bei *Ephedra* ist gelegentlich das Verschmelzen der beiden generativen Kerne mit dem „Eikern“ und seinem Schwesterkern, dem Bauchkanalkern, beobachtet worden; man

hat in diesem Vorgang eine Andeutung an die „doppelte Befruchtung“ der Angiospermen gesehen. *Welwitschia* (Abb. 224 b) dagegen vermittelt gewissermaßen zwischen den beiden Gattungen, indem hier zwar zunächst wie bei *Gnetum* freie Kerne auftreten; noch vor der Befruchtung werden aber Zellwände gebildet. Dabei entstehen am oberen Makrosporende meist zweikernige Zellen, die wieder als Eizellen fungieren (nur einer der beiden Kerne verschmilzt jedoch!) und dem Pollenschlauch entgegenwachsen. Dies Entgegenwachsen ist eine Erscheinung, die gleichfalls von manchen Angiospermen bekannt ist.

Fassen wir zusammen: Primitiv, d. h. Gymnospermen- bzw. Pteridophyten-ähnlich sind die *Gnetales* in folgenden Merkmalen:

1. in der Gymnospermie, d. h. im Keimen der Mikrosporen innerhalb der Mikropyle, ja in einer Pollenkammer;
2. in der vorherrschenden eingeschlechtigkeit der Blüten;
3. in der ziemlich beträchtlichen Entwicklung des weiblichen Prothalliums vor der Befruchtung;
4. im (allgemein genommen) gymnospermenähnlichen Aufbau des Holzes (Bau der Hoftüpfel und tracheidenähnlicher Gesamtcharakter der wasserleitenden Elemente).

Abgeleitet, d. h. angiospermenähnlich sind die *Gnetales* dagegen:

1. in der gelegentlichen Andeutung von Zwitterigkeit, Hand in Hand mit Insektenbestäubung;
2. in der griffelähnlichen Verlängerung des Integuments zum Auffangen der Mikrosporen;
3. in der schrittweisen Reduktion der Prothallien innerhalb der ganzen Gruppe;
4. in der Durchbrechung der Querwände bei den Tracheiden, d. h. der Ausbildung von Gefäßen;
5. ferner sei als auffällig fortgeschrittenes Merkmal die gegenständige, „dekussierte“ Blattstellung erwähnt, die unter den Gymnospermen sonst nur bei den Cupressaceen und manchmal bei der Araucariacee *Agathis* beobachtet ist.

Es ist aber bemerkenswert, daß fast alle diese Anklänge an den Angiospermencharakter — vielleicht abgesehen von der Prothallienreduktion und der dekussierten Blattstellung — ausgesprochene Analogieerscheinungen darstellen. Namentlich die griffelähnliche Ausbildung des Integuments zeigt, wie die Pflanze hier denselben „Zweck“ auf einem ganz anderen Weg erreicht. Wir können demnach die *Gnetales* nicht als eine direkte Zwischenstufe zwischen den Gymnospermen und Angiospermen betrachten, sondern als besonders eigenartig differenzierte Gymnospermen.

In dieser Beziehung erinnern die *Gnetales* an die *Benettitales*. Tatsächlich hat man auch schon die *Gnetales* als Nachkömmlinge der *Benettitales* aufgefaßt. Wieder ist an eine direkte Nachkommenschaft von den heute bekannten *Benettitales* kaum zu denken. Die eigenartige Ausbildung der *Benettitales*-Makrosporangienstände vermittelt in keiner Weise zu den *Gnetales*. Dagegen ist es durchaus denkbar, daß die *Gnetales* aus dem weiteren Formenkreis der *Benettitales*-Ahnen herkommen, einem Formenkreis, dem vielleicht auch die Angiospermen-Ahnen entstammen. Eine engere phylogenetische Beziehung zu den Medullosen, die allein in einigen anatomischen Eigentümlichkeiten eine Stütze fände (vgl. oben S. 254 und 261), scheint mir allzu schwach begründet.

Literatur: Gnetales.

- Arber, E. A. N., and Parkin, J., Studies on the Evolution of the Angiosperms. The Relationship of the Angiosperms to the Gnetales. *Ann. of Bot.*, 1908, Vol. 22, p. 489.
- Benson, M., The Origin of Flowering Plants. *New Phytologist*, 1904, Vol. 3, p. 49.
- Berridge, E. M., On Some Points of Resemblance between Gnetalean and Bennettitean Seeds. *New Phytologist*, 1911, Vol. 10, p. 140.
- The Structure of the Female Strobilus in *Gnetum Gnemon*. *Ann. of Bot.*, 1912, Vol. 26, p. 987.
- Bliss, M. C., The Vessel in Seed Plants. *Bot. Gaz.*, 1921, Vol. 71, p. 314.
- Church, A. H., On the Floral Mechanism of *Welwitschia mirabilis* (Hook). *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 1914, Vol. 205, p. 115.
- Coulter, J. M., The Embryo Sac and Embryo of *Gnetum Gnemon*. *Bot. Gaz.*, 1908, Vol. 46, p. 43.
- und Chamberlain, s. S. 239.
- Graham, R. J. D., On the Histology of the Ephedreae, with Special Reference to the Value of Histology for Systematic Purposes. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 1909, Vol. 46, p. 203.
- Herzfeld, St., *Ephedra campylopoda* Mey. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl.*, 1922, Bd. 98, S. 243.
- Karsten, G., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. *Bot. Ztg.*, 1892, Bd. 50, S. 205.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. *Cohns Beitr. z. Biologie d. Pfl.*, 1893, Bd. 6, S. 337.
- Zur Phylogenie der Angiospermen. *Zeitschr. f. Bot.*, 1918, Bd. 10, S. 369.
- Land, W. J. G., Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. *Bot. Gaz.*, 1907, Vol. 44, p. 273.
- Lignier, O., La fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes? *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 1903 sér. 5, T. 7, p. 55.
- et Tison, A., La structure méduloséenne chez les *Ephedra*. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1916, T. 63, p. 47.
- — Les Gnétales sont des Angiospermes apétales. *C. R. Paris* 1911, T. 152, p. 201.
- — Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1912.
- — L'ovule tritégumenté des *Gnetum* est probablement un axe d'inflorescence. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1913, T. 60, p. 64.
- Lotsy, J. P., Kife History of *Gnetum* etc. *Ann. J. B. Buitenz.*, 1899, 16, 46.
- Markgraf, Fr., Gnetales. In A. Engler, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 13.
- van der Meulen, *Welwitschia mirabilis* etc. *Diss. Groningen*, 1917.
- Pearson, H. H. W., Some Observations on *Welwitschia mirabilis*. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 1906, Ser. B., Vol. 198, p. 265.
- Further Observations on *Welwitschia*. *Ibid.* 1909, Bd. 200, S. 331.
- On the Microsporangium and Microspore of *Gnetum*, with some Notes on the Structure of the Inflorescence. *Ann. of Bot.*, 1912, Vol. 26, p. 603.
- A Note on the Inflorescence and Flower of *Gnetum*. *Ann. Bolus Herb.*, 1915, Vol. 1, p. 152.
- Notes on the Morphology of Certain Structures Concerned the Reproduction in the Genus *Gnetum*. *Trans. Linn. Soc.*, 1915, Vol. 8, p. 311.
- On the Morphology of Female Flower of *Gnetum*. *Trans. R. Soc. S. Africa*, 1917, Vol. 6, p. 69.
- Porsch, O., Über einige neue phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenforschung der Gymnospermen. *Festschr. nat. Ver. Univ. Wien*, 1907.
- la Rivière, H. C. C., Sur l'anatomie et l'épaississement des tiges du *Gnetum moluccense* Karst. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 1916, T. 30, p. 23.
- Note additionnelle sur l'épaississement du *Gnetum*. *Ibid.* 1923, T. 33, p. 110.
- Seward, A. C., *Fossil Plants*, Cambridge 1919, T. 4.
- Sigrianski, A., Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* Mey. *Diss. Genf*, 1913.
- Stapf, O., Die Arten der Gattung *Ephedra*. *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien*, 1889/90, Bd. 56, Abt. 2, S. 1.
- Strasburger, s. S. 309.
- Sykes, M. G., The Anatomy of *Welwitschia mirabilis* Hook. etc. *Trans. Linn. Soc. London*, 1910, Vol. 7, p. 327.
- The Anatomy and Morphology of Leaves and Inflorescences of *Welwitschia mirabilis*. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 1910, Ser. B., Vol. 201, p. 179.
- Takeda, H., Some Points in the Anatomy of the Leaf of *Welwitschia mirabilis*. *Ann. of Bot.*, 1913, Vol. 27, p. 347.
- Morphology of the Bracts in *Welwitschia mirabilis*. *Ibid.* p. 547.
- Thoday, M. G., and Berridge, E. M., The Anatomy and Morphology of the Inflorescences and Flowers of *Ephedra*. *Ann. of Bot.*, 1912, Vol. 26, p. 953.
- Thompson, W. P., The Anatomy and Relationships of the Gnetales I. The Genus *Ephedra*. *Ann. of Bot.*, 1912, Vol. 26, p. 1077.

- Thompson, W. P., The Morphology and Affinities of Gnetum. Am. Journ. of Bot., 1916, Vol. 3, p. 135.
 — The Canons of Comparative Anatomy. Science N. S., 1918, Vol. 47, p. 517.
 — Independent Evolution of Vessels in Gnetales and Angiosperms. Bot. Gaz., 1918, Vol. 65, p. 83.
 — Companion Cells in Bast of Gnetum and Angiosperms. Bot. Gaz., 1919, Vol. 68, p. 451.
 — The Relationships of the Different Types of Angiospermic Vessels. Ann. of Bot., 1923, Vol. 37, p. 183.
 van Tieghem, 1869, s. S. 67.
 Tison, s. Lignier und Tison.
 Velenovsky, J., Einige Bemerkungen usw. Beih. Bot. Centralbl., 1903, Bd. 14, S. 127.
 Wettstein, R. v., Über das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei Ephedra. Festschr. Naturw. Ver. Univ. Wien, 1907, Bd. 21.
 — 1924, s. S. 19.
 Worsdell, W. C., The Vascular Structure of the „Flowers“ of the Gnetales. Ann. of Bot., 1901, Vol. 15, p. 766.

3. U.-Abt.: Angiospermae¹⁾.

Die Phylogenetik der Angiospermen befindet sich in einer ähnlichen Lage wie die der Koniferen und der Gnetales. Unmittelbare Ahnen der heutigen Angiospermen kennen wir nicht. Was man bisher an fossilen Angiospermenresten gefunden hat, reiht sich entweder völlig den heutigen Familien, meist sogar den heutigen Gattungen, ein, oder es sind wie die *Caytomiales* (S. 272) Konvergenzgruppen zu den Angiospermen. Sichere Angiospermen sind erst seit dem Gault (U.-Kreide) nachweisbar. Unsere phylogenetische Betrachtung muß sich daher wieder weitgehend auf die heutigen Angiospermen und auf den Vergleich mit den allgemeinen phylogenetischen Daten der übrigen Kormophytengruppen stützen.

a) Blüte.

Dieser unbedingt anzuerkennende Mißstand unserer Unkenntnis über die unmittelbaren Angiospermenahnen macht sich schon geltend bei den meist erörterten Ausgangsproblemen der Angiospermenphylogenie, bei der Frage nach der

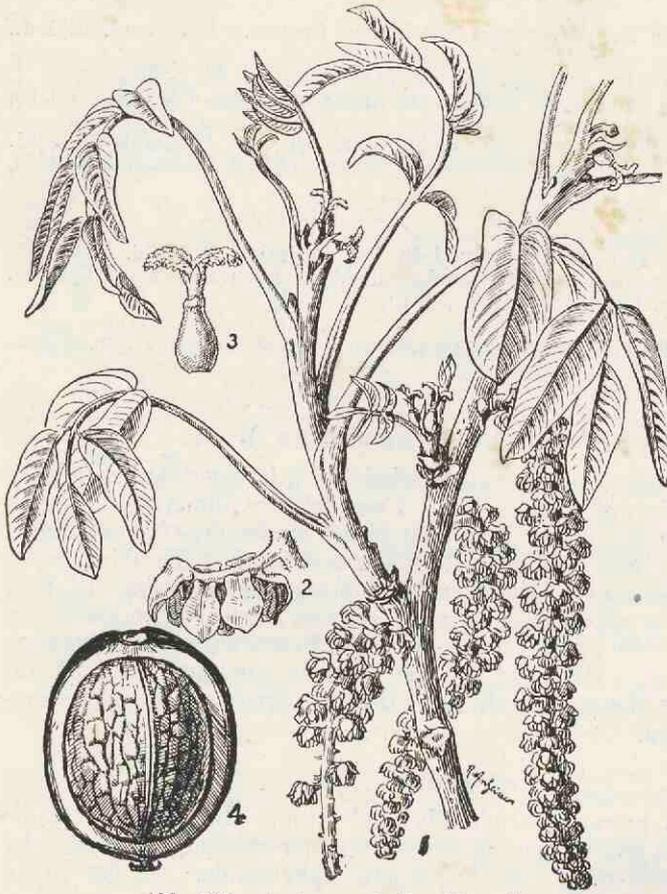
Entstehung der Zwitterblüte und dem „*Ranales*“-Problem.

Das ganze Problem ist so kompliziert, daß wir zunächst versuchen wollen, es durch eine technische Vereinfachung übersichtlicher zu gestalten. Es kann dies m. E. ohne Fälschung des wesentlichsten Probleminhaltes dadurch geschehen, daß wir nicht die Gesamtheit der Angiospermen mit ihrem ungeheuren Formenreichtum betrachten, sondern fürs erste eine Reihe zweifelhafter Gruppen beiseite lassen. Wir beschränken unsere Betrachtung zunächst einmal auf folgende vier Hauptgruppen:

1. Die „*Apetalae*“ im engeren Sinne, d. h. Angiospermen mit heute unzweifelhaft eingeschlechtigen, unscheinbaren Blüten; „Typus“: *Casuarinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae* (Abb. 225).
2. *Ranales*; „Typus“: *Magnoliaceae* (Abb. 226).
3. *Monocotyledoneae*; „Typus“: *Liliaceae*.
4. Hauptmasse der mit den *Ranales* eng verwandten *Dicotyledoneae*, wie die *Rosales* usw.; Typus: etwa *Saxifragaceae*.

Wie gesagt, wir lassen zunächst einmal die Verwandtschaftsprobleme der Gruppen zweifelhafter Stellung, wie der *Salicaceae*, *Euphorbiaceae* usw. beiseite.

1) Ich muß bei Besprechung der Angiospermen mit einer gewissen Vertrautheit der allgemeinen morphologischen und systematischen Daten rechnen, da eine Darstellung des Angiospermensystems auch nur in den wichtigsten Familien den Rahmen des vorliegenden Buches gesprengt hätte.

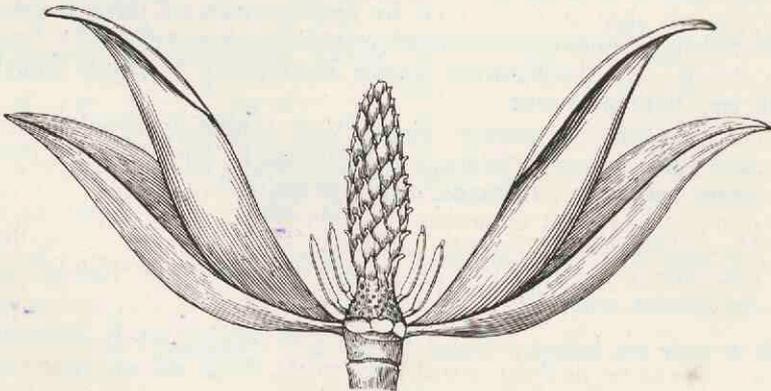
Abb. 225. *Juglans regia* L. (Rezent).

- 1 Zweig mit weiblichen Blüten (oben) und männlichen Blüten (rechts und unten). $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.
 2 männliche, 3 weibliche Einzelblüte.
 4 Frucht, äußere Schale teilweise entfernt.

(Aus Karsten, in „Strasburger“, 1928, Abb. 658.)

Die vier oben skizzierten Gruppen sind jeweils in sich zweifellos zusammenhängende Familien bzw. Familiengruppen. Unsere Aussagen gelten mindestens immer für den „Typus“. Wenn wir einmal über die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen dieser vier Gruppen im reinen sind, dürfte das Gesamtproblem der Angiospermenverwandtschaft um ein erhebliches Stück vorwärts gekommen sein. Denn darüber sind sich wohl die meisten

Phylogenetiker und Systematiker heute einig, daß diese 4 Gruppen sozusagen den Grundstock des Angiospermen-systems abgeben, daß der größere Teil der Angio-

Abb. 226. *Magnolia stellata* Maxim. Blüte.

Unten: Perigonblätter (nur 2 auf jeder Seite gezeichnet);
 Mitte: Mikrosporophylle (vorn die spirale Stellung der Staubblattnarben deutlich);
 Oben: die zahlreichen Makrosporophylle (ebenfalls deutlich in spirale Stellung).

(Original); etwas schematisiert.

spermen mit einer der 4 skizzierten Gruppen in einer engeren Verwandtschaft steht als mit den 3 anderen Gruppen.

Weiter ist wohl heute kein Zweifel mehr, daß sowohl die oben als 4. Gruppe genannten Dikotylen sowie die Monokotylen auf *Ranales*-ähnliche Vorfahren zurückgehen.

Der Kernpunkt der heutigen, so erbitterten Meinungskämpfe über die Angiospermenphylogenie dreht sich daher im wesentlichen um die Frage: Welche Familiengruppe ist primitiver: die *Apetalae* oder die *Ranales*? Oder wenn wir das wichtigste unterscheidende Merkmal herausreifen: Welches Merkmal ist primitiver: die eingeschlechtige Blüte der *Apetalae* oder die Zwitterblüte der *Ranales*?

Wir beginnen wieder mit dem Problem der Merkmalsphylogenie, mit dem

Zwitterblütenproblem.

Registrieren wir zunächst einmal — unter Beiseitlassung aller phylogenetischen Hypothesen — die wichtigsten Tatsachen, welche uns die heutigen Angiospermen zeigen! Hinsichtlich der allgemeinen Blütenmorphologie haben wir zwei Haupttypen:

1. „Vollständige“ Zwitterblüten (Abb. 226 und 227), bestehend aus einer Achse mit folgenden „Phyllomen“, d. h. mehr oder minder blattähnlich differenzierten Blütenorganen:

- | | |
|---|---|
| a) Kelchblätter (Sepala = Calyx) | } soweit sie sich nicht unterscheiden lassen = Perigon. |
| b) Kronblätter (Petala = Corolla) | |
| c) Mikrosporophylle, Staubblätter (Stamina); Gesamtheit: Androeceum. | |
| d) Makrosporophylle, Fruchtblätter (Karpelle); Gesamtheit: Gynaeceum. | |

Zwitterblüten dominieren im Gegensatz zu den Gymnospermen bei den Angiospermen und vor allem bei den insektenbestäubten Formen. Der Hinweis auf die Zwitterblüte der *Ranunculaceen* und der übrigen „*Ranales*“, der *Rosaceen*, *Labiaten* usw. wird diese „vollständige“ Zwitterblüte zur Genüge charakterisieren.

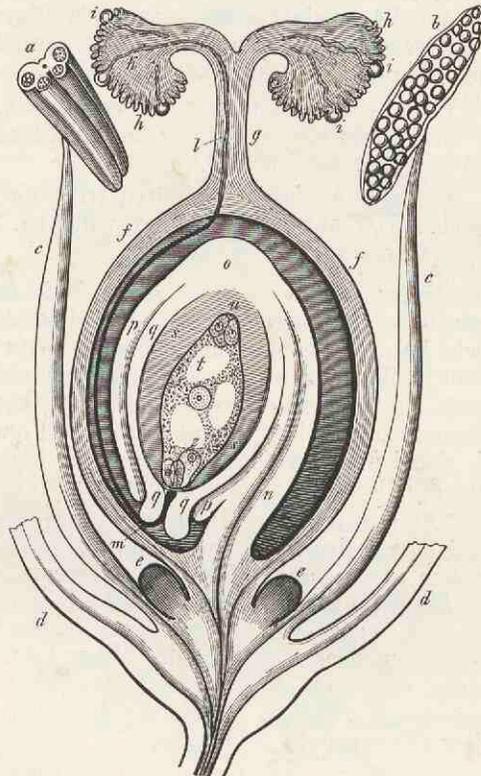


Abb. 227. Angiospermenblüte (längs).

- a Mikrosporangien („Pollensäcke“) der „Anthere“: quer; b längs;
 c „Filament“ der Mikrosporophylle;
 d Perigon (abgeschnitten); e Nektarien;
 f „Fruchtknoten“ = verwachsene Makrosporophylle mit Griffel (g) und Narbe (h);
 i keimende Mikrosporen; l und m Pollenschlauch, in die Mikropyle eindringend („Porogamie“);
 n Stiel des anatropen Makrosporangiums (= „Funiculus“);
 p und q 2 Integumente; s Nucellus;
 t Embryosack mit 8 Kernen; z Eizelle mit Synergiden (v);
 bei t der aus 2 Kernen verschmolzene sekundäre Embryosackkern; u 3 Antipoden.

(Aus Sachs 1882, Abb. 442, Schema.)

2. Eingeschlechtige, windbestäubte Blüten, wie sie in typischer Weise die „apetalen“ Angiospermen, z. B. die Casuarinaceen, die *Fagales*, *Juglandales* (Abb. 225) usw. aufzeigen. Apetalen werden diese Blütenpflanzen genannt, weil ihnen Petala, d. h. Blumenblätter fehlen; sie haben nur eine einzige unscheinbare, kelchähnliche Blütenhülle. Wir können bei ihnen heute meist keine Anzeichen einer ehemaligen Zwitterigkeit entdecken. Durchweg ist die Zahl der Sporophylle in einer solchen apetalen Blüte gering. Zahlreiche Einzelblüten sind dagegen zu „Kätzchen“ vereinigt, weshalb diese Gruppen u. a. von Coulter und Chamberlain auch als *Amentiferae* zusammengefaßt wurden.

Dazwischen gibt es vermittelnde Typen, wie z. B. die Eschen (*Fraxinus*), die zwar heute eingeschlechtig sind, bei denen aber die Reste des anderen Geschlechtes vorhanden sind.

Für alle Angiospermenblüten trifft die Definition einer typischen Blüte, wie sie z. B. Goebel gegeben hat, völlig zu. Sie sind mit Sporophyllen besetzte Sprosse begrenzten Wachstums.

Weiter scheint es mir bei der Wichtigkeit der Frage nach den phylogenetischen Beziehungen zwischen Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten, sowie bei der Verworrenheit, welche heute der diesbezügliche Meinungsstreit bietet, unbedingt notwendig, daß man sich zunächst über die Methoden einigt, mit denen sich eine derartige Frage aussichtsreich behandeln läßt. Folgende zum Teil von Wettstein und anderen zitierte Grundsätze scheinen mir dabei unumgänglich — wenigstens habe ich versucht, sie bei der Behandlung des Problems in Anwendung zu bringen.

1. Grundsatz. Die angenommene phylogenetische Ableitung muß physiologisch und morphologisch möglich sein. Was das heißt, machen wir uns am einfachsten an einem Gegenbeispiel klar: Die Zwitterblüte von *Magnolia* und anderen *Ranales* mit ihren spiralig stehenden Blütenorganen läßt sich weder von einem *Pinus*-Zapfen mit spiralig stehenden Schuppenkomplexen, noch von einer der bisher bekannten *Benettitales*-Blüten mit ihren quirlig gestellten Mikrosporophyllen und dem eigentümlich differenzierten Gynaceum ableiten. Beide Gymnospermenblüten sind schon viel zu einseitig differenzierte Bildungen.

2. Grundsatz. Unsere Annahme, eine phylogenetische Ableitung sei physiologisch und morphologisch möglich, wird durch den Nachweis von Zwischenbildungen und ontogenetischen Umbildungen (auch pathologischer Art) gestützt. Diese Zwischen- und Umbildungen lassen allerdings nur die Aufstellung einer Reihe zu, sie sagen aber nichts aus, in welcher Richtung man die Reihe lesen muß.

3. Grundsatz. Man kann nicht direkt aus der behaupteten Ursprünglichkeit einer heutigen Familie auf die Ursprünglichkeit der bei ihr vorkommenden Merkmale schließen. Wir haben schon wiederholt auf das Fehlen einer eng-korrelativen Merkmalsentwicklung hingewiesen, und nur eine solche Korrelation würde diesen Schluß erlauben. Die Tatsache, daß eine Zwitterblüte oder eine eingeschlechtige Blüte heute bei einer „primitiven“ Gruppe herrscht, beweist also wenig.

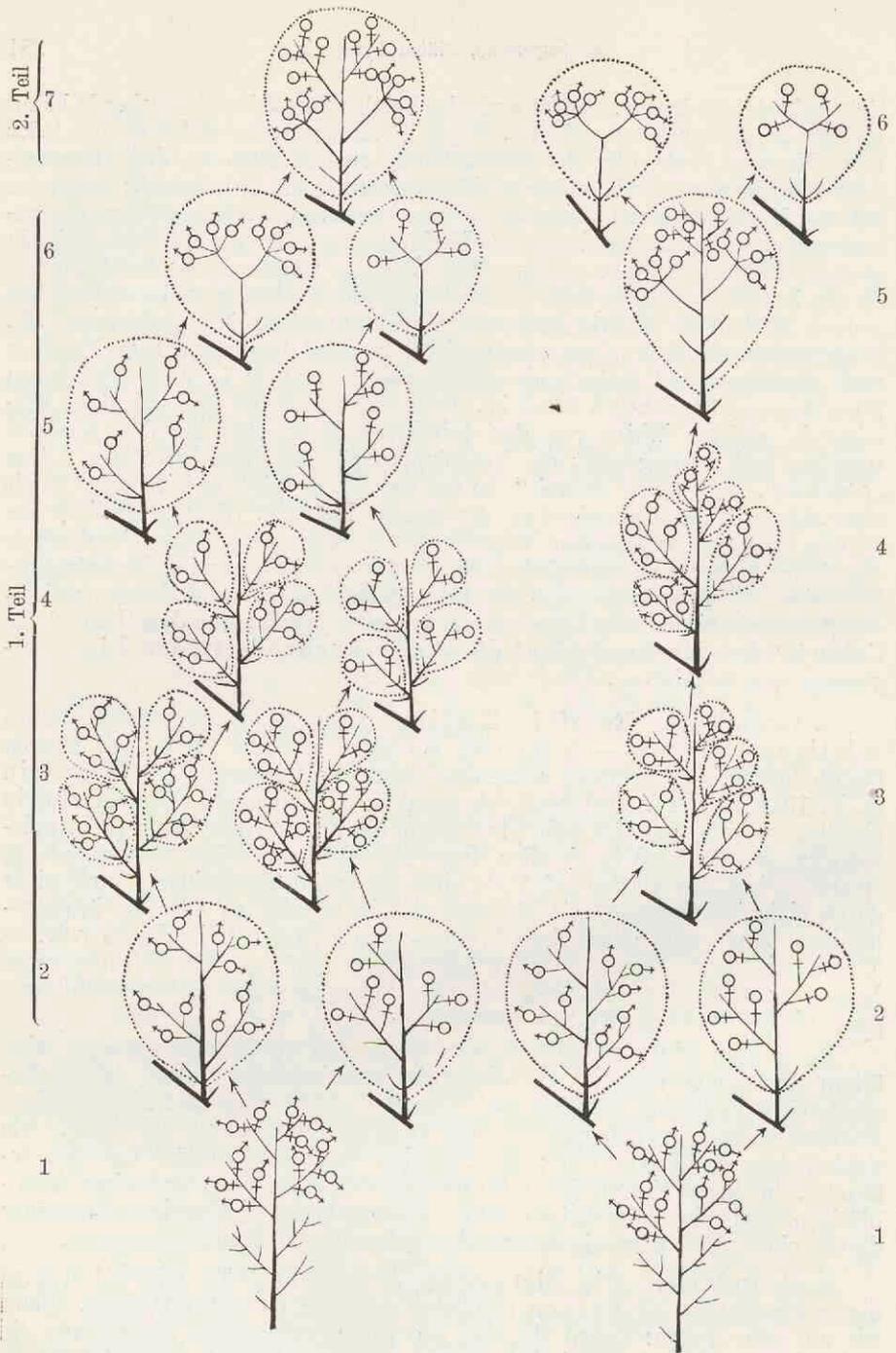
Die Schlußweise, aus der angenommenen „Ursprünglichkeit“ einer Familie auf die Ursprünglichkeit eines Merkmals zu schließen, ist aber gerade in der Angiospermenphylogenetik so verbreitet, daß hier der gegebene Platz ist, etwas eingehender zu ihr Stellung zu nehmen. Die betreffenden Schlüsse verlaufen fast immer nach ein und demselben Schema. Man charakterisiert eine Pflanzengruppe — sagen wir einmal die Magnoliaceen auf Grund einiger Merkmale, z. B. der zahlreichen apokarpen Fruchtknoten, ihrer Eiweißqualitäten usw. — als „primitiv“.

tiv“ und schließt daraus: also ist auch das bei den *Ranales* vorherrschende Merkmal der Zwitterblütigkeit primitiv. Dazu ist zu sagen: Entweder man hat das betr. Merkmal, wie hier die Zwitterblüte, zur Feststellung der Ursprünglichkeit mitbenutzt, — dann ist der Schluß natürlich ein Zirkelschluß; oder man hat das Merkmal nicht mitbenutzt — dann steckt im Schlußverfahren die unausgesprochene Prämisse einer starren Merkmalskorrelation bei der Phylogenie. In unserem Falle lautet die unausgesprochene Prämisse: Pflanzen wie die Magnolien, die hinsichtlich der großen Zahl von apokarpen Fruchtblättern und in zahlreichen anderen Merkmalen primitiv sind, müssen auch in weiteren Merkmalen, wie z. B. in der Zwitterblütigkeit, einen ursprünglichen Zustand überliefern. Diese Prämisse wird allerdings wohl deshalb nie ausgesprochen, weil sie in ihrer allgemeinen Formulierung offensichtlich falsch ist. Denn natürlich kann man mit dieser Prämisse in gleicher Weise von den primitiven Merkmalen bei den Apetalen ausgehen und so umgekehrt die Ursprünglichkeit der eingeschlechtigen Blüten „beweisen“. So steht „Beweis“ heute gegen „Beweis“ und beweist damit eigentlich nur die Unhaltbarkeit der ganzen Methode. Es führt meines Erachtens auf ein vollkommen falsches Geleis, wenn man ohne eingehendste Begründung einer phylogenetischen Merkmalskorrelation aus der Ursprünglichkeit einer Pflanzengruppe auf die Ursprünglichkeit eines Merkmals schließt. Der wissenschaftliche Weg kann nur der umgekehrte sein: aus der Ursprünglichkeit der Merkmale auf die „Ursprünglichkeit“ der Pflanzengruppe zu schließen.

4. Grundsatz. Es gibt allerdings auch phylogenetische Korrelationen, die man — wenn man sie sicher erkannt hat — mit Nutzen für phylogenetische Schlüsse verwenden kann. Beispielsweise hat Wettstein (z. B. 1924, S. 531f.) den Nachweis geführt, daß eingeschlechtige Blüten in ziemlich enger Korrelation mit Windbestäubung und Zwitterblüten (bei Angiospermen und *Gnetales*) in ziemlich enger Korrelation mit Insektenbestäubung stehen. Diese Korrelation wird als eine allgemeine Erscheinung auch nicht durch einige Ausnahmen, wie die windblütigen Grasblüten oder die insektenblütigen, aber eingeschlechtigen Weiden- (*Salix*-) oder *Melandryum rubrum*-Blüten widerlegt. Denn derartige Ausnahmen sind entweder offenbar recht junge, sekundäre Umbildungen, oder die Annahme einer solchen Umbildung liegt mindestens nahe (Fisher 1928).

Es ist nun kaum ernstlich zu bestreiten, daß die Windübertragung eine ältere Bestäubungsform ist als die Insektenbestäubung. Auch die zur Bestäubung kommenden Insekten sind ja nicht viel früher als die zwitterblütigen Phanerogamengruppen (nicht vor dem Jung-Mesozoikum) nachgewiesen. Die Schlußfolgerung Wettsteins: die zwittrige Angiospermenblüte hat sich sekundär, in enger Korrelation mit der Insektenbestäubung, aus einer windblütigen und eingeschlechtigen Blüte herausgebildet, ist meines Erachtens darum ein Schluß von mindestens sehr hohem Wahrscheinlichkeitsgrad.

5. Grundsatz. Die sichersten Anzeichen für die Richtung einer Umwandlung können paläobotanische Befunde liefern. Wenn wir uns also fragen: haben sich bei den Phanerogamen im allgemeinen die Zwitterblüten aus eingeschlechtigen Blüten oder umgekehrt entwickelt, so müssen wir die paläobotanische Überlieferung befragen. Die Antwort lautet meines Erachtens hier eindeutig: nach unseren heutigen Kenntnissen nimmt bei den Phanerogamen, als Ganzes betrachtet, die eingeschlechtigkeit der Blüten immer mehr zu, je weiter wir zurückgehen. Im Paläozoikum und Altmesozoikum (vor dem Keuper) kennen wir überhaupt keine zwitterblütigen Phanerogamen. Auch bei den ältesten Angiospermen aus der Kreide waren die eingeschlechtigen Familien eher in größerem Umfange vertreten als heute.



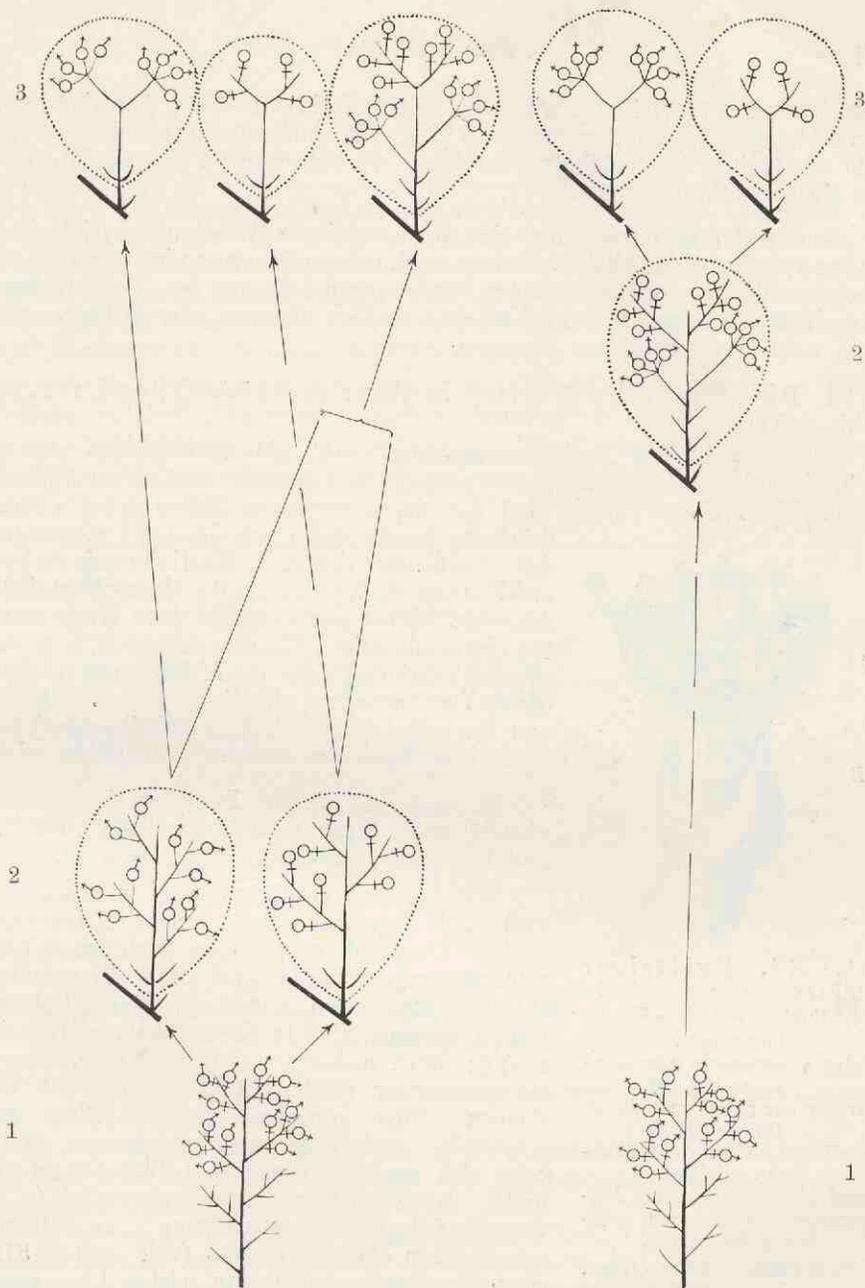
A. Wettstein

B. Karsten.

Abb. 228 A und B. Pseudanthientheorien.

Entstehung der Angiospermenblüten nach Wettstein und Karsten (Schemata).

- 1) Isospore Ausgangsform mit neutralen Sporangien.
- 2) Erwerbung der Heterosporie bzw. Gymnospermie mit Sonderung der Sporangienstände in eingeschlechtige Blüten.
- 3) Bildung komplexer Sporangienstände (Blütenstände), nach Wettstein eingeschlechtigt, nach Karsten zwittrig.
- 4) Reduktion der Sporangienzahl (vor allem im ♀ Geschlecht).
- 5) Verlust der Blütenhülle um die ehemalige Einzelblüte, Neubildung einer Blütenhülle um den ehemaligen Blütenstand.



C. Zimmermann.

D. Hallier.

Abb. 228 C und D. Euanthientheorien.

Entstehung der Angiospermenblüten nach Zimmermann und Hallier (Schemata).

- 1) Isospore Ausgangsform mit neutralen Sporangien.
- 2) Erwerbung der Heterosporie bzw. Gymnospermie, nach Zimmermann mit Sonderung der Sporangienstände in eingeschlechtige Blüten, nach Hallier mit Bildung einer Zwitterblüte.
- 3) Bildung eingeschlechtiger Angiospermenblüten und (nach Zimmermann) zwittriger Angiospermenblüten.

Bezeichnung sonst wie 228 A und B (Original).

6) und 7) Umbildung der eingeschlechtigen Blüte in eine Zwitterblüte nach Wettstein, bzw. der Zwitterblüte in eine eingeschlechtige Blüte nach Karsten.

Neutrale, männliche und weibliche Sporangien sind jeweils durch ein ♂ u. ♀ angedeutet. Der Punktkreis entspricht dem Umfange einer Blüte. Zahl und Stellung der Sporangien natürlich nur angenähert richtig. (Original).

Nach Bessey (1897) finden wir z. B. in der Kreide 61—64 % Apetalen bzw. Monochlamydeen gegenüber heute 15 %¹⁾. Die Paläobotanik spricht also für eine allmähliche Herausbildung der heute vorherrschenden Zwitterblüte aus der eingeschlechtigen Blüte.

Dem ersten Grundsatz, daß eine phylogenetische Wandlung physiologisch und morphologisch möglich erscheinen muß, entsprechen nun vier verschiedene Theorien über die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Zwitterblüten und eingeschlechtigen Blüten. Vielleicht sind sie alle vier verwirklicht, wenn auch wohl in verschiedenen Gruppen.

I. Die „Euanthientheorie“ in ihrer ursprünglichen Fassung (Abb. 228 D).

Sie setzt für die Angiospermenahnen bereits eine Zwitterblüte voraus, d. h. eine Blüte mit terminalem Gynaeceum und darunter stehendem Androeceum. Nach dieser Theorie sind die eingeschlechtigen Blüten durch Unterdrückung jeweils des einen Geschlechts entstanden. So denken sich z. B. Hallier sowie Arber und Parkin die Entstehung der eingeschlechtigen Apetalen. Sicher sind auch auf diese Weise manche eingeschlechtigen Blüten entstanden, z. B. die eingeschlechtigen Blüten von *Melandryum rubrum*, dessen Verwandte fast alle Zwitterblüten besitzen, und das selbst (namentlich in Mißbildungen) beträchtliche Reste des anderen Geschlechts zeigt.

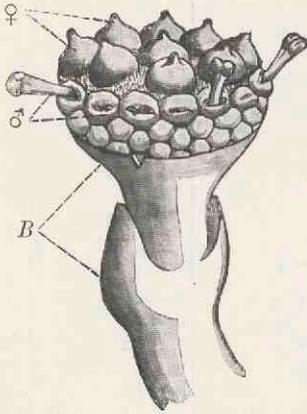


Abb. 229 A. Zwitteriger Blütenstand von *Gnetum*. Hypothetisch auf einen Wirtel beschränkt. Unten 2 dekussierte Schuppenpaare (B), darüber ein Kranz männlicher Blüten (♂), jeweils fast völlig auf ein Staubblatt reduziert, terminal die auf je ein Makrosporangium reduzierten weiblichen Blüten (♀). (Aus Karsten in Strasburger, 1928, Abb. 636.)

II. und III. „Die Pseudanthientheorien“²⁾ nach Wettstein (z. B. 1924, S. 528 ff.) und Karsten (1918) (Abb. 228 A und B).

Wir beginnen entgegen der historischen Gerechtigkeit mit den Anschauungen Karstens, weil die Umwandlungsvorgänge nach seiner Vorstellung weniger komplex sind. Die Angiospermenahnen hätten nach Karsten eingeschlechtige Blüten besessen, aber in einem Zwitterblütenstand: oben mehrere weibliche Blüten, unten die männlichen (Abb. 229 A). Dann seien die eigenen Hüllen um jede einzelne Blüte geschwunden und eine neue gemeinsame Hülle habe sich um den ehemaligen Blütenstand gebildet. Karsten sieht in den gelegentlich (z. B. von Strasburger) beobachteten Zwitterblütenständen von *Gnetum Gnemon* (vgl. oben S. 311) einen Repräsentanten für ein solches Übergangsstadium.

Auch diese Theorie kann ein Beispiel anführen, für das sie ziemlich sicher zutrifft. Die Euphorbiaceen besitzen nämlich durchweg eingeschlechtige Blüten. Eine Ausnahme macht eigentlich nur die noch recht schlecht bekannte Gattung *Cubincola* Urban. Wir können nun bei den Euphorbiaceen eine kontinuierliche Reihe aufstellen von rein eingeschlechtigen Blüten und Blütenständen, z. B.

1) Eine kritische neuere Durcharbeitung der Übersicht über die fossilen Angiospermenfunde wäre allerdings sehr erwünscht (vgl. Berry).

2) Von ψεύδος = das Falsche und ἄθος = Blüte, weil nach diesen Auffassungen aus einem Blütenstand eine Scheinblüte entstanden ist.

bei *Mercurialis perennis*, zu gemischtblütigen Blütenständen mit weitgehender Reduktion der Hülle um die Einzelblüte (*Anthostema*), bis zu den „Pseudanthien“ oder „Cyathien“ von *Euphorbia*, wo jede Einzelblüte nach der heute herrschenden Auffassung auf ein Mikrosporophyll bzw. auf einen Fruchtknoten reduziert ist. Am Stiele des Einzelblütenkelches erinnern höchstens noch eine Gliederung des „Staubfadens“ bzw. des Fruchtknotenstieles oder als Abnormitäten kleine Schüppchen an die ehemalige Selbständigkeit. Der scheinbare „Kelch“ des Cyathiums mit seinen Honigdrüsen ist nach dieser Auffassung eine Neubildung aus verwachsenen Hochblättern. (Darstellung der Einzelheiten s. z. B. Michaelis und Zimmermann in Hegi, S. 137 f.).

Die Wettsteinsche „Pseudanthientheorie“ (Abb. 228 A und 229 B) besteht aus zwei voneinander ziemlich unabhängigen Teilen.

1. Teil: Bildung von eingeschlechtigen Blüten (wie die Apetalenblüten) aus einem eingeschlechtigen Blütenstand (wie bei den *Gnetales*).

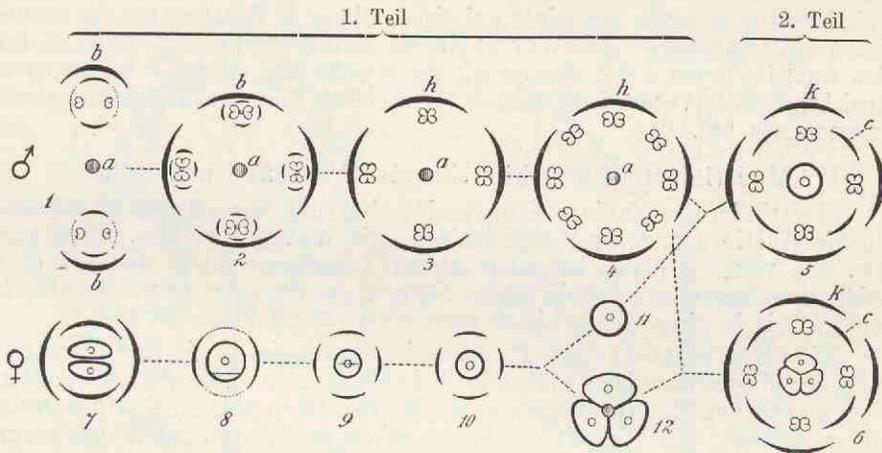


Abb. 229 B.

Entstehung der Angiospermenblüte nach R. v. Wettstein aus Lotsy 1911, Abb. 265. Erläuterung s. Text.

2. Teil: Kombination von zwei eingeschlechtigen Blüten vom Apetalenhabitus zu einer Zwitterblüte.

Leider werden beim Zitieren und Kritisieren der Wettsteinschen Pseudanthientheorie beide Teile meist nicht genügend gesondert, obwohl natürlich die beiden Fragen:

1. wie sind die eingeschlechtigen Apetalenblüten, und
2. wie sind die Zwitterblüten bei den Angiospermen entstanden, zwei völlig gesondert beantwortbare Fragen sind. Streng genommen, ist nur der erste Teil von Wettsteins Theorie eine Pseudanthientheorie, und nur der zweite Teil befaßt sich mit der Zwitterblütenfrage. Abb. 229 B kennzeichnet Wettsteins Auffassung in seiner eigenen Darstellung.

Im ersten Teil führt Wettstein aus, wie in mehreren Etappen aus eingeschlechtigen Blüten, nach Art der *Ephedra*-Blüten, über den Umweg eines eingeschlechtigen Blütenstandes wieder eine eingeschlechtige Blüte vom Habitus einer Apetalenblüte entstehen kann (Abb. 229 B). In der ersten Etappe (Fig. 2) seien die männlichen Blüten samt ihrem Deckblatt quirlig zusammengetreten. In der 2. Etappe (Fig. 3) seien die Hüllen der Einzelblüten geschwunden. In einer 3. Etappe (Fig. 4) sei eine Vermehrung der Mikrosporangien eingetreten.

In der 4. Etappe (Fig. 5) seien — wenn wir unsere Betrachtung auf die Mikrosporophylle beschränken — die neu entstandenen Mikrosporophylle wieder verschwunden und an ihre Stelle ein innerer Kreis von Hüllblättern, die Blumenkrone, getreten. — Im weiblichen Geschlecht soll die Umbildung ganz gleichartig vor sich gegangen sein: Zusammentritt von weiblichen Blüten (Fig. 7). Verlust der eigenen Blütenhülle, Verschmelzung der Brakteen zu einem Fruchtknoten (Fig. 8–12).

Dieser ganze 1. Teil der Wettsteinschen Theorie, die eigentliche Pseudanthientheorie, befaßt sich, wie gesagt, nur mit der Entstehung der eingeschlechtigen Blüten nach Art der *Apetalae*. Er dient im wesentlichen dazu, einige Eigentümlichkeiten der eingeschlechtigen Apetalenblüte, insbesondere die hier verbreitete Stellung der Mikrosporophylle vor den Kelchblättern (und nicht zwischen ihnen), verständlich zu machen.

Der 2. Teil der Pseudanthientheorie, die eigentliche Zwitterblütenbildung, wird von Wettstein meist kürzer als „Hineinverlegung einer vereinfachten weiblichen Infloreszenz oder einer weiblichen Blüte“ in das Zentrum der männlichen Blüte dargestellt. Die Wettsteinsche Auffassung dieses 2. Teiles dürfte sich wohl im wesentlichen decken mit der nachfolgend unter IV behandelten Ansicht, daß der Vegetationspunkt der männlichen Blüte weiblichen Charakter angenommen hat.

IV. Modifizierte Euanthientheorie (Abb. 228 C und 230).

Sie stellt im Grunde einen Kompromiß zwischen der eigentlichen Euanthientheorie Halliers und der Pseudanthientheorie Wettsteins bzw. Karstens dar. Sie versucht damit den berechtigten Tatsachen, welche die Anhänger beider Anschauungen ins Feld führen können, gerecht zu werden. Soweit ich sehe, ist sie in dieser Form bisher noch nicht durchgeführt worden.

Mit der Wettsteinschen Pseudanthientheorie nimmt sie eine Umwandlung der eingeschlechtigen Blüten in Zwitterblüten an, indem etwa inmitten einer männlichen Blüte (ungefähr vom Apetalenhabitus) sekundär ein Gynaeceum auftrat. Sie ist damit im Grunde identisch mit dem 2. Teil von Wettsteins Pseudanthientheorie. Sie wird ferner wie die Wettsteinsche Pseudanthientheorie der unbestreitbaren Tatsache gerecht, daß nach unseren heutigen paläobotanischen Kenntnissen die eingeschlechtigen Phanerogamen-Blüten älter sind als die zwittrigen, und daß auch beim Auftreten der Angiospermen die Apetalen zunächst dominieren.

Mit der Euanthientheorie im üblichen Sinne dagegen teilt diese modifizierte Euanthientheorie die Annahme, daß die Blüte immer einachsiger war, immer ein „Strobilus“, wenn man darunter lediglich die negative Tatsache verstehen will, daß sie kein ausgesprochenes Blütenstands-Stadium durchlaufen hat.

Namentlich im männlichen Geschlecht kennt man eine ganze Reihe von Sporangienständen oder „Blüten“ aus dem Paläozoikum oder Mesozoikum, aus denen sich die ♂ Apetalenblüten ohne sehr große Schwierigkeiten morphologisch herleiten lassen. Vor allem gibt es auch Sporangienstände „incertae sedis“ unter denen sich Ahnen der Angiospermen oder wenigstens Angehörige ihres Verwandtschaftskreises befinden können. Ich nenne als morphologisch etwas besser bekannte Formen nur die männlichen Cordaitenblüten (Abb. 208). Sie trugen genau wie die männlichen Apetalenblüten unten eine Reihe von kelchartigen Schuppenblättern und oben Mikrosporophylle (wir nannten sie vorsichtiger gestielte Sporangiengruppen). An ♂ Apetalenblüten klingen auch die *Antholithus* genannten Blüten an, welche wir bei den *Caytoniales*, dieser „Angiospermengruppe“ aus dem älteren Mesozoikum, erwähnten (Abb. 192).

Die Umwandlung etwa einer männlichen *Cordaites*-Blüte in eine männliche Apetalen-Blüte bedeutet wohl kaum große morphologische Änderungen. Es handelt sich im wesentlichen um eine Zahlenreduktion der Sporophylle und der basalen Schuppenblätter, verbunden mit einer Quirlstellung dieser Organe, ferner um eine Festlegung auf die, für die Angiospermen charakteristische 4-Zahl der Sporangien eines Sporophylls, sowie um ihre synangiale Vereinigung. Alles das: die gesetzmäßige Beschränkung der Organzahl, der Übergang von der Spiralstellung zur Quirlstellung, die Synangienbildung sind aber Prozesse, die sicher in der Phylogenie wiederholt stattgefunden haben, die wir unbedingt als morphologisch möglich bezeichnen dürfen. Natürlich sollen damit die *Cordaiten* nicht als unmittelbare Ahnen der Angiospermen bezeichnet werden. Aber ihre männlichen Blütenstände repräsentieren noch eine Urform der Spor-

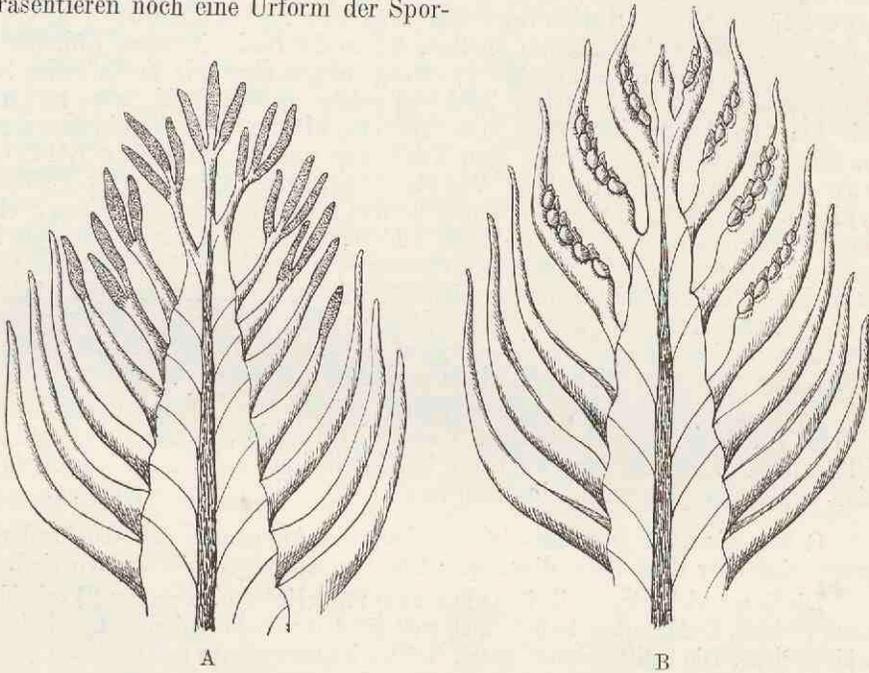


Abb. 230 A und B. Schematisierter Längsschnitt durch die Blüten der hypothetischen Angiospermenahnen (vgl. Text nebenan).

A ♂ Blüte, B ♀ Blüte.

(Original.)

angienstände, von denen sich die Apetalenblüten sehr wohl ableiten lassen (Abb. 230 A). Nur die morphologische Ableitungsmöglichkeit steht hier zunächst zur Diskussion.

Wegen der physiologischen Ableitungsmöglichkeit können wir uns wohl auf die eigentliche Zwitterblütenbildung beschränken. Es handelt sich also darum, daß der Vegetationspunkt einer männlichen Blüte seinen Geschlechtscharakter nach Ausbildung der Mikrosporophylle geändert hat. Daß derartige Umstimmungsprozesse physiologisch möglich sind, wissen wir heute sicher. Wir wissen als Ergebnis der Erblichkeitsforschung, daß regelmäßig die Potenzen des weiblichen Geschlechts auch in äußerlich männlich determinierten Zellen und Organen schlummern, ebenso wie umgekehrt. Namentlich gilt dies für den Sporophyten und seine Organe, die ja bei den Phanerogamen in sehr

wechselnder Weise geschlechtsdeterminiert sein können (vgl. z. B. Correns 1928): Bald ist die ganze Pflanze zwittrig, wie die meisten einheimischen Koniferen, die Magnolien usw.; bald ist die ganze Pflanze normalerweise eingeschlechtig determiniert wie etwa *Ginkgo*, *Taxus*, *Juniperus* oder die Weiden (*Salix*). Überdies führen uns sehr oft auch Mißbildungen die Möglichkeit einer derartigen Geschlechtsumwandlung vor Augen, z. B. kann eine normalerweise eingeschlechtige Blüte abnormerweise die Sporophylle des anderen Geschlechtes erzeugen, wie wir das oben bei den zwittrigen *Pinus*-Zapfen (Abb. 220) erwähnten. Auch für viele Angiospermenblüten, z. B. für *Salix*, liegen damit völlig übereinstimmende Angaben vor.

Kurz, als modifizierte Euanthientheorie möchte ich hier die Auffassung vertreten, daß die Angiospermenahnen eingeschlechtige Blüten vom allgemeinen Habitus der Apetalenblüten hatten (Abb. 230). Wahrscheinlich war die Zahl der an der Basis sitzenden Hüllblätter sowie der Sporophylle keineswegs so streng determiniert wie heute meist bei den Apetalen. Auch dürfte ihre Zahl viel größer gewesen sein, etwa so groß wie bei den ♂ Cordaitenblüten. Die Zwitterblüten der Angiospermen entstanden dann dadurch, daß nach der ontogenetischen Bildung von Mikrosporophyllen der Vegetationspunkt männlicher Blüten weiblich wurde¹⁾, d. h. daß er entweder (bei großer Sporophyllzahl) an Stelle der männlichen Sporophylle weibliche bildete, oder (bei geringer Sporophyllzahl) abnormerweise sein Wachstum fortsetzte, nun aber mit geändertem Geschlecht. Wie erwähnt, kommen solche Mißbildungen ja heute noch wiederholt vor. Sie sind wohl auch in der Vergangenheit gleichartig vorgekommen. Bei den Angiospermenahnen bedeuteten jedoch die Zwitterblütenbildungen, daß solche anomalen Bildungen einen erblichen Charakter annahmen.

Die eingeschlechtigen, unscheinbaren Blüten der Apetalen sind dann meines Erachtens in vielen Fällen, etwa bei *Casuarina*, relativ ursprüngliche Blütenformen. Es hat hier wohl nur in Einzelheiten, z. B. durch die Reduktion der Makrosporangien, eine bedeutendere Umbildung stattgefunden.

Gehen wir noch kurz auf einige bedeutsame Argumente ein, die für bzw. gegen eine oder die andere dieser vier Theorien ausgesprochen worden sind.

Die Euanthientheorie in ihrer ursprünglichen Fassung (I) scheidet nach meinem Dafürhalten deshalb aus, weil sie den paläobotanischen Ergebnissen widerspricht. Die Zwitterblüten treten bei den Phanerogamen erst nach den eingeschlechtigen Blüten auf. Zwar hat sich diese Euanthientheorie in ihrer ursprünglichen Fassung gerade auf paläobotanische Ergebnisse (vgl. Arber und Parkin) gestützt, auf die Befunde an zwittrigen *Benettitales*-Blüten. Aber es ist heute wohl allgemeine Überzeugung, daß die *Benettitales* ihre Zwitterblüten als ein selbständiger Zweig der Gymnospermen erworben haben, — zumal ja bei den *Benettitales* auch eingeschlechtige Blüten vorkommen. Ebenso haben sich bei den Angiospermen selbständig Zwitterblüten entwickelt.

Nochmals sei erwähnt, daß sich dies nur auf die Frage nach der allgemeinen Angiospermenphylogenie bezieht. Daß im einzelnen auch einmal wieder Rückschlagsbildungen auftraten, daß in Einzelfällen, z. B. bei *Melandryum rubrum*, Zwitterblüten auf eingeschlechtige Blüten reduziert wurden, ist sozusagen sicher. Wenn Correns (1928, S. 26) die Ausbildung von Zwitterblüten als ein „sicher phylogenetisch ursprüngliches Verhalten“ bezeichnet, so hat er wohl derartige Einzelfälle im Auge²⁾. Auch die weitere Frage, wann der betr. Angio-

1) Oder umgekehrt, daß ein „weiblicher“ Vegetationspunkt zunächst männliche Sporophylle erzeugte.

2) Ferner besaßen natürlich früher einmal, etwa im Pteridophytenstadium, alle Kormophyten als isospore Pflanzen zwittrige Sporangien (vgl. Abb. 228, 1) und damit vielleicht auch

spermenahn das Merkmal der Zwitterblütigkeit erworben hat, ob dies schon beim gemeinsamen Ahn aller Angiospermen oder erst beim Ahn einer bzw. mehrerer Gruppen der Fall war, also die monophyletische oder polyphyletische Entstehung der Zwitterblüte, können wir erst später erörtern.

Nächst der Euanthientheorie in ihrer ursprünglichen Fassung zählt zweifellos die Wettsteinsche Pseudanthientheorie (II) am meisten Anhänger. Wenn wir sie hier kritisch besprechen, und der soeben vertretenen „modifizierten Euanthientheorie“ gegenüberstellen, so bezieht sich der Vergleich natürlich nur auf den 1. Teil von Wettsteins Theorie, auf die Umwandlung einer eingeschlechtigen Blüte vom *Gnetales*-Habitus in eine eingeschlechtige Blüte vom Apetalenhabitus. Denn der 2. Teil der Wettsteinschen Pseudanthientheorie deckt sich ja mit der modifizierten Euanthientheorie.

Bei sehr vielen Phylogenetikern herrscht die Überzeugung, daß es nicht leicht verständlich ist, weshalb man — der Wettsteinschen Auffassung entsprechend — zu so komplizierten Hilfsannahmen, wie der spurlosen Umwandlung eines Blütenstandes in eine Blüte greifen muß, wenn das Endstadium (die Apetalenblüte) im Prinzip dem Ausgangsstadium (der *Gnetales*-Blüte) gleicht. Wettstein selbst unterstreicht die große Übereinstimmung zwischen Ausgangs- und Endstadium, indem er gelegentlich beide miteinander vertauscht. So benutzt er auch ausnahmsweise als Ausgangspunkt für die Pseudanthienableitung (1924, S. 530) nicht die eingeschlechtige Gymnospermenblüte, sondern eine schon eingeschlechtige Apetalenblüte (*Casuarina*, also das sonstige Endglied seiner Reihe).

Wettstein legt sicher mit Recht großen Wert darauf, daß eine solche Umwandlung ökologisch verständlich sein muß. Ich muß gestehen, daß mir eine komplizierte Umwandlung, bei der das Endglied dem Ausgangsglied gleicht, ökologisch nicht ganz verständlich ist. Wenn wir die Gesamtheit der mikrosporenbildenden Organe an einem Gymnospermenindividuum (etwa *Ephedra*) und an einer windblütigen Angiosperme (etwa *Corylus*) miteinander vergleichen, ist ja kaum eine Reduktion eingetreten. Nochmals sei jedoch betont, daß von dieser Kritik eines Punktes der große Grundgedanke Wettsteins (die Ableitung der Zwitterblüte von einer eingeschlechtigen Blüte) unberührt bleibt. Diesen äußerst wertvollen Grundgedanken halte ich für unbedingt richtig.

Die Pseudanthientheorie Karstens (III) vermeidet die Annahme der Umwandlung einer eingeschlechtigen Blüte in eine eingeschlechtige. Nach ihr führt schon der erste Schritt (Abb. 228 B 3) zur Zwitterblüte. Dafür, daß etwas Ähnliches tatsächlich vorkommt, kann ja Karsten auf die Cyathien der Euphorbien verweisen. Auch die ökologischen Argumente Wettsteins, insbesondere sein Vergleich mit den insektenbestäubten Zwitterblütenständen von *Ephedra fragilis* var. *campylopoda*, führen m. E. viel mehr zum Grundgedanken der Karstenschen Annahme. Wenn man schon eine Pseudanthientheorie vertritt, scheint es mir viel näher zu liegen (was übrigens auch Wettstein gelegentlich durchblicken läßt), daß die eigentliche Pseudanthienbildung direkt zur Zwitterblüte führt.

Zwei Schwierigkeiten bleiben jedoch auch für die Karstensche Auffassung bestehen. Einmal muß Karsten sämtliche eingeschlechtigen Apetalenblüten in Übereinstimmung mit Halliers Euanthientheorie als Rückschlagsbildungen zur eingeschlechtigkeit erklären. Dem widersprechen aber die derzeit bekannten paläontologischen Daten, insbesondere das Dominieren der Apetalen in der Kreide.

Außerdem erwachsen beiden Pseudanthientheorien (wenigstens in der Form, in der sie heute vorliegen) Schwierigkeiten aus der

schon einmal zwittrige Blüten. Für unsere obige Frage handelt es sich aber um etwas ganz Anderes. Hier handelt es sich um die Blütengestaltung nach Erwerbung der Heterosporie bzw. Gymnospermie. Wir fragen hier, ob bei den Ahnen der Angiospermen die bereits eingeschlechtigt determinierten Sporophylle zunächst zu eingeschlechtigen oder zu zwittrigen Blüten zusammentraten. Auch das Problem der Geschlechtsbestimmung ganzer Individuen (s. oben S. 328) ist von der hier erörterten Zwitterblütenfrage weitgehend unabhängig.

Plazentierung der Makrosporangien.

Auf diese Schwierigkeiten hat u. a. Goebel (1923, S. 1614)¹⁾ aufmerksam gemacht. Wir haben heute bei den Angiospermen-Fruchtknoten drei Hauptformen der Plazentierung:

1. die marginale Plazentierung, d. h. die Sporangien sitzen deutlich an Rändern von Makrosporphyllen. Diese häufigste Plazentierungsform kann in drei Unterformen auftreten:

- a) marginal-apokarp (Abb. 231 a); je ein Makrosporphyll verwächst in sich zu einem („monomeren“) Fruchtknoten,
 b) marginal-parietal (Abb. 231 b) } mehrere Makrosporphylle verwachsen
 c) zentralwinkelständig (Abb. 231 e) } mit ihren Rändern verschieden weit
 („dimerer, trimerer“ usw. Fruchtknoten);

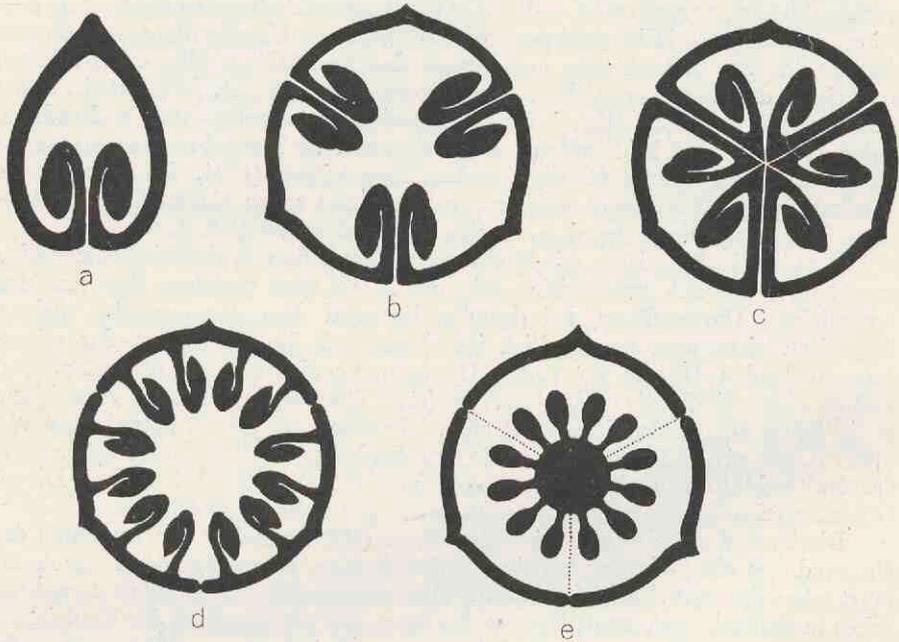


Abb. 231.

a—e die Haupttypen der Angiospermenfruchtknoten im Querschnitt (Original).

a—c = marginal.

d = laminale.

e = zentrale.

Weitere Erläuterungen s. Text.

2. die laminale Plazentierung, d. h. die Sporangien sitzen mindestens teilweise auf der Fläche der Makrosporphylle (Abb. 231 d);

3. die zentrale Plazentierung, d. h. die Sporangien haben überhaupt keine direkte Beziehung zu den Makrosporphyllen, sondern sie sitzen einer zentralen Säule bzw. unmittelbar der Blütenachse auf. (Abb. 231 e).

Im Rahmen unserer gesamten hier dargelegten phylogenetischen Anschauung ergibt sich die marginale Plazentierung ohne Schwierigkeit als die ursprünglichste Form (vgl. S. 231 u. Abb. 159). Von ihr lassen sich auch sehr leicht die beiden anderen Formen ableiten. Die laminale Plazentierung ist uns ja schon

1) Vgl. auch Čelakovský 1876, Velenovský 1910 und Troll 1926, S. 66 ff.

von den Farnen bekannt, bei denen auch sehr häufig die Sporangien vom Blatt-
rand auf die Blattfläche verschoben sind (Abb. 153 u. 154). Die zentrale Plazen-
tierung wiederum ergibt sich leicht aus der zentralwinkelständigen durch Wegfall
der Scheidewände (Ränder der Makrosporophylle). In diesen Scheidewänden
verlaufen, gewissermaßen „um die Ecke“, die Leitbündel der Makrosporophylle,
welche die Makrosporangien versorgen; bei der zentralen Plazentierung gewinnen
dann die Makrosporangien einen mehr direkten Anschluß an das allgemeine Leit-
bündelsystem der Blüte. Die Caryophyllaceen zeigen sehr schöne Übergangs-
stadien (z. B. *Silene inflata*): oben Zentralplazenta, unten zentralwinkelständige
Plazenta.

Diese verhältnismäßig gut durchschaubaren und vielfach (z. B. durch
Goebel) vertretenen Zusammenhänge lehnen nun die Vertreter der Pseudanthien-
theorie ab. Sie halten die Zentralplazenta für die ursprünglichste Form. Die
Fruchtknotenwandung soll als sekundäre Umwallung¹⁾ zu den, ursprünglich der
Blütenachse selbst inserierten Sporangien hinzugekommen sein. Die Begründung
für diese nicht einfache Annahme ergibt sich aus der Plazentierung der Makro-
sporangien bei jenen Gymnospermen, die den Ausgangstyp für die Pseudanthien-
theorien zeigen. Beispielsweise *Gnetum* (vgl. Abb. 229 A) hat Makrosporangien,
welche bereits der Blütenstandsachse [bzw. nach Karsten²⁾ der künftigen Blüten-
achse] unmittelbar aufsitzen, wie bei der zentralen Plazentierung. Es ist aber
m. E. physiologisch unverständlich, daß aus einer derartigen zentralen Plazentierung,
die eine direkte Nahrungsversorgung der Makrosporangien erlaubt, eine so komplizierte
Plazentierung, wie die zentralwinkelständige wird. Der umgekehrte Weg,
die Verwandlung der zentralwinkelständigen Plazentierung in die zentrale Plaz-
entierung, leuchtet dagegen physiologisch eher ein.

Die Euanthientheorie in ihrer modifizierten Form (IV) scheint
mir weiter durch die modernen Auffassungen über die Sexualität (vgl. z. B.
Correns 1928) gestützt. Die Zwitterblüte entsteht ja nach der von mir modi-
fizierten Euanthientheorie dadurch, daß der Vegetationspunkt einer zunächst
männlichen Blüte sexuell umdeterminiert wird (s. oben S. 327). Solch eine
Umdeterminierung tritt z. B. anomalerweise gelegentlich bei den Koniferen auf
(vgl. Abb. 218 und S. 303). Auch bei sonst rein eingeschlechtigen Angiospermen-
blüten (z. B. bei *Salix*) sind derartige „Mißbildungen“ durchaus häufig (vgl. z. B.
Penzig). Wir brauchen das keineswegs als Rückschlagsbildungen auf eine ur-
sprünglich zwittrige Blüte aufzufassen, denn entsprechend den oben erwähnten
modernen Sexualitätsanschauungen besitzen selbst eindeutig determinierte
Geschlechtsorgane die „Potenzen“ des anderen Geschlechts. Es ist darum
keineswegs eine komplizierte Annahme, daß infolge einer Mutation der
Vegetationspunkt der Blüte seinen sexuellen Charakter von männlich nach
weiblich wechselt.

Die modifizierte Euanthientheorie scheint mir also wegen der geringen Hilfs-
annahmen, deren sie bedarf, und wegen ihrer guten Übereinstimmung mit den paläo-
botanischen und allgemein phylogenetischen bzw. physiologischen Befunden von
allen bestehenden Theorien am besten begründet.

b) Die Blütenhülle.

Ein im Prinzip ähnliches Problem wie bei der sexuellen Determinierung
der Sporophylle liegt vor bei der Determinierung der Blütenhüllblätter zu
ihrem heutigen Charakter als Kelchblätter, Kronblätter usw. Vielleicht
kommen wir auch hier einer Lösung näher, wenn wir in ähnlicher Weise
wie oben beim Problem der Zwitterblütenbildung die Resultate der ent-

1) Oder jedenfalls als ein von den Sporangien ursprünglich unabhängiges Gebilde.

2) Vgl. oben S. 312.

wicklungs-physiologischen und der phylogenetischen Forschung zu vereinigen suchen.

Es ist ja wohl kein Zweifel, daß die Hilfsorgane der heutigen vollständigen Angiospermenblüte, die oft so prächtigen Blumenblätter und die, die Knospen schützenden, Kelchblätter verhältnismäßig junge phylogenetische Erwerbungen sind; Organe, die sich in ihrer heutigen Form erst Hand in Hand mit der Insektenbestäubung herausgebildet haben. Ein Blüten-Vegetationspunkt bei den Angiospermenahnen hat zweifellos an den Stellen, an denen heute Kelch- und Kronblätter entstehen, andersartige, blattähnliche Telomstände ausgegliedert. Der erwähnte Streitpunkt ist nun die Frage, ob diese ursprünglichen Telomstände vegetative Laubblätter oder Sporophylle waren. Oder mit anderen Worten, es ist umstritten, ob die Blütenhüllen „metamorphosierte Laubblätter“ oder „metamorphosierte Sporophylle“ sind.

Für die Annahme, daß die Kronblätter metamorphosierte Kelchblätter (und damit eigentlich Laubblätter) seien, traten u. a. ein: Prantl und Glück (1919); während insbesondere A. P. De Candolle, Čelakovský, Goebel (1923) und W. Troll (1927 und 1928) in ihnen metamorphosierte Mikrosporophylle sahen.

Eine solche Frage hat aber doch wohl nur dann einen phylogenetischen Sinn, wenn man annimmt, daß die Angiospermenahnen, bei denen sich diese Gliederung in Kelch- und Kronblätter ausbildete, bereits Blüten besaßen mit streng determinierter Organzahl und mit streng determinierter Stellung dieser Organe an der Blütenachse. Dies ist mir aber mindestens zweifelhaft, ja sogar unwahrscheinlich. Ich vermute umgekehrt für diese Angiospermenahnen eine Blüte mit Seitenorganen in recht unbestimmter Zahl und Stellung (vgl. unten S. 334). Vielleicht gliederten sich schon sehr frühzeitig, als die Blütenorgane noch, wie heute bei den Magnolien (vgl. Abb. 226), in Spiralen in unbestimmter Organzahl saßen, vom Vegetationspunkt Seitenorgane („Phyllome“) einer Übergangsregion ab, Seitenorgane, die zwischen der rein vegetativen Laubblattregion und der rein fertilen Blütenregion vermittelten. Die Blätter dieser Übergangsregion bekamen dann einen eigenen Charakter als Hüllblätter, und später differenzierten sie sich (mindestens bei manchen Angiospermen) als Kelch- und Kronblätter aus.

Entwicklungsphysiologisch betrachtet, spielte sich dabei am Vegetationspunkt folgendes ab: Einmal wurde im Laufe der Phylogenie die ontogene Gestaltungskraft eines Vegetationspunktes immer mannigfaltiger. Diese phylogenetische Abwandlung des Charakters eines Vegetationspunktes gleicht einem Musikwerk, in dem das Thema in immer reicheren Variationen wiederholt wird. Bei den ältesten Angiospermenahnen, die überhaupt eine „Blüte“ entwickelten, wechselte der Vegetationspunkt seinen Charakter nur einmal; nämlich er ging von der Bildung steriler Telomstände (Laubblätter) zur Bildung fertiler Telomstände (Sporophylle) über. Vielleicht war der Übergang gleitend, gemischte Telomstände schalteten sich ein. Nach und nach aber kam es zu einem mehrmaligen (bis sechsmaligen) Wechsel der ontogenetischen Determinierung eines Vegetationspunktes; er determinierte schließlich seine Seitenorgane nacheinander als Laubblätter, Hochblätter, Kelchblätter, Nektarien, Mikrosporophylle und Makrosporophylle.

Weiter veränderte der Vegetationspunkt auch insofern seinen Charakter, als anfangs die Zahl der jeweils gebildeten Seitenorgane nicht starr mit 3, 5, 10 usw. festgelegt war, sondern offenbar von äußeren Umständen, vom mehr oder minder günstigen Gedeihen der betreffenden Pflanze abhängig

war. Das starre Homologisierungsschema der älteren¹⁾ Morphologie ist hier meines Erachtens nur sehr schwer anzuwenden; viel geeigneter scheinen mir die Homoplasievorstellungen, wie sie vor allem Spemann (1915) entwickelt hat, die Vorstellungen, daß aus mehr undifferenzierten Organen die heutigen Gebilde geworden sind. Es ist nach diesen entwicklungsphysiologischen Vorstellungen wohl auch nicht allzu erstaunlich, daß die den Laubblättern benachbarten Blütenorgane, wie die Hochblätter und Kelchblätter, mehr Züge von Laubblättern aufweisen, als die Kronblätter und Nektarien, die in vielem den Sporophyllen ähnlicher sind (Abb. 232). Es ist ferner auch nicht erstaunlich, daß bei Mißbildungen diese Differenzierung wieder verloren gehen kann, daß z. B. „bei Vergrünungen“ alle Blütenorgane laubblattähnlich werden, daß bei

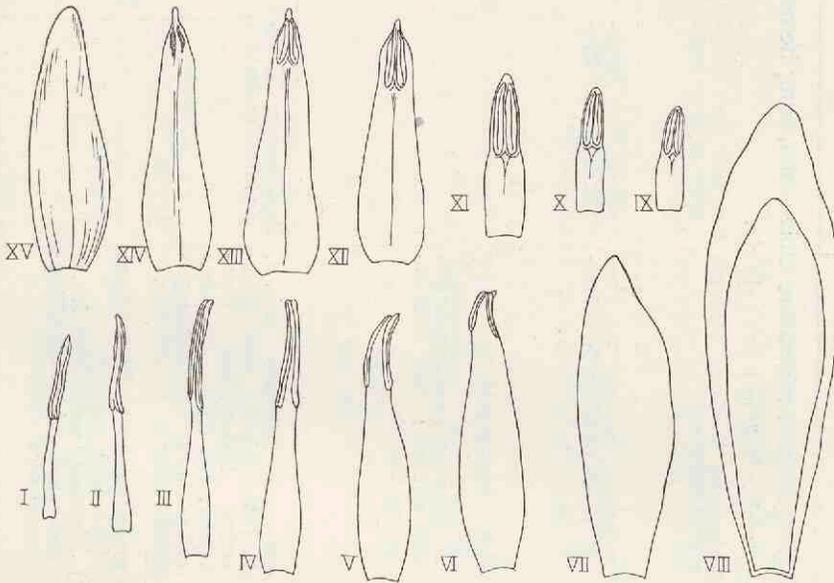


Abb. 232. *Nymphaea alba* L., (I—VIII) und *N. dentata hybr. bot.* (IX—XV).
Übergang der Blumenblätter in Mikrosporophylle.
(Aus Troll, 1927, Abb. 13.)

den „gefüllten“ Blüten die Mikrosporophylle, oder bei anderen Mißbildungen auch die Kelchblätter Kronblattcharakter annehmen usw. Ja sogar in Kelchblättern können sich Sporangien ausbilden (Jaretsky 1928).

Die übrigen Fortpflanzungsmerkmale der Angiospermen können wir hier kürzer besprechen.

Entweder haben wir sie schon früher behandelt, z. B. den Bau der Mikrosporophylle (S. 232) und den Bau des Makrosporangiums (Samenanlage), insbesondere die Sporenkeimung zum 8kernigen „Embryosack“ (S. 235).

Oder die Zusammenstellung der Tabelle S. 334 ff. dürfte zu einem Überblick über die betreffende phylogenetische Abwandlung genügen, da es sich ja um Dinge handelt, die jede allgemeine botanische Morphologie ausführlich darstellt.

1) Goethe selbst war hier schon seiner Zeit voraus, vgl. die „Metamorphose der Pflanzen“, Kap. 120.

Phylogenie der Angiospermenmerkmale.

| Primitive Merkmale | Beispiele f. heutg. Vorkommen | Abgeleitete Merkmale | Beispiele f. heutg. Vorkommen | Begründung |
|--|---|---|--|--|
| A. Merkmale, über deren Phylogenie fast allgemeine Übereinstimmung herrscht: | | | | |
| a) Allgemeine Blütenmorphologie. | | | | |
| 1. Spiralstellung (azyklische Stellung) der Blütenorgane (gilt auch für vegetative Organe, s. unten Nr. 16). | <i>Magnoliaceae</i> (Abb. 226) | Quirlstellung (zyklische Stellung) der Blütenorgane | Mehrzahl der Angiospermen, z. B. <i>Caryophyllaceae</i> | Quirlstellung allgemein von Spiralstellung abgeleitet (S. 62). |
| 2. Inkonzanz in der Zahl und symmetrischen Verteilung der Blütenorgane. | <i>Magnoliaceae</i> | Konstanz in der Zahl und symmetrischen Verteilung der Blütenorgane | Mehrzahl der Angiospermen, z. B. <i>Caryophyllaceae</i> | Bei altertümlichen Kormophyten ist die Organzahl in Sporangienständen durchweg inkonzant, es herrscht auch keine streng symmetrische Anordnung. |
| 3. Übergangsgebilde zwischen den verschiednamartigen Blütenorganen vorhanden; Differenzierung gering, oft auch gegenüber den Laubblättern gering. | Bei <i>Nymphaeaceae</i> z. B. Übergangsbildungen regelmäßig zw. Kelch, Kronblättern u. Mikrosporophyllen. Bei <i>Calyceanthaceae</i> und anderen <i>Ranales</i> auch Übergänge zu Laubblättern. | Keine Übergangsbildungen (oder höchstens als Abnormität) zwischen den verschiednamartigen Blütenorganen; ihre Differenzierung deutlich. | <i>Caryophyllaceae</i> | Bei altertümlichen Kormophyten, z. B. Pteridospermen, ist die Sonderung in fertile und sterile Seitenorgane („Sporophylle“, „Trophophylle“ usw.) noch unscharf. |
| 4. Radiäre Blütensymmetrie, d. h. keine Differenzierung der gleichartigen Blütenorgane. | <i>Magnoliaceae</i> , <i>Apetalae</i> | Dorsiventrale Blütensymmetrie, d. h. Differenzierung auch gleichartiger Blütenorgane (Kronblätter, Mikrosporophylle usw.) entsprechend der Blütensymmetrie. | <i>Papilionaceae</i> , <i>Labiales</i> , <i>Orchidaceae</i> | Dorsiventrale Sprosse allgemein von radiären abgeleitet. |
| 5. Nichtverwachsene Blütenorgane: a) In bezug auf gleichartige Blütenorgane nicht verwachsen: für alle Blütenorgane für Kelchblätter für Kronblätter | <i>Magnoliaceae</i> <i>Caryophyllaceae-Aristoloidae</i> , <i>Choripetalae</i> , z. B. <i>Ranales</i> | Verwachsene ¹⁾ Blütenorgane a) „Homogen“ verwachsen, d. h. in bezug auf gleichartige Blütenorgane verwachsen Kelchblätter Kronblätter | <i>Caryophyllaceae-Silenoidae</i> , <i>Sympetalae</i> , z. B. <i>Labiatae</i> | Telome bei altertümlichen Kormophyten nicht verwachsen. Auch Blätter und Sporophylle der altertümlichen Phanerogamen durchweg frei. <i>Sympetalae</i> in Kreide 4-5%; heute 48% (Bessey 1897). |

| | | | | |
|--|---|--|--|--|
| <p>für Mikrosporophylle für Makrosporophylle</p> <p>b) In bezug auf ungleichartige Blütenorgane nicht verwachsen: Kelch- und Kronblätter Kronblätter und Mikrosporophylle</p> <p>c) Mikrosporophylle u. Makrosporophylle; Oberständiger Fruchtknoten</p> | <p>Mehrzahl der Angiospermen <i>Ranales, Rosaceae</i></p> <p><i>Ranales</i> <i>Apetalae</i></p> <p>Die meisten <i>Ranales</i> u. <i>Apetalae</i></p> | <p>Mikrosporophylle α Filament β Sporangien Makrosporophylle</p> <p>b) „Heterogen“ verwachsen, d. h. in bezug auf ungleichartige Blütenorgane verwachsen: Kelch- und Kronblätter Kronblätter und Mikrosporophylle</p> <p>Mikrosporophylle u. Makrosporophylle (usw.): Unterständiger Fruchtknoten</p> | <p><i>Malvaceae</i> <i>Compositae</i> Mehrzahl der Angiospermen, z. B. <i>Apetalae</i></p> <p><i>Rosaceae</i> <i>Primulaceae</i></p> <p><i>Umbelliferae, Compositae, Orchidaceae</i></p> | <p>Detailsichten über die Art der Verwachsung von Makrosporophyllen zum unterständigen Fruchtknoten, vgl. Saunders, Goebel (1923), Mattfeld und W. Troll (1928).</p> |
| <p>6. Wenig gestauchte Blütenachse</p> | <p><i>Magnoliaceae</i> (Abb. 226)</p> | <p>Stark gestauchte Blütenachse</p> | <p>Mehrzahl der Angiospermen, z. B. auch die meisten <i>Apetalae</i></p> | <p>Die wenig gestauchte Blütenachse entspricht noch einigermaßen den wohlentwickelten Internodien ursprünglicher „Blüten“.</p> |
| <p>7. Typische Funktion der Blütenorgane</p> | <p>Mehrzahl der Angiospermen</p> | <p>Blütenorgane rudimentär oder mit abgeleiteter Funktion</p> | <p>In Nektarian veränderte Mikrosporophylle bei <i>Ranunculaceae</i></p> | <p>Begründung überflüssig.</p> |
| <p>8. Einrichtung für Windbestäubung</p> | <p><i>Apetalae</i></p> | <p>Einrichtung für Insektenbestäubung</p> | <p><i>Ranales</i></p> | <p>Insektenbestäubung erst ab Jura nachgewiesen, früher auch keine für die Bestäubung geeigneten Insekten (S. 321).</p> |
| <p>9. Zahlreiche Makrosporangien</p> | <p><i>Scrophulariaceae</i>; viele <i>Ranales</i></p> | <p>b) Spezielle Sporophyllmerkmale. Wenige Makrosporangien</p> | <p><i>Labiatae</i>; viele <i>Apetalae</i>, z. B. <i>Fagales</i></p> | <p>Sporangien in den Sporangienständen allertümlicher Phanerogamen zahlreich.</p> |
| <p>10. Atrope Makrosporangien</p> | <p><i>Polygonaceae</i></p> | <p>Anatropische bzw. kampylotrope Makrosporangien</p> | <p><i>Fagales, Labiatae</i> (Abb. 234)</p> | <p>Atrope Sporangien bei den allertümlichen Komophyten allgemein.</p> |
| <p>11. Im Makrosporangium vielzelliges Archespor, d. h. mehrere Makrosporenmutterzellen (Abb. 235)</p> | <p><i>Casuarinaceae, Betulaceae, Fagaceae, Juglandaceae</i> und andere „<i>Amentiferae</i>“, <i>Nymphaeaceae</i>, verschiedene <i>Ranunculaceae, Compositae</i></p> | <p>Einzelliges Archespor, d. h. eine einzige Makrosporenmutterzelle</p> | <p>Die meisten <i>Ranales</i></p> | <p>Archespor bei ursprünglichen Komophyten vielzellig.</p> |

1) Siehe S. 371 (Verwachsungen).

| Primitive Merkmale | Beispiele f. heutg. Vorkommen | Abgeleitete Merkmale | Beispiele f. heutg. Vorkommen | Begründung |
|---|---|---|--|--|
| 12. Alle Blüten gleich | c) Blütenstandsmorphologie. | | | |
| 13. Blüten eines Blütenstandes in Rispe mit spiralig angeordneten Seitenverzweigungen | Mehrzahl der Angiospermen <i>Ranunculaceae</i> | Differenzierung der Einzelblüten Blütenstände von komplizierter Anordnung, wie Dolden, Köpfchen usw. | <i>Compositae</i> , z. B. <i>Chrysanthemum</i> <i>Umbelliferae</i> <i>Compositae</i> | Begründung überflüssig. |
| 14. Zwei Keimblätter | Mehrzahl der Dikotylen | d) Vegetative Merkmale. Ein Keimblatt | Mehrzahl der Monokotylen | Spiralige Verzweigung mit selbständigen Stielen der Zweige bei den altertümlichen Pteropsiden (soweit keine Dichotomie vorhanden) allgemein. (Vgl. insbesondere auch Pilger). |
| 15. Immergrünes Laub | Viele <i>Magnoliaceae</i> , vor allem Angiospermen der Tropen | Sommergrünes Laub | Vorzugsweise in gemäßigten Klimaten | Bei den Monokotylen offensichtliche Reduktionsbildungen eines 2. Keimblattes (vgl. Coulter und Land). |
| 16. S. oben unter 1 | | | | Läßt sich z. B. bei <i>Quercus</i> paläobotanisch belegen. |
| 17. Nur Tracheiden | <i>Magnoliaceae</i> (Abb. 236) | Außer Tracheiden auch Gefäße | Mehrzahl der Angiospermen, auch <i>Apetalae</i> | Altertümliche Kormophyten (incl. Phanerogamen) allgemein Tracheiden. |

B. Merkmale, deren Phylogenie zwar umstritten, aber meines Erachtens aus der Gesamtphylogenie doch eindeutig ersichtlich ist:

| | | | | |
|---|--|---|--|---|
| 18. Eingeschlechtige Blüten | <i>Casuarinaceae</i> u. viele andere <i>Apetalae</i> | Zwitterblüten | <i>Magnoliaceae</i> | (S. oben S. 326 ff.) |
| 19. Zahlreiche gleichartige Blütenorgane in einer Blüte | <i>Magnoliaceae</i> (u. andere <i>Ranales</i>) | Wenige gleichartige Blütenorgane in einer Blüte | Viele <i>Apetalae</i> | Sporophylle bei altertümlichen Kormophyten meist zahlreich. |
| 20. „Marginale“ Plazentierung der Makrosporangien | <i>Ranales</i> , <i>Apetalae</i> | Zentrale Plazentierung der Makrosporangien | <i>Caryophyllaceae</i> <i>Primulaceae</i> | (S. oben S. 330). |

| | | | | |
|---|---|--|--|---|
| 21. Leitbündel in den Integumenten der Makrosporangien | <i>Casuarinaceae, Betulaceae, Juglandaceae</i> u. a. <i>Apetalae, Magnoliaceae, Rhamnaceae, Euphorbiaceae</i> | Keine Leitbündel in den Integumenten | Mehrzahl der heutigen Angiospermen, insbesondere <i>Sympetalae</i> | Leitbündel in den Integumenten paläozoischer Makrosporangien stark entwickelt. |
| 22. Dorfwandiger, vielzelliger Nucleus („eusporangiat“ nach Warming) | Fast alle <i>Apetalae, Choripetalae</i> und <i>Monocotyledoneae</i> | Dünnwandiger, wenigzelliger Nucleus („leptosporangiat“ nach Warming) | <i>Sympetalae</i> (Ausnahme z. B. <i>Convolvulaceae</i>) | Bei Kormophyten sind allgemein die leptosporangiaten Sporangien abgeleitet. |
| 23. Chalazogamie bzw. Aporegamie (Abb. 237 B) | <i>Casuarinaceae</i> u. andere <i>Apetalae</i> | Poregamie (Abb. 237 C) | Mehrzahl der Angiospermen, auch <i>Ranunculales</i> | Bei den pollenschlauchbefruchteten Gymnospermen bleibt der Pollenschlauch ständig im Makrosporangiengeewebe, wie bei der Chalazogamie. |
| 24. Skerniger Embryosack, aus einer Makrospore nach der Reduktionsteilung hervorgegangen (Abb. 237) | Mehrzahl der Angiospermen | Abweichungen vom Skernigen Embryosacktyp: 16kerniger Embryosack, vierkerniger Embryosack aus einer Makrosporenmutterzelle | Manche <i>Euphorbiaceen</i> <i>Plumbagella</i> | Gesamtphylogenie der Kormophyten (vgl. Schnarf, 1929). Der Skernige Embryosack mit vorausgehender Reduktionsteilung benötigt die meisten (5) Teilungsschritte der Kerne. |
| 25. Im reifen Samen noch viel Endosperm, aber ein kleiner Embryo | Viele <i>Ranales</i> und <i>Monokotylen</i> | Im reifen Samen kein Endosperm mehr und ein relativ großer Embryo | Mehrzahl der Dikotylen | Gesamtphylogenie der Kormophyten. |
| 26. Bäume | <i>Magnoliaceae</i> , die meisten <i>Apetalae</i> | Kräuter | <i>Ranunculaceae, Compositae, Primulaceae</i> , Mehrzahl der <i>Monocotyledoneae</i> . | Stelenbau auch bei krautigen Dikotylen mit sekundärem Dickenwachstum bzw. Kambium. Älteste Kreidephanerogamen ausschließl. Holzgewächse, erst seit mittl. Kreide vereinzelt krautige Vertreter, deren Zahl in mittl. Kreide anschwillt (Sinnott u. Bailey 1914). Holzpflanzen dominieren in den Tropen, nehmen gegen die Pole ganz erheblich ab; der krautige Wuchs ist eine offensichtliche Anpassung an die Winterfröste. |

c) Vegetative Merkmale.

Wir wollen hier nur einige Merkmale herausgreifen: die Phylogenie des Baumstammes und des Angiospermenblattes.

1. Baumstamm!

Die Baumgestalt ermöglicht es der Pflanze, ihre Krone, d. h. den Träger der assimilierenden Laubblätter und der Fortpflanzungsorgane, ohne fremde Unterstützung hoch in der Luft auszubreiten. Dadurch werden an den Baumstamm große mechanische Ansprüche gestellt, die er bei den einzelnen Pflanzen-

gruppen auf sehr verschiedenen Wegen befriedigt.

Als 1.) **Stamm-typ** finden wir den **Holzstamm** auch bei den Dikotylen in ähnlicher Weise entwickelt wie bei den Koniferen und Ginkgophyten, d. h. die Hauptmasse des Stammes wird hier durch das Holz gebildet. Das Holz wächst vermittels Kambium durch Sekundärholz in dem Maße, wie der Stamm in die Höhe wächst, und wie sich die Krone mehr und mehr entfaltet. Wie schon erwähnt, ist eine Siphonostele bzw. Eustele mit kreisförmiger Anordnung der Leitbündel die Voraussetzung für ein „normales“ Kambium bzw. Sekundärholz. So herrscht bei den Dikotylen die Eustele. Der Dikotylenstamm zeigt aber

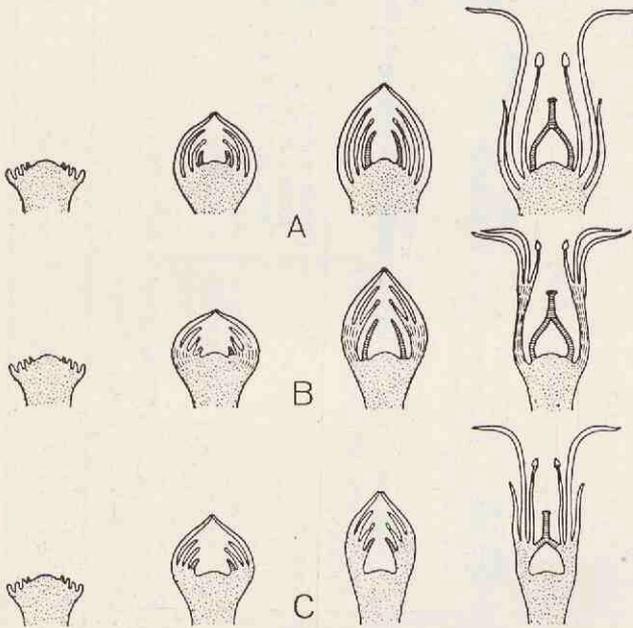


Abb. 233.

Ontogenetischer Verlauf der Verwachsung von Blütenorganen.

A keine Verwachsung gleichartiger Blütenorgane (= „hypogyne“ Blüte).

B Verwachsung von Blütenhüllen und Mikrosporangien (= „perigyne“ Blüte).

C Ähnliche Verwachsung wie in B, aber einschließlich der Makrosporangien („epigyne“) Blüte.

Etwas schematisiert.

(Aus Coulter und Chamberlain, 1904, Abb. 1.)

einige Eigentümlichkeiten gegenüber dem Koniferenstamm. Einmal ist sein Holzkörper nicht nur aus Tracheiden, sondern meist auch aus Gefäßen und Holzfasern zusammengesetzt. Interessanterweise haben allerdings einige Magnoliaceen nur Tracheiden (Abb. 236). Während ferner bei den Koniferen fast immer die primäre Hauptachse der Pflanze als Monopodium den Stamm bildet (Ausnahme: *Taxodium distichum*) ist der Dikotylenstamm in der Regel

1) Die Reihenfolge der Stammtypen bedeutet keineswegs eine phylogenetische Reihe. Vielmehr handelt es sich hier offenbar meist um Parallelbildungen.

ein Sympodium, d. h. die Hauptachse stellt ihr Wachstum jeweils ein und wird verlängert durch einen seitlich hervorbrechenden Achselsproß, der sich im Laufe der Zeit in die Verlängerung der Hauptachse einstellt.

Die Monokotylen haben keine Eustele, sondern fast durchweg eine Ataktostele. Infolgedessen ist bei ihnen die Ausbildung eines normalen Kambiums und normalen Sekundärholzes unmöglich¹⁾. Die verhältnismäßig seltenen Monokotylenbäume sind aber in anderer Weise (vgl. die Stammtypen 2—4 und 7) zu Baumstämmen gekommen. Diese Stammtypen stellen keineswegs dem Holzstamm gleichwertige Höchstleistungen dar. Weder an Stammhöhe noch an Massenentfaltung der Krone können sich die Monokotylenbäume mit den Koniferen- und Dikotylenbäumen messen. Man kann sagen, daß es einigen Monokotylengruppen gelungen ist, ein Baum zu werden. Kurz, als Urform der meisten Dikotylen darf man wohl die Baumgestalt annehmen, dagegen ist wahrscheinlich die Urform der Monokotylen ein Kraut gewesen (vgl. unten S. 347).

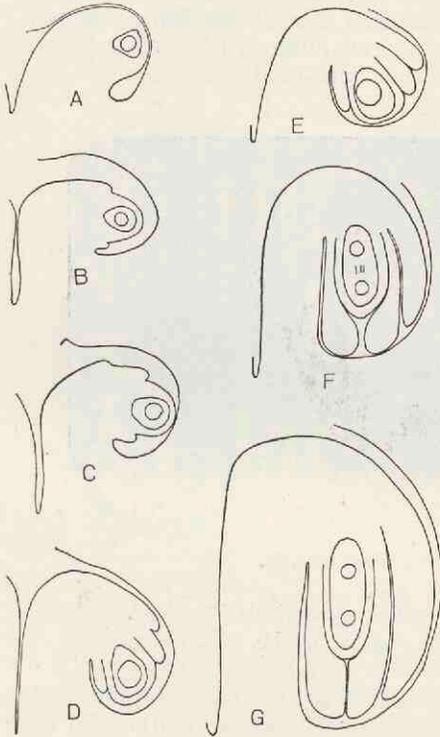


Abb. 234. *Lilium philadelphicum* L.
Ontogenetische Entwicklung eines anatropen Makrosporangiums mit 2 Integumenten (G) aus einem nahezu atropen Makrosporangium ohne Integument (A).
(Aus Coulter und Chamberlain, 1904, Abb. 21.)

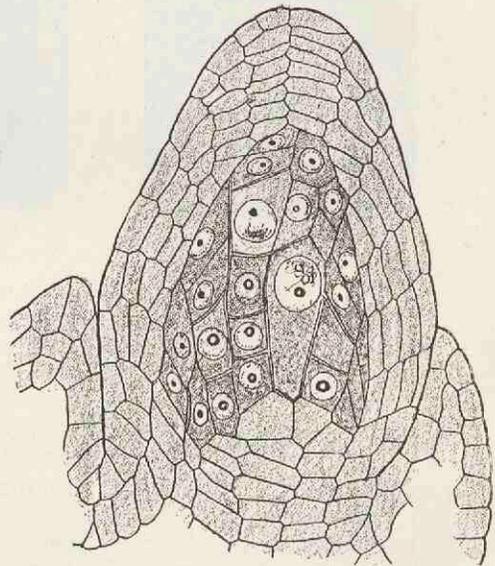


Abb. 235. *Alchemilla alpina* L.
Makrosporangium mit vielzelligem Archespor, d. h. mehreren Makrosporenmutterzellen.
(Aus Goebel, 1923, Fig. 1596, III.)

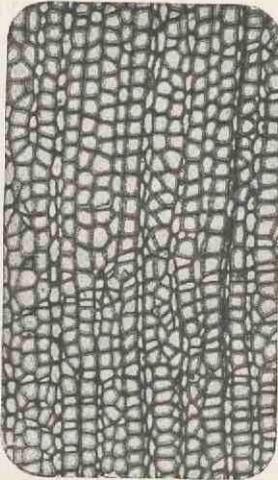
2. Stammtyp: der Dracaena-Stamm. Hier haben wir ein sekundäres Dickenwachstum, im Prinzip wie bei den Dikotylen durch ein kreisförmiges Kambium. Da aber die Leitbündel entsprechend der Ataktostele durch den ganzen Stamm verteilt sind, kann sich das Kambium nicht zwischen Siebteil und Holzteil ausbilden, sondern es entsteht außerhalb der bestehenden Leit-

1) Schwache Kambiumtätigkeit innerhalb der Leitbündel ist übrigens auch bei Monokotylen beobachtet worden (vgl. Arber, 1918).

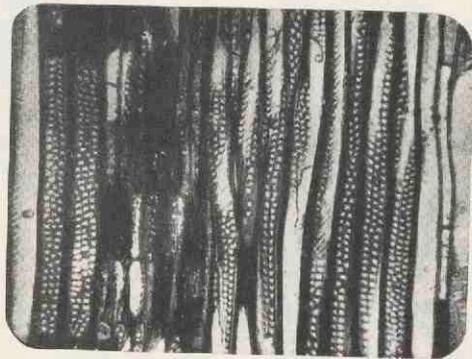
bündel und fügt jeweils vollständige, „geschlossene“ Leitbündel der Stele außen zu. Man hat sogar schon gelegentlich Jahresringe bei der Bildung eines solchen Monokotylenstammes beobachtet (Chamberlain 1921).

3. Stammtyp: der Palmenstamm. Er hat kein irgendwie in Frage kommendes Dickenwachstum. Natürlich ist die Stammachse an der Keimpflanze anfangs sehr dünn. Der Stamm bleibt hier zunächst sehr kurz und der Vegetationspunkt wächst fast nur in die Breite. Die ganze Pflanze bildet daher nur unmittelbar über dem Erdboden ihre Blattrosette aus. Erst wenn der Vegetationspunkt seine endgültige Breite erreicht hat, beginnt das Längenwachstum zum (nun immer ungefähr gleich schlank bleibenden) Palmenstamm.

Interessant ist eine kleine Modifikation bei der *Sabal*-Palme. Hier kriecht der junge Stamm, während er zur endgültigen Dicke heranwächst, wie ein Rhizom horizontal am Boden.



A



B

Abb. 236. Tracheiden der Magnoliaceen.

A = *Drimys colorata* Raoul. Sekundärholz, quer.

B = *Drimys Winteri* Forst. Sekundärholz, längs, araucarioide Tüpfelung.

(Aus Bailey und Thompson, 1918, Taf. XVI, Abb. 3 u. 7.)

4. Stammtyp: der Pandanus-Stamm. Wie beim Palmenstamm fehlt sekundäres Dickenwachstum. Je älter der Baum wird, um so breiter wird der Vegetationspunkt, um so dicker also der Stamm. Zum Unterschied gegenüber dem Palmenstamm wird bei *Pandanus* aber der Stamm auch während dieser Verbreiterung schon erheblich länger. Er wächst mehrere Meter über den Boden empor. Auf einem spitzen, am Boden befindlichen Ende stützt sich also hier ein ziemlich beträchtlicher, nach oben sich verbreiternder Stamm. Das wäre an und für sich natürlich eine mechanisch und physiologisch unmögliche Konstruktion, wenn nicht durch zahlreiche, hinzukommende („adventive“) Luftwurzeln der Stamm immer aufs neue gestützt würde und die Krone immer neue Bahnen der Wasser- und Nahrungszufuhr erhielte.

Es ist vom allgemein phylogenetischen Standpunkt aus besonders interessant, daß gerade bei den Monokotylen mit ihrem recht unvollkommenen Stamm die Bautypen am mannigfaltigsten sind.

Der Vollständigkeit halber wollen wir auch die wichtigsten übrigen Stammtypen hier erwähnen, obwohl sie bei den Angiospermen selbst kaum entwickelt sind. Es sind das:

5. Stammtyp: der Rindenstamm. Vertreten z. B. bei den Lepidophyten. Das sekundäre Dickenwachstum spielt sich vorzugsweise in der Rinde ab, die sowohl in mechanischer Hinsicht, wie als Organ der Wasserversorgung Funktionen des Holzes bei den heutigen Holzstämmen übernommen hat. Auch ein noch recht unsicher bekanntes Farnstämmchen, *Knorripteris* Hörich (*Adelophyton* Bertrand) aus dem Muschelkalk, ist ähnlich gebaut.

6. Stammtyp: der Blatt-Wurzelstamm. Der Stamm besteht entweder aus vielen dünnen Stämmchen und Blattstielen, die durch Wurzeln miteinander zu einem „Scheinstamm“ verflochten werden (so bei heute ausgestorbenen Baumfarnen wie *Clepsydropsis australis*, vgl. S. 192); oder die Basis der Blattstiele, die Blattfüße, verstärken einen meist recht schwachen

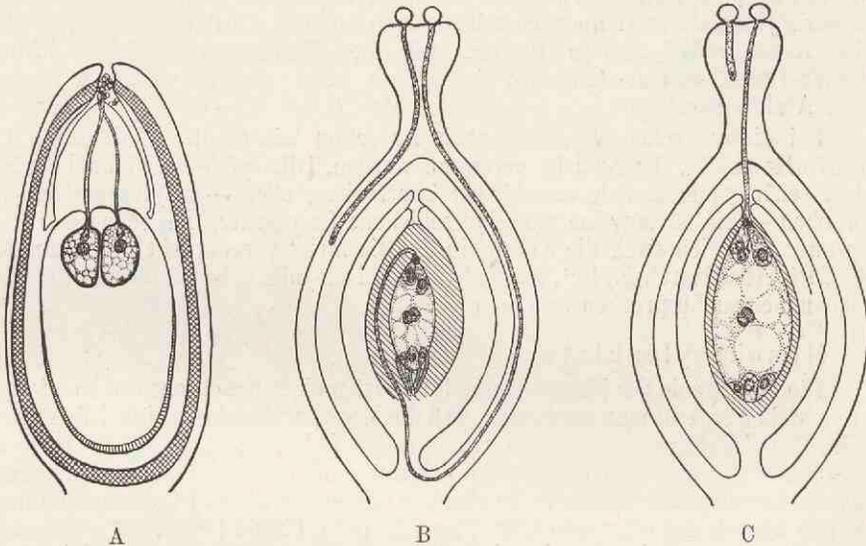


Abb. 237. Pollenschlauchbefruchtung.

- A bei einer Konifere;
 B bei einer Angiosperme (Chalazogamie);
 C bei einer Angiosperme (Porogamie).
 (Aus Jeffrey, 1925, Abb. 169—171.)

primären Stamm, an den sie sich anschmiegen. Auch hier flechten sich meist Wurzeln zwischen die Blattfüße. Insbesondere die Baumfarne (vgl. z. B. S. 207 und 216) haben derartige Blattwurzelstämme.

Eine eigentümliche Kombination von Holz- und Rindenstämmen besitzen die Calamiten in ihren Markstämmen (vgl. S. 168). Es ist das ein

7. Stammtyp: der Röhrenstamm, der seiner mechanischen Konstruktion nach auch bei Gramineen (z. B. Bambusen) ausgebildet ist. Das Mark wird hier in älteren Stämmen meist zerstört, es bildet sich die „Markhöhle“.

2. Die Laubblätter.

Auch in der Blattgestaltung besteht bekanntlich ein großer Gegensatz zwischen Monokotylen und Dikotylen. Die Unterschiede betreffen einerseits die äußere Blattgestalt (vgl. insbesondere die ausführliche Zusammenstellung von Seybold) und andererseits die innere Anatomie, nämlich sowohl den Ver-

lauf der Leitbündel im Blatt wie ihren anatomischen Aufbau. Das Monokotylenblatt ist fast immer ungeteilt, mit glatten, mehr oder minder parallelen Seitenrändern, so wie beim Lilienblatt. Das Dikotylenblatt ist sehr häufig stark unterteilt, im Prinzip wie die meisten Farnblätter, oder es besitzt doch mindestens einen irgendwie eingeschnittenen oder eingekerbten Rand.

Das Leitbündelnetz („Aderung“) eines Dikotylenblattes ist aufgebaut auf eine mehr oder minder abgewandelte Fiederaderung. Im Monokotylenblatt laufen die Leitbündel im großen und ganzen parallel. Das Dikotylenblatt hat im allgemeinen einen deutlich dorsiventralen Bau; namentlich in der Blattfläche ist meist Ober- und Unterseite deutlich verschieden: auf der Oberseite befindet sich Palisadenparenchym, auf der Unterseite Schwammparenchym, die Leitbündel bilden nur auf der Oberseite Holzteil und auf der Unterseite Siebteil aus, Spaltöffnungen sitzen vorzugsweise auf der Unterseite usw. Das Monokotylenblatt zeigt im allgemeinen einen mehr radiären Bau. Ja, es gibt hier sogar völlig radiäre Blätter, wie die „Rundblätter“ vieler *Allium*- (Lauch-) und *Juncus*- (Binsen-) Arten, mit einer ziemlich radiären Eustele bzw. Ataktostele.

Bei dieser großen Verschiedenheit ist schon wiederholt, z. B. durch De Candolle (1827), die Ansicht vertreten worden, Dikotylen- und Monokotylenblatt seien grundsätzlich verschieden konstruiert, oder — phylogenetisch gesprochen — sie hätten eine völlig verschiedene Geschichte. Ich teile diese Auffassung, wenn ich auch die Form, in der sie meist vorgebracht wird, nämlich als „Phyllodientheorie“, für phylogenetisch nicht begründet halte, wie noch näher zu besprechen sein wird.

Monokotylenblatt.

Die Phylogenie des Monokotylenblattes ist meines Erachtens am leichtesten zu verstehen, wenn man annimmt, daß die Monokotylenblätter einheitlich ungeteilte Rundblätter wie die Binsen gehabt haben (Abb. 238 a). Die Abflachung zu „typischen“, d. h. flächigen Blättern erfolgte dann bei den Monokotylen bemerkenswerterweise nicht immer in der gleichen Ebene wie bei den Dikotylen, sondern, ähnlich wie wir das oben schon für *Tmesipteris* (S. 120 und Abb. 52) erwähnten, senkrecht dazu. Beispielsweise sind die „reitenden“¹⁾ Blätter von *Iris* abgeflacht in der (der Blattachse und zugehörigen Sproßachse gemeinsamen) Verzweigungsebene, während ja das Dikotylenblatt und viele andere Monokotylenblätter (wie die Grasblätter) in einer Ebene senkrecht dazu flächig geworden sind. Sehr oft ist dabei die äußerste Spitze noch völlig radiär (vgl. Goebel 1928, S. 371 ff). Bei „reitenden“ Blättern fehlt die Dorsiventralität in der Regel ganz, auch sonst ist sie meist schwächer erkennbar. Die ursprüngliche radiäre Symmetrie des Blattes ist z. B. bei den Monokotylen in der Anatomie häufig besser gewahrt als bei den Dikotylen. Ähnlich wie beim anatomisch-radiären Schuppenkomplex der Koniferen (S. 299) finden wir auch bei den flachen Monokotylenblättern „inverse“ Leitbündel (vgl. Abb. 238 e), d. h. die Leitbündel kehren einander, entsprechend der ursprünglichen Eustelen- (oder Ataktostenen-) Anordnung ihre Holzteile zu. Ein solches Blatt gleicht gewissermaßen einem „flachgebügelten“ Rundblatt.

Dikotylenblatt.

Das Dikotylenblatt zeigt im Prinzip dieselbe Geschichte an, wie wir sie allgemein oben (S. 196 ff) für die Pteropsidenblätter besprochen haben. In seiner äußeren Morphologie besteht es aus einem Phylloidsystem, wobei die einzelnen

¹⁾ Das „reitende“ Blatt ergibt sich dann noch aus der bei den Monokotylen ja sehr häufig stengelumfassenden Blattbasis.

Phylloide mehr oder minder stark miteinander verwachsen sind. Die *Pulsatilla*-Blätter z. B. (Abb. 250) mit ihren noch ziemlich freien Einzelphylloiden und deutlichem Fiederaufbau sind offenbar eine ziemlich primitive Form. Primitiver als bei den meisten heutigen Farnen ist auch die bei den Dikotylenblättern stark vorherrschende „Katadromie“ (vgl. oben S. 61 und Abb. 20) der Verzweigung¹⁾.

Bei heutigen Dikotylenblättern sind übrigens die Spuren der ursprünglichen Dorsiventralität gleichfalls keineswegs so stark verwischt, als man das gemeinhin dargestellt findet; z. B. sind die Blattstiele mancher Ranunculaceen, etwa der meisten *Pulsatilla*-Arten, auch in ihrer Anatomie noch durchaus radiär, sie besitzen eine Eustele. (Vgl. Schrödinger und Zameis).

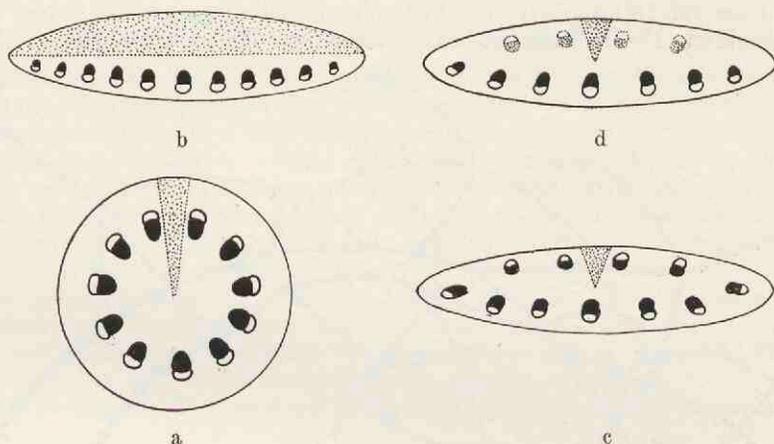


Abb. 238. Phylogenie der Blattanatomie bei Angiospermen.

- a Rundblatt als Ausgangsform (vor allem für Monokotylen).
 b und d typische dorsiventrale Blätter, entstanden
 entweder durch Ausdehnung eines Sektors (b)
 oder durch parenchymatische Umwandlung der oberen Blatthälfte (d).
 c schwach dorsiventrales Blatt, durch „Abplattung“ entstanden, mit „inversen“ Leitbündeln, wie sie bei Monokotylen häufig sind.

schwarz = Holzteil;

Siebteil = durch anschließenden Halbkreis gekennzeichnet;

punktiert = homologer parenchymatischer Sektor.

(Original.)

Auch in anderen Familien zeigt manchmal der Blattstiel radiäre Anatomie, ja bei manchen *Acacia*-Arten setzt sich diese radiäre Struktur bis in die Spindel des Fiederblattes fort (Peters).

Im einzelnen ist die Blattgestalt der Angiospermenlaubblätter so stark phylogenetisch abgewandelt, daß ich mich hier nur mit einigen Andeutungen und dem Hinweis auf die vergleichenden Darstellungen von Goebel, Glück, Velenovský, Seybold usw. begnügen muß. Schuppen, Kotedonen, Ranken, Organe für den Insektenfang, Phyllodien usw., das waren ja von jeher als unverkennbare Abwandlungen der Laubblattgestalt die dankbarsten Objekte jeder Metamorphosenlehre. Gelegentlich sind solche Metamorphosen auch innerhalb einer „Art“ beobachtet wie die Rankenbildung der Abb. 239.

1) Vgl. insbesondere Sinnott und Bailey, sowie die stark abweichende Auffassung von Seybold.

Wir müssen uns aber noch zu Einwänden wenden, die — wohl scheinbar — der vorgetragenen Auffassung entgegenstehen. Zunächst ist klar, daß nur phylogenetische Ableitungsprobleme hier diskutiert werden können. Eine idealistisch-morphologische Behandlung der Probleme vollzieht sich auf einer ganz anderen Ebene, so daß eine ersprißliche Diskussion von vornherein unmöglich ist. Die erste Erörterung sei der „Phyllodientheorie“ des Monokotylenblattes gewidmet. Diese Theorie stützt sich auf die Tatsache, daß bei den Dikotylen Phyllodien, d. h. blattähnliche Bildungen mit ungeteiltem Rande und mit parallelen Nerven genau wie die „typischen“ Monokotylenblätter vorkommen, und daß diese Blätter, z. B. die Phyllodien mancher australischer Akazien-Arten (vgl. Abb. 248) ganz offensichtlich durch eine flächige Verbreiterung der Blattstiele entstanden sind. Dementsprechend nimmt die von De Candolle begründete und neuerdings von A. Arber intensiv verteidigte Phyllodientheorie an, daß auch das Monokotylenblatt ein flächig

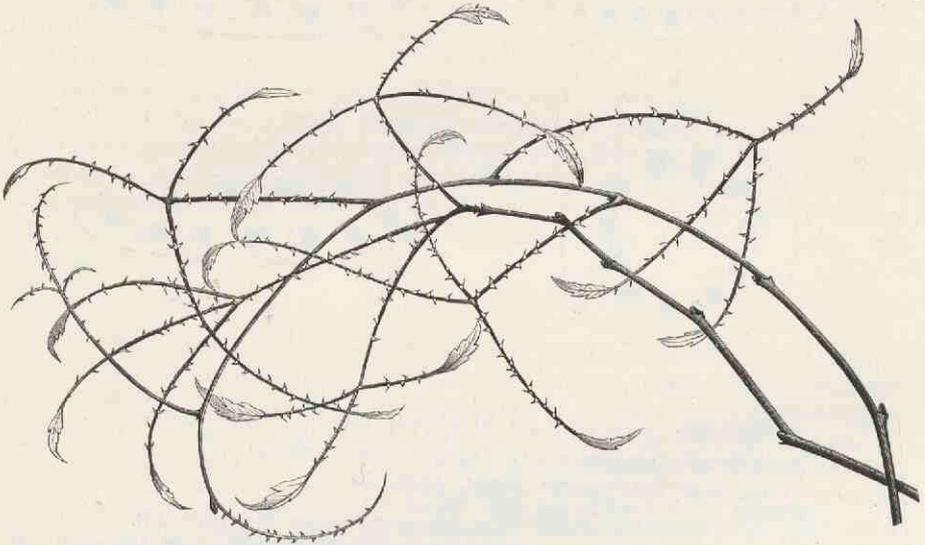


Abb. 239. *Rubus australis* Forst., var. *squarrosus* (Fritsch.), Neuseeland.
Zweig mit Blättern, deren Spreite bis auf die Mittelrippen und ein kleines Endzipfelchen an jedem Blättchen reduziert ist.
(Aus Kerner II 1913, S. 140.)

verbreiteter Blattstiel sei, während die ursprüngliche Blattspreite verloren gegangen sei. Den Grundgedanken der Phyllodientheorie von einer radiären Struktur bei der Ahnenform des Monokotylenblattes habe ich ja oben als berechtigt vertreten. Bedenklicher scheint mir aber die Annahme, daß dieses „Ur“-Blatt bereits eine so scharfe Gliederung in Blattstiel und Blattspreite besessen habe, so daß man sagen kann: nur der Blattstiel, oder allenfalls sogar nur der Blattgrund, wurde zum Monokotylenblatt. Das scheint mir mindestens unbewiesen. Die von Goebel und seiner Schule erhobenen Einwände gegen die Phyllodientheorie (vgl. insbesondere v. Gaisberg) richten sich wohl vor allem gegen diese spezielle Formulierung der Phyllodientheorie und scheinen mir in diesem Punkte berechtigt. Gegen die Annahme einer neutraleren Ausgangsform, etwa eines binsenähnlichen radiären Urblattes, scheinen mir diese Einwände aber kaum gerichtet. Eine starre Homologisierung der einzelnen Teile läßt sich, sowohl in der Richtung der Blattlängsachse, wie senkrecht dazu, kaum durchführen.

Da ja überhaupt die Blätter von einer radiären Ausgangsform aus dorsiventral geworden sind, ließe sich höchstens denken, daß die Phylogenie hier pendelförmig hin- und hergegangen sei, daß also das Rundblatt der Binsen wieder sekundär zur Ausgangsform zurückgekehrt sei. Das ist an und für sich möglich. Namentlich die „inversen“ Leitbündel machen die umgekehrte Annahme aber wahrscheinlicher.

Vielleicht muß auch hier nochmals betont werden, daß man keineswegs aus der Annahme einer Ursprünglichkeit der betreffenden Gruppe oder aus der Tatsache einer primitiven Blüten-, Stamm- usw. Gestaltung unmittelbar auf die Ursprünglichkeit eines Blattmerkmals schließen darf. Gerade bei den Blättern ist aber in ganz typischer Weise ein solcher Schluß von den verschiedensten Seiten schon gemacht worden.

d) Sippenphylogenie der Angiospermen.

Gehen wir nun von der Merkmalsphylogenie zu den eigentlichen stammesgeschichtlichen Problemen, zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Angiospermenfamilien über. Wie immer nehmen bei diesem Schritt die Schwierigkeiten und die Unsicherheit unserer Schlüsse zu. Wir haben darum das Grundproblem zunächst einmal zu vereinfachen gesucht, indem wir als unsere erste Aufgabe die Klärung der phylogenetischen Zusammenhänge von 4 wichtigen Angiospermengruppen bezeichneten: 1) der *Apetalae*, 2) der *Ranales*, 3) der Monokotylen und 4) solcher Dikotylen, welche sich offensichtlich von einem *Ranales*-artigen Grundtyp herleiten, z. B. der *Rosales*. Um der unverkennbaren Verworrenheit des Phylogenieproblems bei den Angiospermen zu Leibe zu rücken, ist es natürlich notwendig, daß wir unsere Fragestellung und Schlußfolgerungen so scharf und unmißverständlich wie möglich formulieren.

Wie können wir überhaupt aus den heutigen Pflanzen die Sippenphylogenie erschließen?

Die phylogenetische Sippenanordnung gründet sich im einzelnen wesentlich auf der im Prinzip sicher berechtigten Voraussetzung, daß die Pflanzen im großen und ganzen um so näher miteinander phylogenetisch verwandt sind, je mehr Merkmale sie gemeinsam haben, daß sie einander um so ferner stehen, in je mehr Merkmalen sie differieren. Damit ergeben sich dann schon eine ganze Reihe wohlbegründeter phylogenetischer Beziehungen, insbesondere die „Ableitung“ der unter 4) zusammengefaßten Dikotylen-Gruppe von den *Ranales*.

Wettstein und viele andere phylogenetisch orientierte Systematiker haben nun aber schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß man diesen Ausdruck: die Angiospermengruppe X „von den *Ranales* ableiten“ nicht mißverstehen darf! Er besagt natürlich nicht, daß die heutigen „*Ranales*“ die Ausgangsformen der anderen sind. Was besagt er aber dann? Nun er besagt: 1. die Angiospermengruppe X und die *Ranales* haben einen übereinstimmenden Ahn¹⁾. 2. Dieser Ahn hatte mit den *Ranales* soviel übereinstimmende Merkmale mehr als mit der Gruppe 4, daß wir ihn systematisch zu den *Ranales* stellen, oder ihn mindestens in engere Beziehungen mit ihnen als mit der Gruppe X bringen würden, wenn er uns heute begegnete. Die *Ranales* haben sich also in den für unser System in Frage kommenden Merkmalen weniger entwickelt als die Gruppe X.

„In den für unser System in Frage kommenden Merkmalen“! — hierin liegt m. E. eine äußerst schwerwiegende Anerkennung. Sie schließt vor allem die Tatsache ein, daß die heutigen *Ranales* in anderen Merkmalen fortgeschrittener sein können als die Gruppe X, daß also sowohl die Gruppe X wie die *Ranales* selbständig primitive Merkmale enthalten können.

1) Auf diese grundsätzlichen Fragen der „Verwandtschaft“ werde ich anderwärts näher eingehen. Vorläufig sei auch auf meine Darstellungen dieser Probleme (Zimmermann 1926/27 und 1928 b) hingewiesen.

Abb. 240 zeigt die wichtigsten heute vertretenen Ansichten in ihren großen Zügen. Glücklicherweise herrscht wenigstens in einigen Punkten heute zwischen allen in Frage kommenden Systematikern und Phylogenetikern Einstimmigkeit. Diese Punkte wollen wir in den Vordergrund stellen. Die Übereinstimmung betrifft zunächst die relative Ursprünglichkeit der *Ranales*.

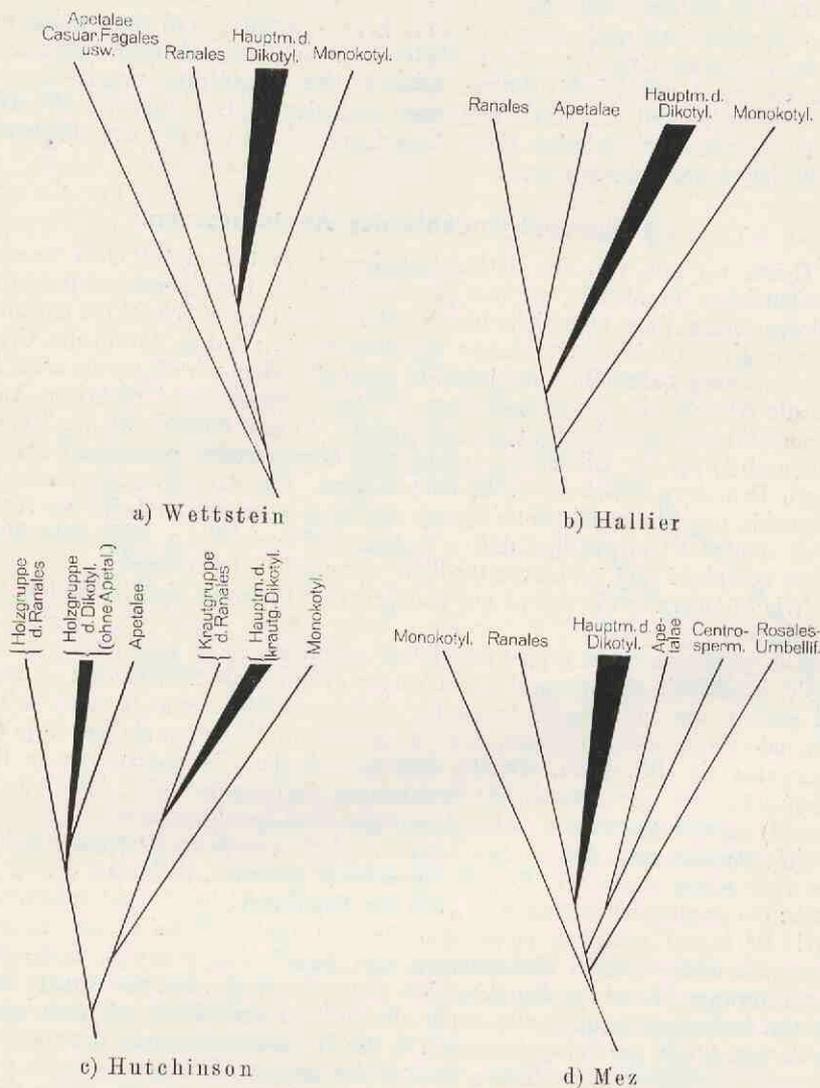


Abb. 240. Verschiedene Ansichten über den Angiospermenstammbaum

- a) nach Wettstein (1924), auch von vielen anderen Systematikern vertreten;
 b) nach Hallier (ältere Auffassung, vgl. z. B. 1901 und 1912);
 c) nach Hutchinson, 1926;
 d) nach Mez (z. B. Mez und Ziegenspeck 1926). (Original.)

Die *Ranales*, vor allem aus dem Verwandtschaftskreis der *Magnoliaceae*, vereinigen eine sehr große Anzahl primitiver Merkmale (vgl. die Tabelle S. 334, sowie insbesondere die Zusammenstellung der primitiven Merkmale bei Hallier 1912 und Wettstein 1924). Fast alle Phylogenetiker und Systematiker leiten da-

rum sowohl die Monokotylen (mindestens in ihrer Hauptmasse, vgl. hierzu u. a. Engler, Mez, Ankermann, und die bei Wettstein 1924, S. 518 zitierte Literatur), wie einen großen Teil der Dikotylen von *Ranales*-artigen Ahnen ab (vgl. Abb. 240). Das hat natürlich die Konsequenz, daß zahlreiche Merkmale „polyphyletisch“¹⁾ erworben sein müssen. Wenn die Monokotylen, wie das Süßenguth nahelegt, sich von verschiedenen dikotylenartigen Ahnen (u. a. auch von *Ranales*-artigen) herleiten, dann müssen sie die Charakteristika der Monokotylen (Monokotylie, Leitbündelanordnung, Blattgestalt usw.) polyphyletisch erworben haben. Leiten sich aber die Monokotylen von einem einzigen dikotylenartigen Ahn ab, sind also die genannten Monokotylen-Charakteristika „monophyletisch“ erworben, so müssen zahlreiche Gemeinsamkeiten der Monokotylen und Dikotylen „polyphyletisch“ entstanden sein, z. B. entweder die eingeschlechtige Windblüte der *Pandanales* und *Apetalae*, oder die zwittrige „Blume“ etwa der Lilie und der Rose. Über diese Detailfragen ist wie in so vielen Fragen der Sippenphylogenie noch keine Einigkeit erzielt.

Die Eigentümlichkeiten der Monokotylen im Stamm (Fehlen einer Eustele mit typischem Sekundärholz) und im Laub (mehr oder minder abgeleitetes einheitliches Rundblatt) machen es m. E. wahrscheinlich, daß die Monokotylenahnen mindestens zeitweise Kräuter ohne aufrechten Stamm oder Stengel, also Rosettenpflanzen mit direkt vom Boden aufstrebenden Blättern waren. Solche direkt vom Boden aufstrebenden Blätter sind ja sehr häufig mehr oder minder radiär, während die seitlich einer oberirdischen Sproßachse (wie bei vielen Dikotylen) ansitzenden Blätter den dorsiventralen Bau bevorzugen. Vielleicht sind so die Eigentümlichkeiten der Monokotylen ein Ausdruck dafür, daß die Tracht der Monokotylen binsenähnlich war. Man hat ja schon wiederholt wegen des Reichtums von Wasserpflanzen bei den Monokotylen daran gedacht, daß die Monokotylenahnen einen feuchten Standort bewohnten. Damit scheiden selbstverständlich die vorzugsweise holzigen Gruppen der *Ranales*, wie die *Magnoliaceae*, als direkte Monokotylenahnen aus.

Der schärfste Auffassungsgegensatz besteht wohl über den Anschluß der *Apetalae*. Die Meinungsverschiedenheiten decken sich zum großen Teil mit denjenigen über die Entstehung der Zwitterblüte. Hatte der Angiospermenahne (ob wir ihn eine *Hemiangiosperme* mit Arber und Parkin oder *Protoangiospermae* mit Engler nennen, ist für uns zunächst prinzipiell gleichgültig) bereits Zwitterblüten, so sind auch für die *Apetalae* *Ranales*-artige Ahnen anzunehmen. Die *Apetalae* wären in diesem Punkt abgeleiteter als die *Ranales* (Hallier u. a.). Im umgekehrten Falle, wenn die Angiospermenahnen eingeschlechtige Blüten hatten, liegt die z. B. von Wettstein vertretene Annahme nahe, die Apetalen überlieferten diesen ursprünglicheren Typ. Faßt man die Gesamtheit der phylogenetischen Tatsachen ins Auge, insbesondere auch das Vorherrschen der Apetalen neben einer beträchtlichen Menge von *Ranales*, vor allem den *Magnoliaceen*, in der Kreide, so scheint mir die Wahrheit auch hier einigermaßen in der Mitte zu liegen. Sowohl die *Apetalae* wie die *Magnoliaceae* überliefern eine ganze Reihe von primitiven Merkmalen. Bei den *Apetalae* ist es vor allem die eingeschlechtigkeit der Blüte, die Windblütigkeit, das unscheinbare Perianth, dann aber auch die Aporogamie, die sie als ursprüngliche Merkmale gegenüber den *Ranales* auszeichnen. Aber in der Reduktion der Sporophyll- und Sporangienzahl sind die *Apetalae* sicher abgeleitet²⁾. Hier repräsentieren die *Ranales* mit ihren zahlreichen, oft spiralständigen Sporophyllen die Ausgangsform.

1) Über den Unterschied zwischen polyphyletischer Sippenentwicklung und polyphyletischer Merkmalsentwicklung vgl. S. 379.

2) Vgl. hierzu auch Sommer.

Auch manche andere Merkmale, wie die gymnospermenähnlichen Tracheiden bei manchen Magnoliaceen, darf man wohl unbedenklich als primitiv ansprechen. Es scheint mir darum der von Wettstein vertretene Stammbaum den heute vorhandenen phylogenetischen Daten am meisten gerecht zu werden.

Literatur.

Angiospermae.

- Ankermann, F., Die Phylogenie der Monokotylen. Bot. Arch., 1927, Bd. 19, S. 1.
- Arber, A., Further Notes on Intrafascicular Cambium in Monocotyledons. Ann. of Bot., 1918, Vol. 32, p. 87.
- The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf etc. Ibid. p. 465.
- Monocotyledons. Cambridge 1925.
- The Tree Habit in Angiosperms. New Phytol., 1928, Vol. 27, p. 69.
- Arber, E. N. and Parkin, J., On the Origin of Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot., 1907, Vol. 38, p. 29; übersetzt von Porsch, Oesterr. Bot. Zeitschr., 1908, Bd. 58, S. 89.
- Bailey, J. W., and Sinnott, E. W., The Climatic Distribution of Certain Types of Angiosperm Leaves. Americ. Journ. of Bot., 1916, Vol. 3, p. 24.
- Bailey, s. auch Sinnott and Bailey.
- and Thompson, W. P., Additional Notes on the Angiosperms Trochodendron etc. Ann. of Bot., 1918, Vol. 32, p. 503.
- Bancroft, N., A Review of Literatur Concerning the Evolution of Monocotyledons. New Phyt., 1914, Vol. 13, p. 285.
- Berry, E. W., Notes on the Phylogeny of Liriodendron. Bot. Gaz., 1902, Vol. 34, p. 44.
- The Lower Cretaceous Deposits etc. Maryland Geol. Surv. Low. Cret., 1911, p. 99.
- The Upper Cretaceous and Eocene Floras of South Carolina and Georgia. U. S. Geol. Surv. Pr. Pap. 1914, Nr. 84.
- Bessey, Ch. E., Phylogeny and Taxonomy of the Angiosperms. Bot. Gaz., 1897, Vol. 24, p. 145.
- The Phylogen. Taxonomy of Flowering Plants. Ann. Miss. Bot. Garden, 1915, Vol. 2, p. 109.
- Bessey, E. A., The Origin of the Anthophyta. Ann. Rep. Michigan Ac. Sc., 1916, Vol. 17, p. 142.
- Bliss, M. C., s. S. 316.
- Brown, F. B. G., Scalariform Pitting, a Primitive Feature in Angiospermous. Sec. Wood. Sci. N. S., 1918, Vol. 48, p. 16.
- Bugnon, P., La théorie de la syncotylie etc. C. R. Paris, 1921, T. 173, p. 660.
- de Candolle, A. P., Théorie élémentaire de la botanique. Paris 1813.
- Considérations sur les fleurs doubles. Mém. de la Soc. d'Arcueil, 1817, T. 3.
- Organographie végétale. Paris 1827, 2 Tomes.
- Čelakovský, L. J., Das Reduktionsgesetz der Blüten usw. Sitz.-Ber. K. Böhm. Ges. Wiss., Math.-Naturw. Kl., 1894, Nr. 3.
- Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte usw. Ebenda 1896 und 1900.
- Chamberlain, Ch. J., Growth Rings in a Monocotyl. Bot. Gaz. 1921, Vol. 72, p. 293.
- s. auch Coulter and Chamberlain.
- Chauveaud, G., La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. C. R. Ac. Paris, 1914, T. 158, p. 343.
- Correns, C., Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts usw. Handb. d. Vererbungsw., 1928, Bd. 2, Lief. 3.
- Coulter, J. M., The Phylogeny of Angiosperms. Dec. Publ. Univ. of Chicago, 1903, Vol. 10, 1. Ser.
- The Origin of Monocotyledony. Ann. Miss. Bot. Garden, 1915, Vol. 2, p. 175.
- The Evolution of Sex in Plants. Univ. of Chicago Sc. Ser., 1914, Vol. 1.
- and Chamberlain, Ch. J., Morphology of Angiosperms. 1. Aufl. 1904, 2. Aufl. 1908.
- and Land, W. J. G., The Origin of Monocotyledon. Bot. Gaz., 1914, Vol. 57, p. 509.
- Deinaga, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes usw. Flora, 1898, Bd. 85, S. 439.
- Diels, L., Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1916, Bd. 34, S. 758.
- Drude, O., Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. Aus Schenk, Handb. d. Bot., III₂, Breslau 1887.
- Mc Duffie, R. C., s. S. 81.
- Eames, A. J., On the Origin of the Herbaceous Type in the Angiosperms. Ann. of Bot., 1911, Vol. 25, p. 215.
- and Mc Daniels, s. S. 81.
- Eichler, A., Blütendiagramme. Leipzig 1875—78.
- Engler, A., Angiospermae. In A. Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 14a.

- Fisher, M. J., The Morphology and Anatomy of the Salicaceae. Amer. Journ. of Bot., 1928, Vol. 15, p. 307.
- Gaidukov, N., Über Konvergenzen und Komplikationen der Algen und Angiospermen. Bot. Arch., 1927, Vol. 17, p. 1.
- Gaisberg, E. v., Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phylloiden usw. Flora, 1922, Bd. 115, S. 177.
- Glück, H., Blatt- und Blütenmorphologische Studien. Jena 1919.
- Goby, Chr., Entwurf zu einem phylogenetischen System des Pflanzenreichs. Petrograd 1916. (Russ.)
- Classification génét. d. fruits etc. Ann. Inst. Ess. Semenc., Petrograd 1921, T. 4, p. 1.
- Goebel, K. v., Organographie der Pflanzen; 3. Bd. Samenpflanzen. 2. Aufl., Jena 1923, 3. Aufl., 1. Bd., 1928.
- Goethe s. S. 20.
- Good, E. D'O., The Past and Present Distribution of the Magnoliaceae. Ann. of Bot., 1925, Vol. 39, p. 409.
- Haan, H. R. M. de, 1920, s. S. 239.
- Hallier, H., Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen usw. Vorstudien zum Entwurf eines Stammbaumes der Blütenpflanzen. Abh. naturw. Ver. Hamburg, 1901, Bd. 16, S. 2.
- L'Origine et le système phylétique des Angiospermes. Arch. Néerl. d. Sc. exact. et natur. publ. Soc. Holl. sc. Harlem, 1912, sér. II b, T. 1, p. 146.
- Beiträge zur Kenntnis der Linaceae. Beih. z. Bot. Zentralbl., 1921, Bd. 39, S. 2.
- Hayata, The Natural Classification of Plants According to the Dynamic System. Icones plant. Formos., 1921, Vol. 10.
- Hegi, s. unter Zimmermann, S. 350.
- Herrig, Fr., Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1919, Bd. 37, S. 450.
- Hoskins, J. H. A., 1923, s. S. 257.
- Hutchinson, J., Contributions towards a Phylogenetic Classification of Flowering Plants. I. Kew Bull., 1923, S. 65.
- The Families of Flowering Plants. I. Dicotyled. London 1926.
- Jaretsky, R., Bildungsabweichungen in Cruciferenblüten. Planta, 1928, Bd. 5, S. 444.
- Jeffrey, E. Ch., in Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms, 1. Aufl., 1903.
- The Anatomy of Woody Plants. Chicago 1917, 2. Impr. 1922.
- and Torrey, R. E., Transitional Herbaceous Dicotyledons. Ann. of Bot. 1921, Vol. 35, p. 227.
- — Physiological and Morphological Correlations in Herbaceous Angiosperms. Bot. Gaz. 1921, Vol. 71, p. 1.
- Kaiser, P., Die fossilen Laubhölzer, I. Nachweis und Belege. Wiss. Beil. Progr. Realgymn. Schönebeck a. E., 1890.
- Karsten, G., Zur Phylogenie der Angiospermen. Zeitschr. f. Bot., 1918, Bd. 10, S. 369.
- Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. 3. Aufl. herausgeg. von Hansen, 3 Bde., Leipzig und Wien 1913—16.
- Kirstein, 1922, s. S. 309.
- Kousnetzow, N. J., Les principes etc. du système phylogénét. nat. d. plantes Angiospermes. Bull. Jard. Bot. Republ. Russ., 1922, T. 21, p. 182.
- Krause, K., Eine neue Form des natürlichen Systems. Naturw., 1923, Bd. 11, S. 60.
- Kräusel, R., Paläobotanische Notizen. XI. Über ein Juraholz vom Angiospermentypus. Senckenbergiana, 1929, Bd. 10, S. 250.
- Kubart, B., Bemerkungen zur Pseudanthien- und Strobilustheorie. Ber. d. D. Bot. Ges., 1914, Bd. 32, S. 417.
- Kühn, G., Beiträge zur Kenntnis der intraseminalen Leitbündel bei den Angiospermen. Engl. Bot. Jahrb., 1928, Bd. 61, p. 325.
- Lampa, E., Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. Oesterr. Bot. Zeitschr., 1900, Bd. 50, S. 421.
- Lange, L., Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Ranales. Bot. Arch., 1924, Bd. 5, S. 413.
- Laurent, L., Les Progrès de la Paléobotanique angiospermiq. dans la dernière décade. Progr. r. bot., 1907, T. 1, p. 319.
- Mansfeld, R., Beitrag zur Morphologie der Euphorbia-Cyathiums. Ber. d. D. Bot. Ges., 1928, Bd. 46, S. 674.
- Mattfeld, F., Zur Kenntnis der Phylogenie unterständiger Fruchtknoten bei den Caryophyllaceen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1921, Bd. 39, S. 275.
- Menzel, P., Angiospermae. In Potonié-Gothan, Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl., Berlin 1921.
- Mez, C. und Ziegenspeck, H., Der Königsberger serodiagnostische Stammbaum. Bot. Arch., 1926, Bd. 13, S. 483.
- Michaelis, P., Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen. Bot. Abh., 1924, Heft 3.

- Neumayer, H., Die Geschichte der Blüte usw. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1924, Bd. 14 Heft 1.
- Parkin, J., The Evolution of the Inflorescence. Journ. Linn. Soc., 1914, Vol. 42, p. 511.
- Payer, J. B., Traité d'organogénie végétale comparée de la fleur. Paris 1857.
- Penzig, s. S. 423.
- Peters, Th., Über die Bedeutung der inversen Leitbündel für die Phyllocladentheorie. Planta, 1927, Bd. 3, 90.
- Pfeiffer, 1926, s. S. 257.
- Pilger, R., Bemerkungen zur phylogenetischen Entstehung der Blütenstände. Ber. d. Freien Vereinig. f. Pflanzengeogr. u. system. Bot. f. d. Jahr 1919. Berlin, 1921, S. 69.
- Pohl, F., Der einfaltige Pollen, seine Verbreitung und phylogenetische Bedeutung. Beih. Bot. Zentralbl., 1928, I. Abt., Bd. 45, S. 59.
- Porsch, O., 1905, s. S. 82.
- Die Abstammung der Monokotylen usw. Ber. d. D. Bot. Ges., 1914, Bd. 31, S. 580.
- Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engl. Bot. Jahrb., 1887, Bd. 9.
- Robertson, Ch., The Structure of the Flower etc. Bot. Gaz., 1904, Vol. 37, p. 294.
- Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
- Saunders, E. R., On Carpel Polymorphism. I.—III. Ann. of Bot., 1925, Vol. 39, p. 123; 1927, Vol. 41, S. 569 und 1929, Vol. 43, p. 459.
- The Inferior Ovary. New Phytol., 1925, Vol. 24, p. 179.
- Perigyny and Carpel Polymorphism in some Rosaceae. Ibid. p. 206.
- Schnarf, K., Embryologie der Angiospermen. Aus Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie II. Abt., 2. Teil, Bd. X₂, Berlin 1929.
- Schrödinger, R., Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1914, Bd. 8, Heft 2.
- Schürhoff, P. N., Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926.
- Zur Pleiophyllie der Sympetalen auf Grund ihrer Haplontenentwicklung. Rep. spec. nov. regn. veg., Beih. 1926, Bd. 41, S. 3.
- Seybold, A., Untersuchungen über die Formgestaltung der Blätter der Angiospermen. Bibl. genetica, 1927, Bd. 12.
- Sinnott, E. W., Conservatism and Variability in the Seedling of Dicotyledons. Am. Journ. of Bot., 1918, Vol. 5, p. 120.
- Investigations on the Phylogeny of Angiosperms. I. Am. Journ. of Bot., 1914, Vol. 1.
- and Bailey, J. W., Idem II. Bot. Gaz., 1914, Vol. 58, p. 36.
- , Idem III. Am. Journ. of Bot., 1914, Vol. 1, p. 441.
- , Idem IV. Ann. of Bot., 1914, Vol. 28, p. 547.
- , Idem V. Am. Journ. of Bot., 1915, Vol. 2, p. 1.
- Sommer, B., Über Entwicklungshemmungen bei Samenanlagen. Flora 1929 N. F., Bd. 24, S. 63.
- Spemann, 1915, s. S. 27.
- Staedler, G., Reduktionsercheinungen im Bau der Antherenwandung von Angiospermenblüten. Flora, 1923, N. F. Bd. 16, S. 85.
- Stenzel, G., 1879, s. S. 309.
- Strasburger E., Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 37, S. 477.
- Süßenguth, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Diss. München, 1920; auch Beih. Bot. Centralbl., 1921, Bd. 38, Abt. II, S. 1.
- Thompson, W. P., Independent Evolution of Vessels in Gnetales and Angiosperms. Bot. Gaz., 1918, Vol. 65, p. 83.
- The Relationships of the Different Types of Angiospermic Vessels. Ann. of Bot., 1923, Vol. 37, p. 183.
- and Bailey, Are Tetracentron, Trochodendron and Drimys Specialized or Primitive Types? Mem. New York Bot. Gard., 1926, Vol. 6, p. 27.
- Troll, W., Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Flora, 1927, Bd. 122, S. 57.
- Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928.
- Zur Auffassung des parakarpn Gynaeciums usw. Planta, 1928, Bd. 6, S. 255.
- Wettstein, R. v., Blüte. Handb. d. Naturw., 1912, Bd. 2, S. 71; 1924, s. S. 19.
- Wieland, G. R., Recent Achievements in Paleobotany. Science, 1924, Vol. 60, p. 233.
- Wodehouse, R. P., The Phylogenetic Value of Pollen-grain Characters. Ann. of Bot., 1928, Vol. 42, p. 891.
- Worseck, E., Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Monokotyledonen. Bot. Arch., 1922, Bd. 2, S. 177.
- Zamels, A. und Paegle, B., Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung Pulsatilla Tourn. Acta Hort. Bot. Univ. Latv., 1927, Bd. 2, S. 133.
- Zimmermann, W., Euphorbiaceae. In Hegi, Illustr. Flora v. Mitteleuropa, Bd. 5, S. 113.
- 1926/27, s. S. 126.
- 1928, s. S. 424.

II. Florenngeschichte.

Es ist eine Selbstverständlichkeit, welche bereits der biblische Schöpfungsbericht lehrt, daß Pflanzen, d. h. autotrophe Organismen, die durch ihre Assimilationstätigkeit von mineralischen Stoffen allein leben können, vor den Tieren die Erde besiedelt haben. Wir sehen aber auch, daß neue Entwicklungsphasen der Gesamtorganismenwelt im allgemeinen durch eine beträchtliche Wandlung der Pflanzenwelt eingeleitet werden, und daß die Entwicklung der Fauna erst folgt. Auf diese Tatsache hat bereits Weiß (1877) aufmerksam gemacht. Potonié-Gothan (1921) haben sie weiter ausgeführt. Erwähnenswert — aber aus der Ernährungskorrelation durchaus verständlich — ist es z. B., daß die Pflanzenwelt vor den Tieren das Festland besiedelte! Bemerkenswert ist auch am Ende des Mesozoikums die explosionsartige Entwicklung der Angiospermen (übrigens auch der Diatomeen und Peridineen), der dann als Parallelerscheinung im Tertiär die Säugetierentwicklung folgte!

Wir gliedern die Florenngeschichte am besten entsprechend den 5 Hauptstufen, in denen uns die Pflanzengestalt herrschend entgegentritt:

- | | |
|--|------------------------------------|
| A. und B. Fadenalgen- und Tangzeit | Präkambrium bis unter Ob.-Silur, |
| C. Pteridophytenzeit | oberes Ob.-Silur bis Rotliegendes, |
| (als Unterzeit: die Psilophytenzeit) | oberes Ob.-Silur bis M.-Devon), |
| D. Gymnospermenzeit | Zechstein bis unter U.-Kreide, |
| E. Angiospermenzeit | obere U.-Kreide bis Jetztzeit. |

A. Fadenalgen- und B. Tangzeit.

Präkambrium bis Ob.-Silur (Eophyticum).

Wir haben unseren früheren Angaben (S. 35 ff.) über die Thallophyten, die in diesen beiden ersten Zeitabschnitten allein herrschten, kaum etwas hinzufügen. Das Gesamtleben spielte sich völlig im Wasser ab. Gegen Ende dieser Zeit mögen vielleicht doch schon einige Landpflanzen gelebt haben, deren Kenntnis uns bisher entgangen ist (vgl. Gothan, 1921, S. 423). Das ist schwer zu widerlegen. Doch kann man eine solche Möglichkeit natürlich bei keiner geologischen Epoche ausschließen. Im Gegenteil, es ist immer wahrscheinlich, daß uns die Organismen erst dann begegnen, wenn sie eine beträchtliche Entfaltung gewonnen haben. Der Beginn jeder neuen Zeit wird also wohl immer mit dem Fortschreiten der Erkenntnisse weiter zurückdatiert werden können. Aber — das ist das wesentliche für unsere phylogenetischen Fragen — im großen und ganzen blieb nach den bisherigen Neuentdeckungen das gegenseitige Verhältnis der Florenzeiten ungefähr gewahrt; die Grenzen verschieben sich im ganzen gleichsinnig rückwärts.

C a. Frühe Pteridophytenzeit (Psilophytenzeit).

Oberes Ob.-Silur bis Mitteldevon.

Die schlecht erhaltenen Landpflanzen des Ob.-Silur besagen uns bisher nur, daß es damals bereits eine — wohl spärliche¹⁾ — Landflora gegeben hat.

1) Hoffentlich verschwinden die Angaben über eine reich entwickelte Landflora aus dem „Silur“ (tatsächlich aus dem Kulm) vom Harz allmählich aus der Literatur (vgl. dazu Gothan 1921). Leider schleppt sich dieser Irrtum noch in die neue Literatur fort; z. B. bei Köppen-Wegener 1924, S. 145.

Erst vom Devon ab können wir ein deutlicheres Bild der Landvegetation gewinnen. Abweichend genug von unserer heutigen Landvegetation muß die frühdevonische Vegetation ausgesehen haben. Die blattlosen oder thallosen Devonpflanzen, für welche *Rhynia* (Abb. 36) charakteristisch ist, müssen einen höchst eigentümlichen, fremdartigen Anblick gewährt haben.

Der große habituelle Unterschied der Devonflora gegenüber der heutigen Landflora ist vom phylogenetischen Standpunkt aus deshalb so bemerkenswert, weil die Tangflora bereits im Silur Gestalten ausgebildet hatte, die ihren heute lebenden Verwandten durchaus ähnlich sahen (man denke z. B. an die *Siphonocladiales*). Der Übergang aufs Land belebte also offenbar die Gestaltungskraft, vielleicht im wesentlichen dadurch, daß sich neue Anpassungsmöglichkeiten ergaben. Bereits im Mitteldevon macht sich aber das Herannahen einer neuen Zeit bemerkbar. Noch herrschen zwar „typische“, uns völlig fremdartige Psilophyten wie die Rhyniaceen (Abb. 36) oder die Pseudosporochnaceen (Abb. 45). Auch andere Pteridophytengruppen, die wie die ersten Articulaten, die *Hymeniales* (Abb. 92), dazukommen, sind eben wegen ihrer Psilophytenähnlichkeit noch den heutigen Pflanzen sehr unähnlich. Aber daneben muten uns doch auch schon manche Pflanzen, wenigstens habituell, vertraut an. Es sind das vor allem die „mikrophyllen“ bärlappähnlichen Gewächse, wie *Asteroxylon* (Abb. 46), ferner die vielleicht nahverwandten *Thursophyton*-Arten. Bei einem Teil dieser Pflanzen waren die Fortpflanzungseinrichtungen allerdings noch sehr abweichend „psilophytenartig“. Andere jedoch, wie der verschiedentlich (z. B. von Arber 1921) zu *Thursophyton* gerechnete *Lycopodites hostimensis* trugen mit ihren blattachselständigen Sporangien bereits völlig das Gepräge eines Bärlapps. Ja, vielleicht gab es sogar schon einzelne Bäume. Wenigstens läßt der Fund eines vorläufig noch isolierten Stücks Holz aus dem M.-Devon (*Palaeopitys*, s. oben S. 256) eine solche Deutung zu. Zweifellos war jedoch die überwiegende Mehrzahl der damaligen Pflanzen krautig.

C b. Spätere (eigentliche) Pteridophytenzeit.

Ob.-Devon bis Rotliegendes (U.-Perm).

Mit dem Ob.-Devon wandelt sich das Bild erheblich. Die Psilophyten sind fast mit einem Schlag verschwunden. Doch ist damit die Flora im ganzen unserer heutigen nur teilweise ähnlicher geworden. Denn noch herrschen Pflanzengruppen aus der früheren Vegetationszeit, z. B. gabelblättrige Lycopsiden. Auch einige neu hinzutretende Pflanzengruppen sind ohne rezente Vertreter, z. B. die *Pseudoborniales* (Abb. 93), die *Sphenophyllales* (Abb. 94) und vor allem die ersten ausgesprochenen Pteropsiden, die *Cladoxylales* (Abb. 116) und *Coenopteridales* (Abb. 118). Ungewohnt sind in unserer Flora auch die Vorläufer der karbonischen Pteridophytenbäume, wie *Archaeosigillaria*. Dagegen sind die im Ob.-Devon so verbreiteten und geradezu leitenden *Archaeopteridales* (Abb. 134 S. 200) mit ihren echten „Farnwedeln“ Pflanzengestalten, die sich bis heute bei den Farnen erhalten haben, wenn auch bei diesen devonischen Formen manche Einzelheiten, wie die terminale Stellung der Sporangien an kleinen Stielchen, vom heutigen Bau der meisten Farne abweichen. Die *Archaeopteris*-Arten sind auch im übrigen bereits ein typischer Vertreter (neben den *Pseudoborniales*) für „makrophyll“ Pflanzen, die sich nun neben den „mikrophyllen“, bis dahin allein vorhandenen, auszubreiten beginnen. Auffällig ist es ferner, daß im Ob.-Devon wahrscheinlich bereits Samenpflanzen auftreten; vor allem ist hier *Eospermatopteris textilis* (Abb. 172) aus dem nordamerikanischen Oberdevon zu nennen.

An der Wandlung im Florenbild, wie sie sich im Ob.-Devon anbahnt und im Karbon, insbesondere im Ob.-Karbon, fortsetzt, ist weiter auch besonders

bemerkenswert die Zunahme des Formenreichtums. Das Karbon stellt hier unverkennbar einen Höhepunkt dar. Die Steinkohlenzeit ist ferner ausgezeichnet durch das Auftreten und die Herrschaft der Pteridophytenbäume. Die Steinkohlenwälder waren gebildet aus baumartigen Vertretern aller Pteridophytenabteilungen. Von Lycopsiden finden wir die Lepidodendren (Abb. 60) und Sigillarien (Abb. 68) sowie andere Lepidophyten, unter denen die samentragenden Lepidospermen besondere Erwähnung verdienen. Die Articulaten waren durch eine habituelle Parallelgruppe, die Calamitaceen (Abb. 98), vertreten. Baumfarne, vor allem aus dem Verwandtschaftskreis der *Marattiales* (Abb. 139) gab es zwar schon, wenn auch ihr Höhepunkt erst im Perm erreicht wurde.

Neben diesen Pteridophyten entfalteten die Samenpflanzen mindestens schon 2 Gruppen zu großer Formen- und Individuenfülle, die Pteridospermen (Abb. 169) und Cordaiten (Abb. 202).

Außer diesen Bäumen (Lepidophyten, Calamiten, Cordaiten usw.), die bekanntlich die Hauptmasse der karbonischen Steinkohle geliefert haben, gab es in all diesen Gruppen (die Cordaiten ausgenommen) wohl auch Kräuter. Auch von den Moosen haben wir aus dieser Zeit die erste sichere Kunde (Abb. 33).

Die Ökologie der Karbonflora und ihre geographische Verbreitung haben schon viel Kopfzerbrechen gemacht. Ist sie doch die erste fossile Flora, welche wir über die ganze Erde hinweg verfolgen können. Wenn wir vom obersten Karbon und seinen Übergangsgliedern zum Perm absehen, so zeigt sich dabei eine recht große Gleichförmigkeit. Gothan (1921, S. 452) führt eine Reihe von Gattungen und Arten weltweiter Verbreitung auf. — Die hauptsächlichsten Kohlenvorkommen, welche eine gewisse Massenfaltung der Karbonflora anzeigen, verschieben sich auf der nördlichen Halbkugel im großen und ganzen von Norden nach Süden: Aus dem Ob.-Devon und U.-Karbon kennen wir verwertbare Kohlenflöze von den Bäreninseln und von Spitzbergen. Jüngere Flöze sind hier unbekannt. Die Steinkohlenlager in Eurasien und Nordamerika stammen dagegen überwiegend aus dem Ob.-Karbon (mit einigen permischen Nachzählern, vor allem in den südlicheren Gebieten) (Abb. 241).

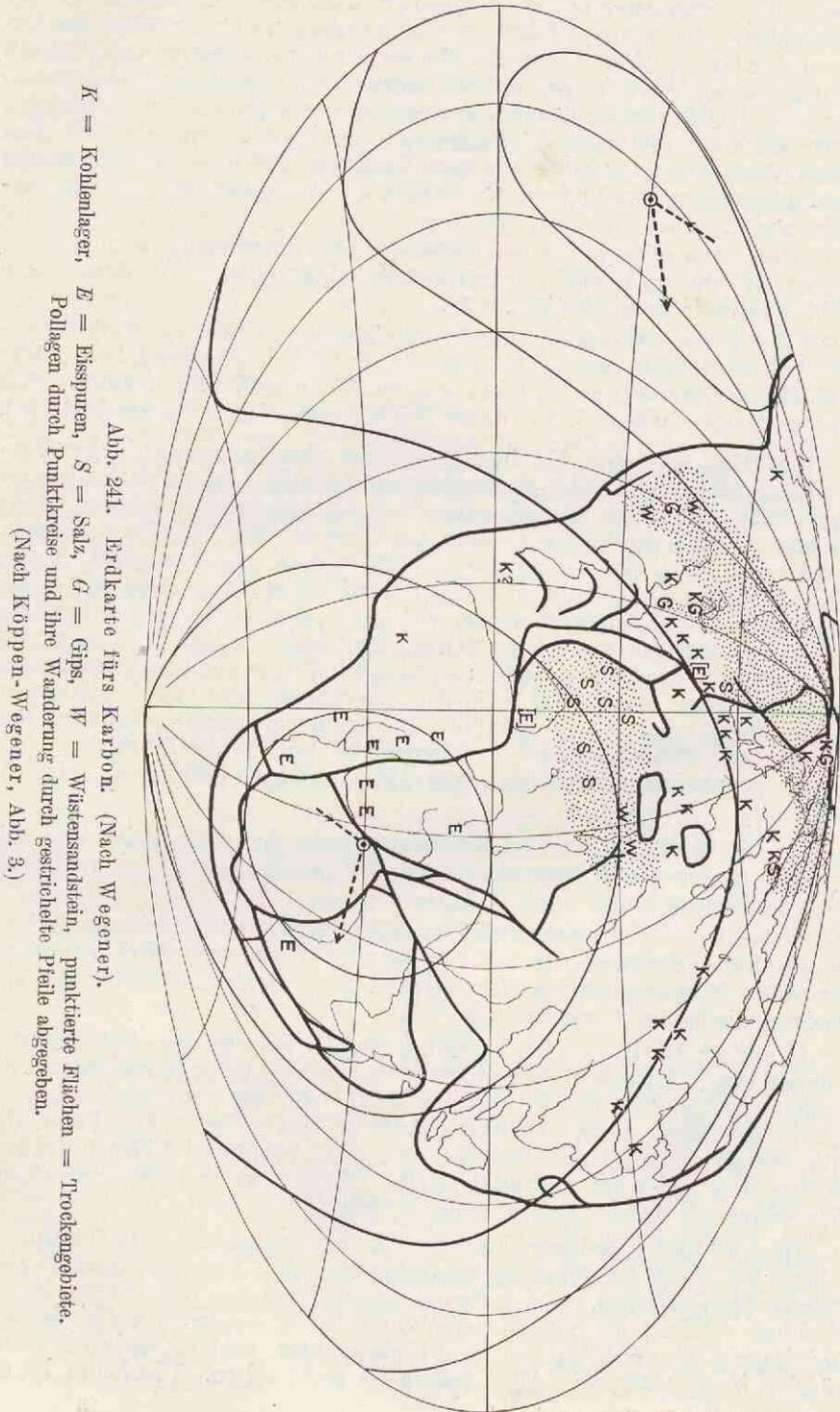
Um die Wende des Karbons zur Permzeit geht aber diese Gleichförmigkeit der Flora (soweit wir sie kennen) verloren. Wir haben um diese Zeit zwei deutlich verschiedene Floren (Abb. 242).

1. Auf der nördlichen Halbkugel bestand die oben allein geschilderte „typische“ oder „nördliche“ Karbonflora von europäisch-nordamerikanischem Habitus, also mit einem großen Formenreichtum und mit Lepidodendren, Sigillarien, Cordaiten usw.

2. Auf der südlichen Halbkugel findet sich im allgemeinen (Ausnahmen s. unten) diese „nördliche“ Karbonflora höchstens noch im Unterkarbon (vgl. die Zusammenstellung bei Sahn 1922 und 1926). Seit dem Permokarbon kommt hier in den sogenannten „Gondwanaländern“ eine völlig andere Flora, die „Glossopterisflora“ auf. Feingliedrige, große Farnwedel fehlen durchweg. Es herrschen ungeteilte und weniggeteilte Blätter, wie bei der Leitgattung *Glossopteris* mit ihrem zungenförmigen Blatt (Abb. 132 h).

Die wichtigsten weiteren Formen sind rasch aufgezählt. Da finden sich neben *Glossopteris*, dem ähnlichen *Gangamopteris* (ohne Mittelnerv) und ein paar anderen Pteridophyten, wie den einmal gefiederten derben Blättern von *Neuropteridium validum*, die *Equisetum*-ähnliche Gattung *Schizoneura*, die Gattung *Rhipidopsis*, die vielleicht zu den Ginkgophyten gehört, sowie die merkwürdige *Noeggerathiopsis*. Alles andere ist recht selten. Überhaupt ist die

Glossopteris-Flora im Gegensatz zur Karbonflora der nördlichen Halbkugel auffallend formenarm und eintönig.



Gondwanafloren heißt diese südliche Flora auch, weil sie auf die „Gondwanaländer“ beschränkt ist, also auf Südamerika, Südafrika, Madagaskar, Australien, Vorderindien und Antarktika. Das sind Länder, deren biogeographische Gemeinsamkeiten einen ehemaligen Landzusammenhang, den sogenannten Gondwanakontinent, vermuten lassen (vgl. z. B. Brooks).

Diese biogeographischen Beziehungen sind sowohl an sich sehr interessant, wie auch für die Phylogenie bemerkenswert. Hat man doch (vgl. oben S. 256) schon an die Möglichkeit gedacht, die Angiospermen aus dieser Flora herzuleiten. — Die Fragen lassen sich meines Erachtens auch hier leichter übersehen, wenn man Schritt für Schritt versucht, von den gesicherteren Ergebnissen zu den mehr problematischen fortzuschreiten.

Die erste Frage, die wir uns vorlegen müssen, bezieht sich auf die Ökologie der Flora und die Schlüsse, welche wir daraus für das damalige Klima ziehen können. Gerade in den kritischen Punkten sind sich die Beteiligten eigentlich viel einiger als man auf den ersten Blick bei den verschlungenen Beziehungen zu anderen Fragen, wie zur „Kontinentalverschiebung“ usw., annehmen könnte.

Allgemein anerkannt ist z. B., daß die „nördliche“ Karbonflora die Vegetation eines Regenwaldes ist. Die moderne Pflanzengeographie und Pflanzensoziologie hat immer klarer gezeigt, daß als Klimaanzeiger viel weniger die einzelne Pflanze als die gesamte Vegetation verwertbar ist. Ein einzelnes Gras wird uns leicht in der ökologischen Ausdeutung irreführen können; eine Grassteppe, ein Moor dagegen sind getreue Anzeichen für bestimmte klimatische Bedingungen. So auch bei der Karbonflora. Das Vorherrschende reich unterteilten Laubes, die Baum- und Schlingfarne, die zahlreichen iso- und heterosporen Pteridophyten, die Einrichtungen zur Regenwasseraufnahme bei den Lepidophyten (Ligula! vgl. oben S. 135), die Wasserspalten (vgl. Hirmer 1927, S. 377), das Fehlen von Jahresringen, die starke, als Steinkohle überlieferte Humusbildung und vieles andere (vgl. u. a. Gothan 1924 und Wegener 1929) haben eigentlich noch jeden Karbonforscher zur Überzeugung gebracht: das Klima müsse damals niederschlagsreich und mild gewesen sein. Daran ändert auch der xeromorphe Bau einzelner Pflanzen, wie z. B. der Cordaiten, nichts. Lederblätter sind auch im heutigen tropischen Regenwald (vgl. dazu Gothan 1924, S. 109) genau so vertreten wie im karbonischen Regenwald. Es ist das ein ökologisches Detailproblem (auch für rezente Pflanzen), wie solche „xeromorphen“ Strukturen in Einzelfällen zu klären sind.

Dagegen ist die weitere Frage noch nicht eindeutig entschieden, welchem Regenwaldtyp die nördliche Ober-Karbonflora entspricht, ob mehr dem tropischen Regenwald oder einem subtropischen, etwa in einem ozeanischen Klima gewachsenen Regenwald. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß die Steinkohlenlager vorzugsweise auf der Nordabdachung der damals sich emporwölbenden karbonischen Gebirgszüge gegen das Meer zu lagen. Wir könnten daher auch an eine Regenfängerwirkung dieser Gebirgszüge denken, welche (mehr lokal) ein Regenklima verursacht haben. Halten wir jedenfalls zunächst einmal den sicheren Kern, die Feststellung eines milden gleichmäßigen Regenklimas für die nördliche Oberkarbonflora, fest¹⁾. Schon diese absolut gesicherte Tatsache ist nämlich wichtig genug für die Klärung des Gesamtproblems.

Denn die *Glossopteris*-Flora zeigt im Gegensatz dazu sicher keinen Regenwaldcharakter. Im Gegenteil! Das fast immer derbe, ungeteilte oder wenig geteilte Laub, die Eintönigkeit und geringe Zahl der Pflanzenarten sprechen entschieden für ein anderes, für ein vermutlich kühleres und niederschlagsärmeres Klima. Die im Gegensatz zur nördlichen Flora nachgewiesenen

1) Vgl. hierzu z. B. die einander entgegengesetzten Ansichten von Potonié und Gothan sowie von Wegener, ferner auch unten S. 356 ff.

Jahresringe in Baumstämmen der *Glossopteris*-Flora machen einen erheblichen Temperaturwechsel im Laufe des Jahres äußerst wahrscheinlich.

Es kommt aber noch etwas weiteres dazu. Die *Glossopteris*-Flora liegt durchweg in Landstrichen der südlichen Halbkugel, für die die große permo-karbonische Vereisung nachgewiesen ist. Vielfach wuchsen die Pflanzen der *Glossopteris*-Flora direkt auf Moränen. In allen drei südlichen Erdteilen (Australien, Südafrika und Südamerika) hat man die *Glossopteris*-Flora, eingeschaltet in eine Serie von Glazialablagerungen, oder wenigstens von solchen Ablagerungen unmittelbar unterlagert, gefunden (Leslie, Sahni 1926 und du Toit 1927). Selbst wenn man einräumt, daß ein oder die anderen dieser Glazialablagerungen noch zweifelhaft ist, so ist doch nicht am Parallelismus der *Glossopteris*-Flora und des Vereisungsbereiches zu zweifeln. Der Schluß, daß diese „südliche“ *Glossopteris*-Flora in einem kühleren und mehr kontinentalen Klima gelebt habe, wird darum gleichfalls von fast allen Autoren heute geteilt (vgl. insbesondere Seward 1929).

Es steht also ein sehr starker klimatischer Gegensatz zwischen der „nördlichen“ und der „südlichen“ Karbonflora bzw. Permokarbonflora fest. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß wir an einzelnen Punkten Übergangsvegetationen beobachten können, so in Südbrasilien und Innerasien (Zalesky, Gothan 1921 und 1924, Sahni 1926 u. a.).

Für Brasilien (vgl. du Toit 1927, S. 37) werden aus derselben Schicht, die bemerkenswerterweise zwischen zwei Glazialablagerungen eingeschaltet sein soll, sowohl nördliche Typen (Cordaiten, Lepidodendren, Sigillarien, Calamitaceen usw.) wie auch südliche Typen (z. B. *Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Neuropteridium validum*, *Rhipidopsis*- und *Phyllothea*-Arten) angegeben. Die Frage, ob die beiden genannten Floren tatsächlich genau an derselben Stelle und gleichzeitig wuchsen, ob nicht auch hier, wie in anderen Gondwanaländern die *Glossopteris*-Flora eine ältere Flora von nördlichem Typ ablöste, scheint allerdings (vgl. du Toit 1927) noch nicht so geklärt, wie es das interessante Problem verdient.

Eine andere Kampfzone beider Floren ist Innerasien, Sibirien z. B. an der Dwina (vgl. die Zusammenstellung bei Gothan 1921, S. 459 und Sahni 1926), wo *Glossopteris*, *Gangamopteris* und *Noeggerathiopsis* zusammen mit den aus Europa wohlbekanntesten Gattungen *Lepidodendron* und *Callipteris* vorkommen. Ja, einzelne *Lepidodendron*-Arten und eine Sigillarie sind sogar bis ins Kerngebiet der *Glossopteris*-Flora vorgestoßen, während umgekehrt manche *Glossopteris*-Arten im Mesozoikum sich im Norden ausgebreitet haben und *Schizoneura* beispielsweise bis nach Deutschland gelangt ist.

Verzahnungen der beiden Floren sowie Mischfloren existierten also sicher. Sie sprechen aber meines Erachtens nicht gegen die Annahme, daß die „nördliche“ und „südliche“ Flora einen verschiedenen ökologischen Charakter gehabt haben. Kein Biogeograph wird jemals erwarten, daß zwei ökologisch differente Floren sich haarscharf gegeneinander abgrenzen. Auch heute finden wir ja selbstverständlich in klimatischen Übergangsgebieten, Übergangs- d. h. Mischfloren und im Laufe der Erdperioden haben sich einzelne Vertreter anderen klimatischen Verhältnissen angepaßt. Wenn wir die karbonischen Mischfloren bis heute noch nicht aufgefunden hätten, müßten wir direkt nach ihnen suchen. Die permokarbonischen Mischfloren liegen nämlich eigentlich gerade da, wo wir sie nach der Verbreitung der „reinen“ nördlichen und südlichen Floren erwarten dürfen. Eine ungefähr gleichaltrige Flora von rein nördlichem Gepräge kommt den beiden genannten Mischgebieten besonders nahe, nämlich einerseits in Bolivien und Peru (Seward 1921, Berry 1922 und Gothan 1927), andererseits sowohl im Donezgebiet wie in Ostasien (Halle 1927). Natürlich wäre es interessant, auch die Detailfrage nach dem speziellen Charakter dieser Übergangsklimata vom biogeographischen Standpunkt aus zu prüfen. Doch spielt diese Detailfrage für uns keine entscheidende Rolle.

Also, der ökologisch verschiedenartige Charakter der nördlichen und südlichen Karbonflora ist meines Erachtens nicht zu bezweifeln. Damit ist für den Botaniker eigentlich das Problem im großen und ganzen erledigt. Es sei aber doch ein kurzer Blick geworfen auf die großen, gerade hier so umstrittenen geologischen Fragen, welche sich durch die Schlagworte „Kontinentalverschiebung“ und „Wegenersche Hypothesen“ kennzeichnen lassen.

Bekanntlich hat Wegener (vgl. z. B. Köppen-Wegener 1924, Wegener 1929 und „Theory“ usw. 1928) die Auffassung entwickelt, in der Karbonzeit und auch später noch hätten die großen Südkontinente: Australien, Südafrika und Südamerika zusammen mit Madagaskar, Vorderindien und der Antarktis einen geschlossenen Kontinentalblock gebildet. Die Eigenart und Gleichartigkeit der Flora in den Gondwanaländern sei durch diesen Landzusammenhang ermöglicht worden und die Vereisung erkläre sich dadurch, daß der Südpol während des Permokarbons über diesen einheitlichen Kontinentalblock hinwegwanderte (vgl. Abb. 241 und 242 B).

Wenn der Botaniker als Botaniker zu dieser Frage Stellung nimmt, so wird er sich die vier Fragen vorlegen:

1. Zwingen die Tatsachen der oberkarbonischen und permokarbonischen Pflanzenverbreitung zur Annahme der Wegenerschen Auffassung?

2. Erleichtert die Wegenersche Auffassung das Verständnis für die eigenartige Pflanzenverbreitung?

3. Geben uns die Geologen irgendeine andere gleichwertige oder gar bessere Theorie, um die Verbreitung der Karbonflora zu verstehen?

4. Gibt es Tatsachen in der Verbreitung der Karbonflora, die mit dem wesentlichen Kern von Wegeners Auffassung in direktem Widerspruch stehen?

Meines Erachtens wird man nur die 2. Frage, diese aber ganz entschieden, bejahen dürfen. Es gibt keine andere geologische Theorie, welche die merkwürdige Verbreitung der Karbonfloren so leicht verständlich macht wie Wegeners Theorie (vgl. Abb. 241 und 242). Gewiß, wir sind wohl noch weit entfernt von einer endgültigen Entscheidung. Die Verbreitung der Karbon- und Permokarbonflora begünstigt zwar die Wegenersche Auffassung, sie ist aber für sich allein kaum ein zwingender Beweis. Und wenn uns die Geologen einmal sagen sollten, aus allgemeingeologischen Gründen oder aus paläozoologischen Gründen ist die Wegenersche Theorie eine Unmöglichkeit, müßten wir Botaniker uns damit abfinden. Aber auf rein geologischem und paläozoologischem Gebiet ist der Streit um Wegener noch nach keiner Seite hin ausgefochten (vgl. die unter „Theory“ zitierten Autoren). Die Skepsis scheint hier allerdings eher größer und im Zunehmen zu sein, wenn auch die Argumente gegen Wegener sich meist in die Formel zusammenfassen lassen, es liegt kein zwingender Grund für Wegeners Annahme vor. Wenn ich trotz der scharfen Proteste so gründlicher Paläontologen, wie Gothan (1924, S. 81) offen gestehe, daß ich keine geologische Theorie kenne, die die Florenverbreitung im Karbon gleich leicht verständlich macht, und daß ich auch keine botanischen Daten kenne, welche Wegeners Auffassung für die Karbon- sowie Permokarbonzeit direkt widersprechen, so muß ich das wohl etwas eingehender begründen. Es sind vor allem zwei Einzelheiten, welche Wegener gut erklärt:

1. Der einheitliche Kontinentalblock und die einander genäherte Lage der Florenbezirke machen es verständlich, daß die *Glossopteris*-Flora sich verhältnismäßig rasch nach der Vereisung und in einem so einheitlichen Charakter in all den Gondwanaländern ausgebreitet hat. Die Einheitlichkeit der Vegetation ist ja im Süden auf diesem von Wegener angenommenen Kontinentalblock verhältnismäßig groß, wohl noch größer als im Norden, wo Flachmeere die Ländermassen zerstückelten.

Der Paläontologe ist im allgemeinen von der Zoopaläontologie her gewohnt, dies Wanderungsargument in den Vordergrund zu stellen, d. h. aus der Gleichartig-

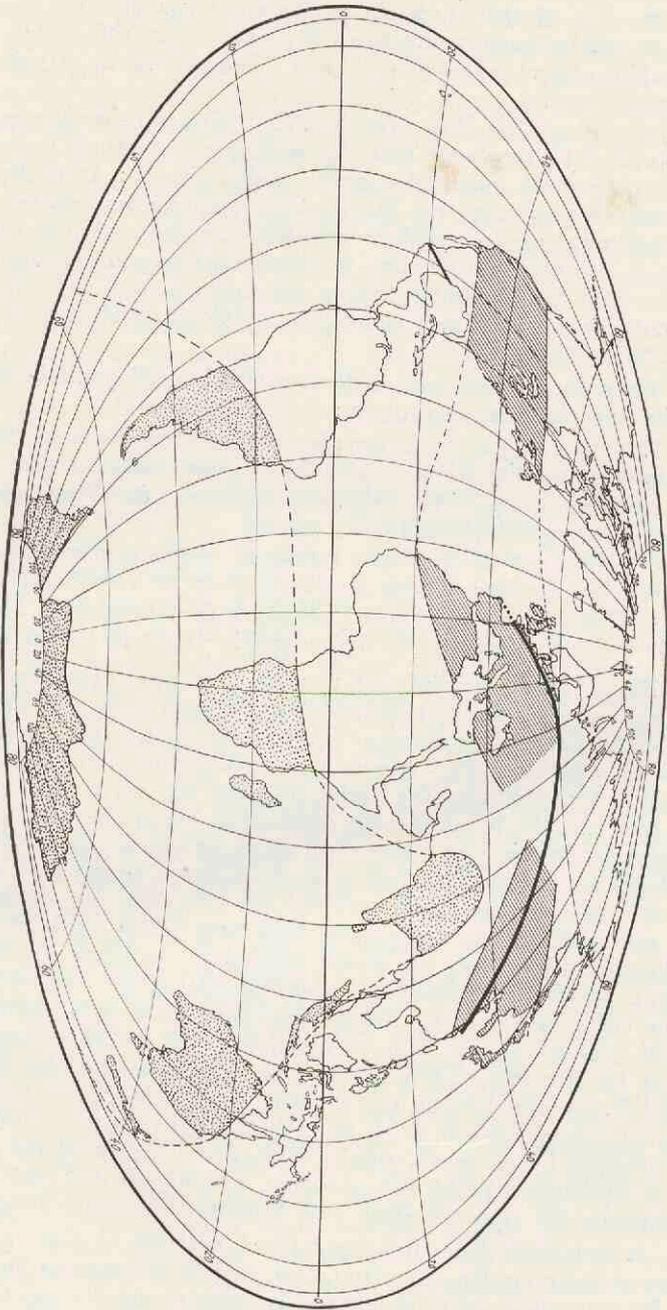


Abb. 242 A. Verbreitung der „nördlichen“ und „südlichen“ Karbon- bzw. Permokarbonflora, auf der heutigen Anordnung der Kontinente eingezeichnet.

Schraffiert: Verbreitung der hauptsächlichsten Steinkohlenlager mit „nördlicher Flora“.
 Punktiert: Verbreitung der „südlichen“ *Glossopitys*-Flora.

[Nach den Angaben von Gothan (1921) und Sahni (1926).]

keit der Lebewesen vor allem auf eine verhältnismäßig leichte Wanderungsmöglichkeit zu schließen. Wenn also die Landlebewesen ehemals in Ländern wie den heute durch breite Meere getrennten Südkontinenten (Südafrika, Süd-

amerika, Australien, Indien und Antarktika) verhältnismäßig ähnlich waren, so hat das immer wieder in Paläontologenkreisen zu der naheliegenden Annahme eines ehemaligen Landzusammenhanges geführt. Ich möchte dies Argument der erleichterten Wanderungsmöglichkeit keineswegs angreifen, zumal es hier ja auch unsere Auffassung unterstützt. Aber es sei doch gleich betont, daß es auf paläobotanischen Gebiete meines Erachtens schwächer ist als das gleich zu schildernde zweite „ökologische“ Argument. Denn man muß zugeben, daß auch die ehemalige Gondwanavorstellung, also die Annahme von Inselbrücken, Inselreihen usw., eine ausreichende Wanderungsmöglichkeit für die Pflanzen geboten haben könnte, wenn wir einmal die klimatischen Schranken außer acht lassen. Wenn also etwa geologische Gründe mehr für die alte Gondwanavorstellung sprächen, wenn das Versinken solcher ausgedehnter Landbrücken zwischen Indien, Australien, Antarktika, Südafrika und Südamerika leichter verständlich sein sollte als die Horizontal-

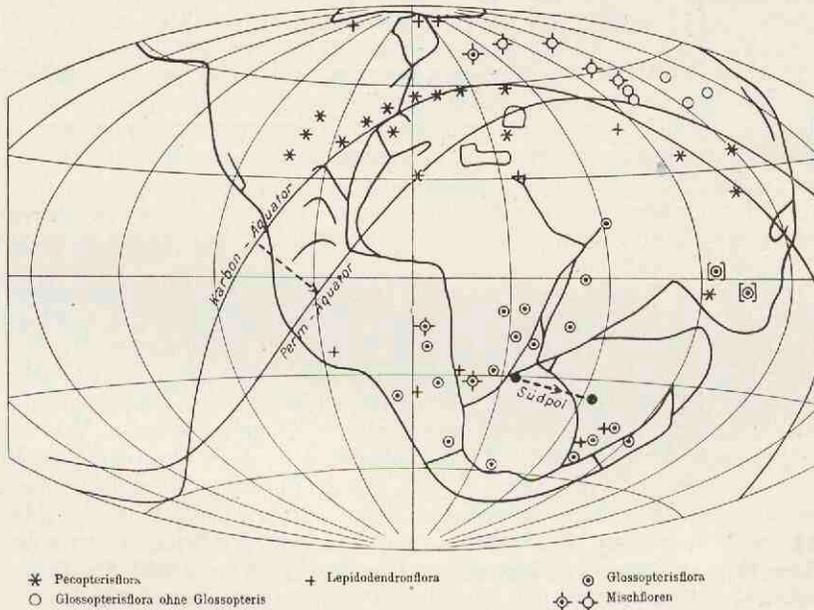


Abb. 242 B. Florenverbreitung wie 242 A, aber auf den nach der Wegenerschen Theorie zusammenhängenden Kontinentalblock eingezeichnet.

[Aus Köppen-Wegener (1924, S. 52).]

verschiebung von Kontinenten¹⁾, dann könnte der Botaniker auch mit einer Landbrückenvorstellung auskommen. Ja, für einzelne Formen könnte man sich sogar denken, daß sie sich bei genügend langer Zeit direkt über die Ozeane hinweg ausgebreitet hätten.

2. Der Kontinentalblock der Gondwanaländer schuf die Möglichkeit, daß alle diese Länder in eine relativ ähnliche Lage zum Pol kamen (vgl. Abb. 242). Er macht es verständlich, daß in diesen Gegenden eine Flora von einigermaßen übereinstimmender Ökologie geherrscht hat. Das ist nämlich bei der heutigen Lage der Kontinente und Pole unverständlich. Man vergleiche einmal die Lage der *Glossopteris*-Flora bei der heutigen Kontinentalanordnung (Abb. 242 A) und bei der von Wegener angenommenen Anordnung (Abb. 242 B). Vergewegenwärtigen wir

1) D. h. eine Horizontalverschiebung, welche die sicher festgestellte Horizontalbewegung der Alpendecken in einem erheblichen Maße übertrifft.

uns nochmals die Lage der *Glossopteris*-Floren im Permokarbon! Wir finden sie in Indien, also heute in der Tropenzone nördlich vom Äquator¹⁾ und nahe dem heutigen Südpol (85° südl. Breite und auf den Orkney-Inseln), ferner in Australien, in Südafrika und Südamerika. Diese fünf Gebiete liegen derart, daß wir uns bei ihrer heutigen Lage schlechterdings kein Bild machen können für die Möglichkeit eines übereinstimmenden Klimabereichs! Der Vorzug der Wegenerschen Theorie ist hier evident.

Man könnte höchstens den Versuch machen, die *Glossopteris*-Flora und mit ihr die Vereisung zu einer Hochgebirgserscheinung zu stempeln. Demgegenüber ist es aber doch sicher äußerst erstaunlich, daß uns leider bis heute auf der nördlichen Halbkugel keinerlei Anzeichen einer Hochgebirgsflora überliefert sind, obwohl sich auf ihr sicher während der Karbonzeit gewaltige Gebirgszüge auf türmten. Und da sollte auf der Südhalbkugel nur diese „Hochgebirgsflora“ aber keine Tiefenflora auf uns gekommen sein? Nein, die Verschiedenheit zwischen nördlicher und südlicher Karbonflora muß als eine zonale und nicht als eine lokal bedingte aufgefaßt werden.

Gothan (1924) hat im scheinbaren Gegensatz zur Wegenerschen Auffassung die beiden Karbonfloren als „zirkumpolar“ bezeichnet. Ich glaube, daß diese Auffassung eigentlich in keinem allzugroßen Widerspruch zu Wegener steht. Namentlich die *Glossopteris*-Flora ist ja wenigstens nach der Wegenerschen Annahme (Abb. 242) einigermaßen zirkumpolar angeordnet.

Bei der heutigen Lage der Kontinente und Pole trifft das allerdings weniger zu; denn man kann Indien kaum noch als zirkumpolar (namentlich in bezug auf den Südpol!) bezeichnen.

Die weitere Hypothese Gothans, auch die „nördliche“ Karbonflora sei zirkumpolar d. h. im Gebiete des Nordpols entstanden, ist zwar m. E. nicht gerade sehr wahrscheinlich, aber auch sie steht mit Wegeners Auffassung wohl in keinem direkten Widerspruch. Denn die Karbonflora hat auch nach Gothan seit ihrer Entstehung (im Ob.-Devon oder früher) offensichtlich ihren ursprünglich „arktischen“ Charakter eingebüßt und sich an mildere Klimata angepaßt. Wie weit — das steht noch zur Diskussion. In Einzelheiten mag da Wegeners Vorstellung noch unzutreffend sein. Es mag z. B. sein, daß die damalige Zonengliederung doch nicht ganz dem Wegenerschen Schema entsprach; vielleicht hatte der „Äquatorialgürtel“ im ganzen, der Auffassung Gothans entsprechend, nicht tropischen, sondern eher subtropischen Charakter; überhaupt war vielleicht der Gegensatz zwischen den äquatorialen und gemäßigten Zonen nicht so groß wie heute. Für solche Annahmen lassen sich Gründe anführen, für welche auf Gothan (1924) verwiesen sei. Sie scheinen mir eine gewisse Berechtigung zu haben, treffen aber nicht den Kernpunkt von Wegeners Auffassung²⁾, die wie nochmals betont sei, zwar nicht zwingend bewiesen ist, aber doch auch keineswegs mit den paläobotanischen Daten im Widerspruch steht. Ein Zwang zu einem „ignoramus et ignorabimus“ und zur resignierten Anerkennung ganz unverständlicher „paläothermaler Anomalien“ scheint mir nicht gegeben. Viel Detailarbeit steht aber sicher noch aus.

Auch der Vorstoß der *Glossopteris*-Flora von Indien aus nach Innerasien steht durchaus im Einklang mit Wegeners Meinung. Denn Südsibirien lag ja nach Wegeners Vorstellung der damaligen Südhalbkugel erheblich näher als heute (vgl. Abb. 242)! Es wäre fast überraschend, wenn in diesen Gegenden die „nördliche“ Flora rein geherrscht hätte.

1) Die Mischfloren in Sibirien lassen wir einmal ganz außer Spiel.

2) Wenn ich von Wegeners Auffassung spreche, so bezieht sich das nur auf die Grundannahme, daß um die Karbon-Perm-Wende die Kontinente ungefähr wie Abb. 242 zusammenlagen. Über die viel problematischeren Verhältnisse der späteren Floren, vgl. S. 364. Soviel ich sehe, ist die große Linie in Wegeners Auffassung auch unabhängig von seiner anfänglich etwas sehr starren Schematisierung des Gegensatzes von „Sial“ und „Sima“.

Auch im Norden blieb übrigens die Karbonflora mit dem Beginn der Permzeit keineswegs unverändert, aber die Übergänge sind viel gleitender als im Süden. Die Flora des Rotliegenden der nördlichen Halbkugel, auf deren Betrachtung wir uns nun wieder beschränken wollen, ist eine verarmte Karbonflora. Man bringt das Ausklingen der Karbonflora und auch der Steinkohlenbildung im Rotliegenden wohl allgemein in Verbindung mit einem Klimawechsel, für den auch die Gesteinbeschaffenheit (z. B. Auftreten roter Sandsteine, von Steinsalz usw.) im Bereich der Steinkohlenländer zeugen. Das Klima wurde offenbar niederschlagsärmer.

Bezeichnenderweise fallen daher auch zunächst jene Karbonpflanzen aus, die wie die Lepidodendren mit ihrem schwach entwickelten Holzkörper, ihren Wasseraufnahmeapparaten (Ligula), mit ihrer heterosporen Befruchtung usw. an flüssiges Wasser stark gebunden waren. Die jüngeren Sigillarien, die sich durch einen mächtiger entwickelten Holzkörper und die frühzeitigere Rückbildung der Blattpolsterrinde unabhängiger von den Niederschlägen machten, dauern noch etwas länger an. Die Calamitaceen bilden ihre anatomisch komplizierteren Vertreter, die Calamodendren (Abb. 103), aus. Bei den Sphenophyllen treten die größten Formen auf. Die Baumfarne aus dem Verwandtschaftskreis der *Marattiales* erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung, wie die verkieselten „Starsteine“, die *Psaronien*, uns künden. Auch die ältesten *Osmundales* sind ungefähr aus dieser Zeit durch verkieselte Stämme (bezeichnenderweise noch mit Protostele) nachgewiesen.

Mehr und mehr verschiebt sich aber das Schwergewicht unter den Baumgestalten von den Pteridophyten zu den Gymnospermen. Noch finden sich zahlreiche Pteridospermen, vor allem aus dem Formenkreis der Medullosen; Leitpflanzen des Rotliegenden wie *Callipteris conferta* stellen offenbar ihre Belaubung dar. Cordaiten aber sind schon spärlich bzw. recht unsicher geworden. Dagegen kommen nun neue, bis heute überlebende Gymnospermenklassen auf, vor allem die Koniferen, diese ebenfalls mit wichtigen Leitformen wie die *Walchia*-Arten. Auch von den Ginkgophyten haben wir die ersten sicheren Vertreter z. B. *Baiera digitata* (Abb. 200). Wahrscheinlich begannen auch die Cycadophyten sich bereits aus dem Formenkreis der Pteridospermen auszusondern.

D. Gymnospermenzeit.

Zechstein bis untere U.-Kreide.

Die Gymnospermen kamen nun seit dem Zechstein zu einer fast im ganzen Mesozoikum unbestrittenen Herrschaft. Verschwunden sind dagegen bis auf spärliche und kleinere Formen die baumförmigen Pteridophyten, die Sigillarien, Lepidodendren und Calamiten; auch die Baumfarne sind spärlicher geworden. Sie haben den unverkennbar stärker „xeromorphen“ Gymnospermenklassen Platz gemacht. Denn auch unter den Gymnospermen finden wir nicht mehr die karbonischen Formen; die Pteridospermen beispielsweise sind höchstens noch durch ein paar *Callipteris* und *Sphenopteris*-Reste angedeutet und die Cordaiten sind unsicher nachgewiesen. Sondern die nun zur Herrschaft kommenden Gymnospermen sind jene Klassen, welche auch heute noch leben; die Koniferen (z. B. *Voltzia*, *Ullmannia*), die Ginkgophyten (*Baiera*) und die Cycadophyten (*Pterophyllum* u. a., diese allerdings noch immer spärlich und unsicher).

Ähnlich ist auch noch der Charakter der unteren Triaszeit, insbesondere des unteren und mittleren Buntsandsteins. Die Funde sind jedoch hier gerade aus Mitteleuropa sehr spärlich. Das hängt zweifellos mit dem damaligen Klima zusammen. Die Trockenheit hatte einen Höhepunkt erreicht. Der Bunt-

sandstein wird wohl heute allgemein als Wüstenbildung anerkannt. Vielleicht als Nachkömmlinge der paläozoischen Lepidophyten finden wir die eigentümliche an einen Säulenkaktus gemahnende *Pleuromeia* (Abb. 90), die wohl in Oasen der Buntsandsteinwüste wuchs. Erst gegen Ende der Buntsandsteinzeit kam dann eine etwas reichere Vegetation auf, welche die Koniferenwäldchen [*Voltzia heterophylla* und *Fuccites* (= *Cordaite*?)] andeuten, die sich, z. B. in den Vogesen, gegen die Buntsandsteinwüste vorschoben. Sonst sind höchstens noch bemerkenswert die für unsere heutigen Verhältnisse immer noch recht beträchtlichen Equisetiten sowie manche Farne, welche zwischen Paläozoikum und Jetztzeit vermitteln.

Vom Muschelkalk ist wegen der spärlichen Reste wenig zu sagen. Dagegen bietet der Keuper eine etwas reichere Flora. Noch immer herrschte allerdings ein recht trockenes Klima, das dem Wuchs und vor allem auch der Fossilisierung der Pflanzen nicht sehr günstig war. Offensichtlich gediehen die uns bekannten Keuperflora vor allem als Begleitvegetation der Keuperflüsse. Zunächst, namentlich in der Lettenkohle und im Schilfsandstein, herrscht noch die aus dem Buntsandstein bekannte Flora. Koniferen wie Voltzien, Equiseten, Farne (*Marattiales* u. a.), das sind die verbreitetsten Formen. Aber es kommen doch auch schon echte Cycadophyten (z. B. *Pterophyllum Jaegeri*) in größerer Menge hinzu.

Und schon zeigen sich auch an einzelnen Stellen (z. B. an den berühmten Fundorten: Neue Welt bei Basel und Lunz in Oberösterreich) neue, jurassische Typen. Es treten hier die ersten *Benettitales* und *Nilssoniales* auf, ferner werden unter den Farnen die als Relikte im malayischen Inselgebiete noch heute lebenden Familien der Dipteridaceen und der Matoniaceen häufig. Überhaupt sind die jetzt vorwiegend leptosporangiaten Farne durch zahlreiche, vor allem großflächige und vielfach netzmaschige Formen vertreten.

Auch die Übergangszeit zum Jura, das Rhät, hat noch ganz diesen Charakter. Es beginnt hier bereits die eigentümliche Konvergenzgruppe zu den Angiospermen zu erscheinen, die *Caylomiales*. Der Jura und die unterste Kreide (Wealden und Neocom), die wir zusammen besprechen können, bringen neue Gymnospermentypen. Die Gymnospermen erreichen jetzt offenbar den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Insbesondere gilt dies für die Cycadophyten, Ginkgophyten und Koniferen. Unter den beiden letztgenannten Klassen finden wir schon deutlich die heute lebenden Familien größtenteils vertreten. Ja, die heutige Gattung *Ginkgo* verdrängt bereits die ältere Gattung *Baiera*. Insbesondere ist die starke Verbreitung der Araucarien auf der nördlichen Halbkugel bemerkenswert, da diese Koniferengruppe ja heute ganz auf die südliche Halbkugel verdrängt ist. Auch unter den Farnen erreichten damals die heute nur relikartigen Gruppen, wie die Dipteridaceen und Matoniaceen, einen Höhepunkt. Osmundaceen sind ferner reich vertreten. Eine uns fremdartige Gruppe sind dagegen noch die *Benettitales*, wenn auch manche, wie die Williamsoniellen und Wielandiellen, wenigstens habituell an unsere heutigen Blütenpflanzen angeklungen haben mögen.

E. Angiospermenzeit.

Obere Unterkreide bis Jetztzeit.

Wieder stehen wir ungefähr in der Mitte der Unteren Kreide an einem entscheidenden Wendepunkt der Florengegeschichte. Die Verwandlung des Bildes, die Schärfe des Einschnittes, ist vielleicht größer als jemals in einem früheren Zeitpunkt der Florengegeschichte. Die Wandlung ist charakterisiert durch den beispiellosen Siegeszug der Angiospermen über die ganze Erde hinweg. Woher

sie kamen, ist ungewiß, wie sie sich bildeten, umstritten. Wir können nur feststellen, daß, nach einigen dürftigen Anzeichen schwer bestimmbarer Blatt- und Holzreste im obersten Jura und in der untersten Kreide, ungefähr vom Gault an bereits eine größere Anzahl unverkennbarer Angiospermenfamilien vertreten sind. Und rasch werden nun die jurassischen Konkurrenten aus den Gymnospermengruppen verdrängt. Die angiospermenähnlichsten Formen wie die *Benettitales* leiden unter der Konkurrenz der Angiospermen offenbar am meisten. Sie verschwinden spurlos. Aber auch die Ginkgophyten und die übrigen Cycadophyten verschwinden bis auf recht spärliche Relikte. Nur die Koniferen können sich, namentlich in kühleren Regionen, noch halten und sind hier, wo die Flora eintöniger ist und die Windbestäubung dadurch leichter Erfolg hat, vielfach noch herrschend geblieben. In den Tropen, im tropischen Regenwald dagegen mit seiner Formenmannigfaltigkeit, da sind heute die Angiospermen meist ebenso unbestrittene Herrscher in der Vegetation.

Gymnospermen, z. B. Sequoien und Taxodien bildeten auch jene riesigen Wälder, denen wir die oligozänen und miozänen Braunkohlen verdanken. Sie bildeten ferner im Oligozän die Bernsteinwälder; denn Bernstein ist ein fossiles Koniferenharz.

Der Artenwandel während der Kreide-Tertiär-Zeit interessiert uns in anderer Weise als die Wandlungsprozesse der vorhergehenden Zeiten. Es sind nicht mehr die großen Umbildungsvorgänge, die wir beobachten können, nicht mehr das Entstehen völlig differenter neuer Gruppen. Seit Mitte der Kreide ist ja auch (im absoluten Maße berechnet) keine sehr lange Zeit verflossen. Die Flora war um die Mitte der Kreidezeit offenbar schon unserer heutigen sehr ähnlich. Die damaligen Angiospermen z. B. gehören fast durchweg unseren heutigen Familien, ja oft unseren heutigen Gattungen an. Die Umbildungsvorgänge hielten sich also vielfach im Rahmen dessen, was man einen „Artschritt“ nennen kann, d. h. der Umbildung einer Art zur anderen innerhalb einer Gattung. Nur die am kompliziertesten gebauten Angiospermen, die Sympetalen, sind in der Hauptsache erst während des Tertiärs hinzugekommen.

Die Kreide-Tertiär-Zeit ist uns aber besonders wertvoll, weil wir ihre Geschichte in sehr vielen Einzelzügen aus der Verteilung der heutigen Pflanzenwelt herauslesen können. Das reiche Material der Pflanzengeographie steht uns hier zur Verfügung. Für den Mitteleuropäer sind dabei zwei Ereignisse besonders interessant: die Alpenbildung und die Eiszeit.

Die Tertiärzeit ist ja die Epoche, während der sich die Alpen zum Hochgebirge emporwölbten. Diese Aenderung des Standortes schuf eine neue Flora, die zwar genetische Beziehungen zu anderen Floren, z. B. zur Mediterranflora zeigt, die aber doch durch viele Eigentümlichkeiten (Spaliersträucher, Polsterwuchs usw.) ihr eigenes Gepräge erhielt (Christ, Jerosch, Diels, Wettstein, Schröter u. a.). Insbesondere Gebiete mit reichem Kontrast der Lebensbedingungen, wie Gebirgszüge mit tiefeingeschnittenen Tälern, sind nach ihrer heutigen Flora unverkennbar Entwicklungszentren neuer Floren. Berühmt sind so in den Südalpen das Insubrische Seengebiet, die Westalpen (Wallis!), die Südostalpen usw. Hier häufen sich die Endemismen, d. h. Arten und Rassen, die einzig und allein in diesem oft sehr beschränkten Gebiete vorkommen, die aber manchmal in der Nachbarschaft naheverwandte Sippen besitzen. Derartige kleine Gebiete, die nur aus wenigen Tälern, oder nur aus einem Berg bestehen können, sind oft viel endemismenreicher als das ganze Deutsche Reich (vgl. z. B. Christ). Gewiß, ein Teil dieser Endemismen sind unverkennbare „Reliktendemismen“ („Altendemismen“) wie die berühmte *Wulfenia carinthiaca* aus Kärnten, oder die *Silene Elisabethae* in den Südalpen. Es sind Pflanzen, deren Areal offensichtlich allmählich auf das Tal oder den Berg eingeschrumpft ist, wo wir sie heute finden. Aber die Hauptmasse

dieser Endemismen sind Kleinarten, z. B. aus den Gattungen: *Dianthus*, *Saxifraga*, *Gentiana*, *Euphrasia* usw., die durch ihre geringen Unterschiede gegenüber anderen Formen ebenso offensichtlich ihre junge Entstehung als „Neuendemismen“ anzeigen.

Überhaupt begegnet der Pflanzegeograph immer wieder der Tatsache, daß Gegenden mit erschwerten Wanderungsbedingungen für die Pflanzen eine besonders selbständige Flora haben. Sehr endemismenreich sind in Europa beispielsweise noch der Balkan und Spanien. Endemismenreich sind aber insbesondere die isolierten Inseln; auf den Sandwichinseln sind $\frac{3}{4}$ der einheimischen Arten Endemismen, auf Neuseeland $\frac{2}{3}$ und auf den Galapagosinseln fast die Hälfte. Daß es sich hier um Formen handelt, die auf diesen Inseln selbst ihre eigenartige Prägung erhalten haben, ergibt sich aus einem Vergleich der Gattungen. Die Gattungen, welche ja im allgemeinen die weiter zurückliegenden verwandtschaftlichen Beziehungen kennzeichnen, stimmen mit den benachbarten Gebieten viel besser überein. Endemische Gattungen gibt es auf den Sandwichinseln 16 %, auf Neuseeland 9,2 % und auf den Galapagosinseln etwas mehr als 4 %.

Es gäbe aber ein falsches Bild, wenn man glauben wollte, daß in den endemismenarmen Gebieten, wie in der großen Ebene von Nord- und Mitteleuropa, die „Arten“ nun alle sehr einheitlich wären. Das, was wir hier „Art“ nennen, ist gleichfalls sehr oft äußerst formenreich (vgl. Abb. 250). Die Unterschiede zwischen den extremen Gliedern dieser als „Art“ bezeichneten Sippengruppen sind oft so groß wie die Unterschiede zwischen den erwähnten Endemismen und ihren nächstverwandten „Stammformen“. Aber in den Gebieten mit endemismenarmer Flora, da sind meist die morphologischen und pflanzengeographischen Grenzen zwischen den einzelnen Kleinsippen unscharf, d. h. offensichtlich durch die verhältnismäßig leichte Wanderungsmöglichkeit verwischt (vgl. unten S. 417).

Gerade diese großartigen Wanderungen der Pflanzenwelt im Tertiär sind dann weiterhin die Ursache, daß sich das Bild der Pflanzenwelt trotz geringfügiger Veränderung der Gattungen und Arten erheblich gewandelt hat. Wieder erweist sich hier die Pflanzenwelt als getreues Spiegelbild der klimatischen Veränderungen. Überblicken wir die Gesamtwandlung des Klimas! Soweit wir die spärlichen Daten des Mesozoikums übersehen können, herrschte zwar auf der Erde bereits damals eine zonale Gliederung, wenn auch die Gegensätze geringer als heute gewesen sein mögen (Gothan 1913, Köppen-Wegener 1924). Mit dem Ausgang der Tertiärzeit tritt aber dann namentlich auf der nördlichen Halbkugel das große Ereignis auf, das in einschneidendster Weise die Verteilung der dortigen Vegetation umgestaltete, die Eiszeit.

Wichtig zum Verständnis der Eiszeitwirkung ist die Tatsache, daß auf der nördlichen Halbkugel in allen drei Erdteilen noch kurz vor der Eiszeit eine sehr weitgehend gemeinschaftliche Flora herrschte. Man drückt das meist so aus, es sei auch in Europa die nordamerikanische und ostasiatische Flora stark verbreitet gewesen (z. B. Reid). Es herrschten in Europa, z. B. unter den Koniferen, amerikanisch-ostasiatische Gattungen wie *Taxodium*, *Sequoia*, *Clyptostrobus*, *Torreya* usw. Es herrschten Magnolien, Liriodendren, Catalpen, Platanen und *Cinnamomum*-Arten. Aber auch die *Quercus*- und *Acer*-Arten aus dem Jungtertiär hatten mehr verwandtschaftliche Beziehungen zur nordamerikanischen und ostasiatischen Flora als zur heutigen europäischen¹⁾.

1) Die Argumente, die Wegener und seine Anhänger (vgl. z. B. Irmscher 1922 und Kubart) aus der Verbreitung der Tertiärflora für die Kontinentalverschiebung ableiten, scheinen mir schwächer als die permo-karbonischen Argumente (vgl. oben S. 357). Man

Ferner besaß die Vegetation, wie schon die Erwähnung einzelner Gattungen, z. B. *Magnolia* und *Cinnamomum*, besagt, wenigstens in Mitteleuropa durchaus das Gepräge eines subtropischen Regenwaldes. Auch Palmen waren noch vor-

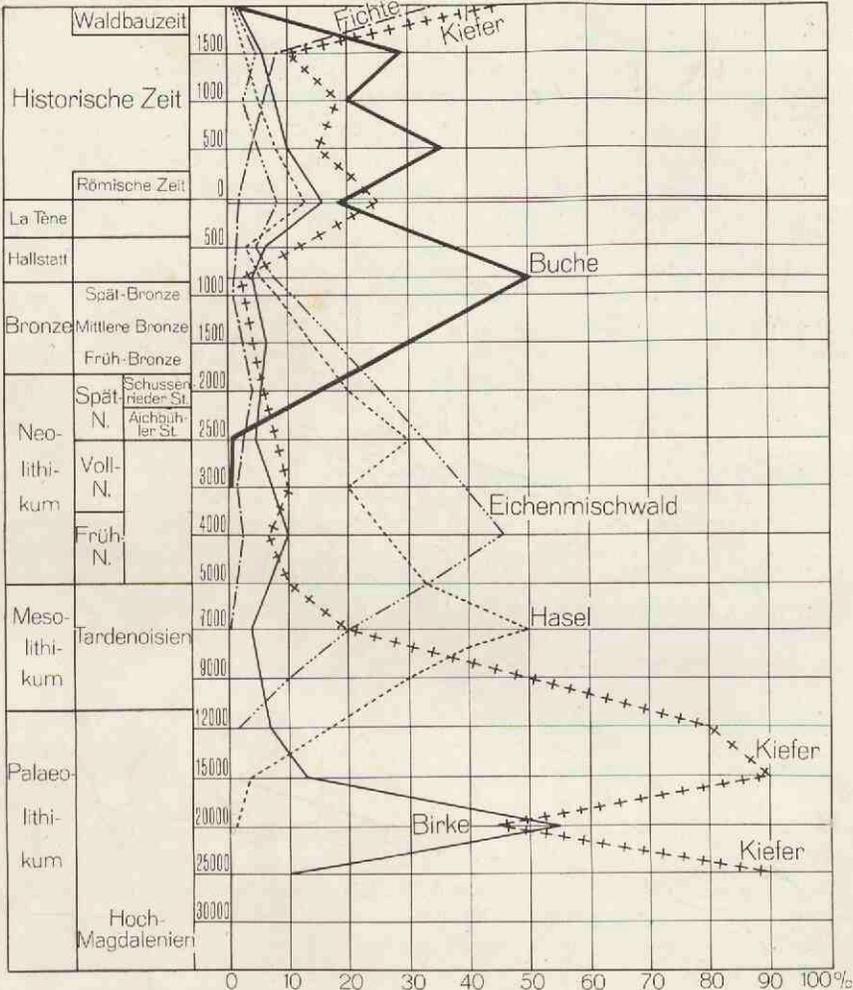


Abb. 243. Durchschnittsdiagramm für die Baumbesiedlung seit der Eiszeit am Federsee (mittl. Oberschwaben) auf Grund der Pollenanalyse.

Ordinate: Absolute Zeit (in Jahren); außerdem sind die zugehörigen Kulturzeiten angegeben.
Abszisse: Pollengehalt der betreffenden Schichten in Prozenten.

In der ältesten Zeit (ausklingende Eiszeit) dominierte also die Kiefer (insbesondere *Pinus montana*) und Birke;
im Meso- und Neolithikum der Eichenmischwald (Eiche, Ulme, Linde);
um die Grenze der Bronze/Hallstatt-Zeit die Buche, die
in den letzten Jahrhunderten durch die Fichte und Kiefer verdrängt wurde.

[Aus Bertsch (1928, Abb. 13), nach einer von Herrn Dr. K. Bertsch freundlichst zur Verfügung gestellten Originalzeichnung.]

wird in diesem Punkte der Kritik von Berry (1928) und Diels (1928) jedenfalls weitgehend beipflichten müssen. Man darf aber aus dieser Kritik wohl auch nicht die Unrichtigkeit der Wegenerschen Hypothesen in ihrem Kernpunkt herauslesen. Die Bedenken betreffen die Detailfrage, wann die Kontinente auseinander gewichen sind.

handen. Immergrüne Blätter herrschten vor. Ferner ist uns der große Reichtum verschiedener Holzgewächse in unseren Breiten heute ungewohnt, er stellt

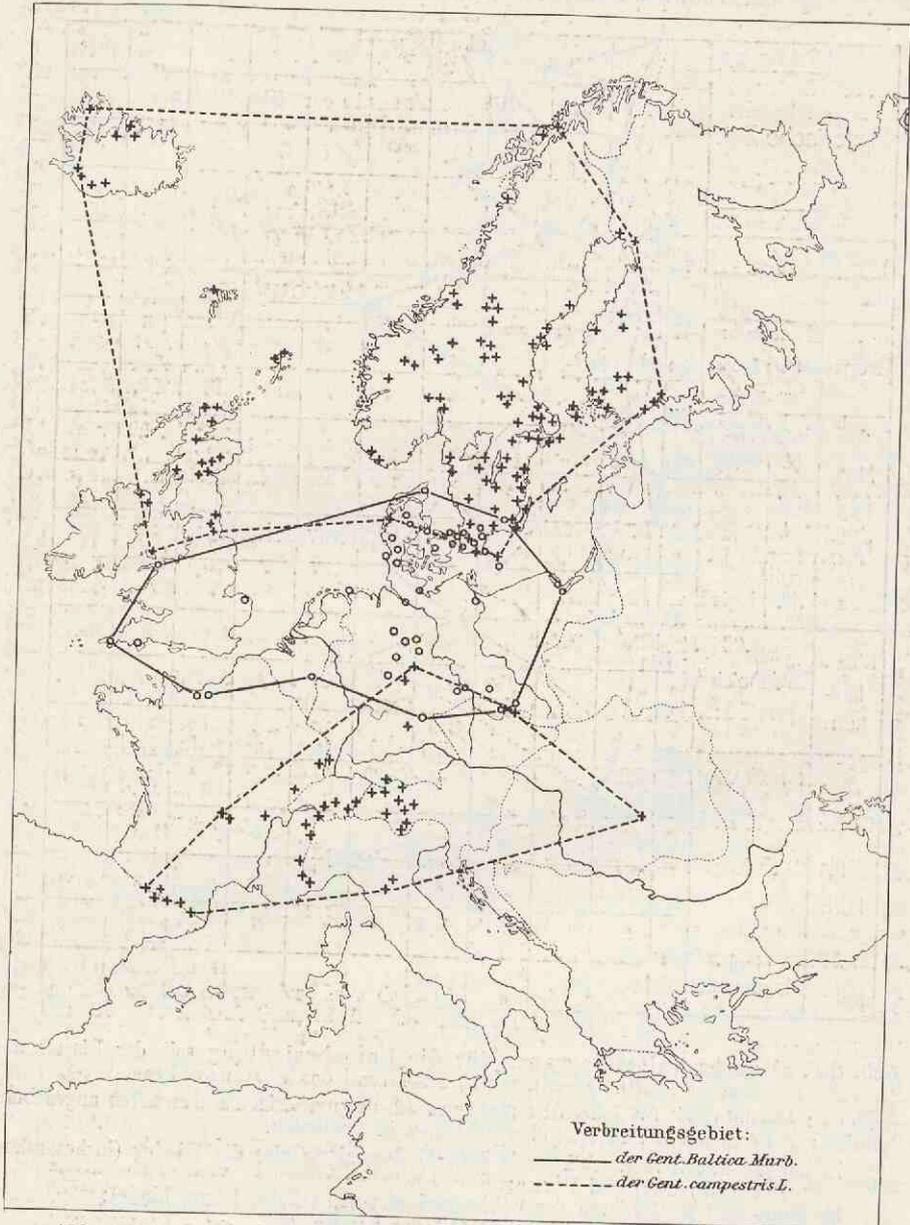


Abb. 244. Verbreitungskarte von zwei nahverwandten *Gentiana*-Arten, *Gentiana ballica* und *campestris*, die sich erst nach der Eiszeit herausdifferenziert haben.

[Aus Murbeck (1897).]

sich aber, je weiter wir nach Süden kommen, durchaus häufig ein. Hoch im Norden, z. B. in Grönland, hatte damals die Vegetation einen mehr gemäßigten

Anstrich. Immerhin unterschied auch sie sich durch eine ganze Anzahl von Laubbäumen — zum Teil mit immergrünen Blättern — erheblich von der heutigen arktischen Flora.

Mit dem Pliozän setzen in Mitteleuropa Frostspuren an den Blättern ein. Schritt für Schritt können wir beispielsweise verfolgen, wie die Palmen ihre Nordgrenze immer weiter südlich verlegen; heute sind die Palmen mit einem Nachkömmling der Tertiärpalmen, mit *Chamaerops humilis*, in Europa auf das südlichste Spanien, auf Andalusien (außerdem Algier und Marokko) beschränkt.

Dann, nach Ausgang der Pliozänzeit, setzte der Vernichtungskampf des Eises gegen die Tertiärflora sowohl in Nord- bzw. Mitteleuropa wie in Nordamerika ein. Wir können die einzelnen Phasen dieses Kampfes unerwähnt lassen (bekanntlich gab es mehrere Eiszeiten mit langen dazwischen liegenden Interglazialzeiten), wir wollen auch die Fragen, ob die Eiszeiten in Europa und Nordamerika gleichzeitig erfolgten, nicht erörtern. Die Endwirkung der Eiszeit war jedenfalls eine starke Dezimierung der europäischen Tertiärflora, da sie nach Süden wegen der Alpenkette und des Mittelmeers nicht recht ausweichen konnte¹⁾. In den anderen nördlichen Kontinenten konnte sich die Tertiärflora eher halten, denn die großen Nordsüdtäler Nordamerikas ermöglichten ein solches Ausweichen, und in Ostasien war die Wirkung der Tertiärzeit überhaupt geringer als in Europa und Amerika.

Nach dem Schmelzen des Eises in jeder Interglazialzeit kehrte im großen und ganzen jeweils eine offenbar ähnliche Flora wieder zurück wie die heutige. Und diese Wiederbesiedlung namentlich Nord- und Mitteleuropas nach der letzten Eiszeit können wir dank der in den Mooren aufgespeicherten Fossilien, insbesondere der Phanerogamen-Mikrosporen („Pollenanalyse“) gut verfolgen (Abb. 243). In manchen Fällen ist dieser Wandlungsprozeß nach der heutigen Arealgestaltung unverkennbar mit der Entstehung neuer Arten verknüpft gewesen. Abb. 244 zeigt z. B. zwei nahverwandte *Gentiana*-Arten, die sich nach der Eiszeit ausdifferenziert haben. Die eine Form: *Gentiana campestris* folgte dem weichenden Eise nach Norden und Süden, die andere: *Gentiana baltica* besetzte das dazwischenliegende Gebiet. Ähnliche Beispiele der Neubildung von Kleinarten nach der Eiszeit beschreibt z. B. Andersson (1905) für *Hieracium*.

Auch auf der südlichen Halbkugel verrät die heutige Flora noch sehr interessante genetische Beziehungen. So zeigen die drei südlichen Erdteile: Südamerika, Südafrika und Australien unverkennbare floristische Übereinstimmungen, die bei der heutigen Verteilung von Land und Wasser schwer erklärbar sind. Ich nenne nur die Gattung *Ravenala*, den „Baum der Reisenden“, der heute mit je einer Art in Madagaskar und im tropischen Südamerika zu Hause ist (vgl. Engler 1905, Wegener, Irmscher, Berry 1920, Diels 1928, Thering und Hayek). Fast alle Biogeographen kamen zum Schluß, daß hier noch bis ins Eozän bestehende, heute aber verschwundene Landverbindungen vorhanden gewesen sein müssen. Das „Wie“ und „Wo“ dieser Landverbindungen ist jedoch noch äußerst umstritten.

Literatur.

Floregeschichte.

Andersson, G., Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. Wiss. Ergebnisse d. Internat. Bot. Kongr. Wien 1905 (ersch.: Jena 1906).

1) Bei all diesen Pflanzen-„Wanderungen“ muß man sich klar sein, daß die Ausdrücke „wandern“, „ausweichen“ usw. nur Gleichnisse sind. De facto wandert nur die Verbreitungsgrenze dadurch, daß im alten Wohnbereich die betreffende Art ausstirbt oder in einem neuen Wohnbereich sich Vertreter einer vorher dort fehlenden Art ansiedeln.

- Antevs, E., Die Jahresringe der Holzgewächse und die Bedeutung derselben als klimatische Indikatoren. *Progr. r. bot.*, 1917, Bd. 5, S. 285.
- The Climatologic Significance of Annual Rings in Fossil Woods. *Americ. Journ. Sc.*, 1925, 5. ser., Vol. 9, p. 296.
- Arber, E. A. N., *Catalogue of Fossil Plants of the Glossopteris Flora*. London 1905.
- *Devonian Floras*. Cambridge 1921.
- Arlid, Th., *Handbuch der Paläogeographie*. Leipzig und Berlin 1919–22.
- Berry, E. W., *Flora of the Raritan Formation*. *Geol. Surv. New Jersey* 1911, Bull. 3.
- Paleogeographic Significance of the Cenozoic Floras of Equatorial America etc. *Bull. Geol. Soc. Americ.*, 1919, Vol. 29, p. 631.
- 1920, s. S. 19.
- Carboniferous Plants from Peru. *Americ. Journ. Sci.*, 1922, Vol. 203, p. 189.
- Age and Area etc. *Americ. Journ. of Bot.*, 1924, Vol. 11, p. 547.
- Devonian Floras. *Americ. Journ. Sc.*, 1927, Vol. 214, p. 109.
- 1928, s. unten: Theory of Continental Drift usw.
- Bertsch, K., Klima, Pflanzendecke und Besiedlung Mitteleuropas in vor- und frühgeschichtlicher Zeit usw. XVIII. Ber. d. Röm.-Germ. Kommiss. 1928.
- Bessey, 1897, s. S. 348.
- Braun-Blanquet, J., Über die Genesis der Alpenflora. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 1923, Bd. 35, S. 243.
- Brooks, C. E. P., *Climate through the Age*. New York 1926.
- Christ, H., *Das Pflanzenleben der Schweiz*. Basel 1879.
- Clements, F., *Methodes and Principles of Palaeo-Ecology*. *Carneg. Inst. of Wash.*, Year Book, 1924, Vol. 22, p. 319.
- Deecke, W., *Phytopaläontologie und Geologie*. Berlin 1922.
- Diels, L., Genetische Elemente in der Flora der Alpen. *Englers Bot. Jahrb.*, 1910, Bd. 44, Beibl. Nr. 122, S. 7.
- Kontinentalverschiebung und Pflanzengeographie. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1928, Bd. 46, (49).
- Edwards, W., Carboniferous Plants from the Malay States. *Journ. Malay. Branch Roy. Asiat. Soc.*, 1926, Vol. 4, VI, p. 179.
- Engler, A., Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig 1879 und 1882.
- Ueber floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika usw. *Sitz.-Ber. K. preuß. Ak. d. Wiss., Phys.-Math. Kl.* 1905, Bd. 6, S. 180.
- Geographische Verbreitung der Koniferen. Aus Engler, *Natürliche Pflanzenfamilien*, 2. Aufl., 1926, Bd. 13, S. 166.
- Florin, R., Waren die Eupodocarpaceen (Konif.) in der alttertiären Flora Europas vertreten oder nicht? *Senckenbergiana* 1926, Bd. 8, S. 49.
- Gams und Nordhagen, Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. *Forschgn. herausgeg. v. d. Geogr. Ges. München*, 1923, Heft 25.
- Good, 1925, s. S. 349.
- Gothan, W., Entwicklung der Pflanzenwelt im Laufe der geologischen Epochen. *Osterr.-w. 1909*, S. 442.
- Die Jahresringlosigkeit der paläozoischen Bäume usw. *Naturw. Wochenschr.*, 1911, N F 10, Nr. 28.
- 1920, s. unten bei Potonié.
- *Lehrbuch der Paläobotanik*. Berlin, 2. Aufl. 1921. Allgemeine Schlußbetrachtungen S. 423.
- Paläobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. *Fortschr. Geol. u. Paläontol.*, Berlin 1924, Bd. 8.
- Gondwanapflanzen aus der Sierra de Los Llanos und benachbarten Gebieten. *Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges.*, 1927, Bd. 39, H. 2.
- Der jetzige Stand der Kenntnisse von der Verbreitung der Flora am Ende des Paläozoikums, Vortrag 22. I. 1926. *Sitz.-Ber. d. Preuß. Geol. Landesanst. f.* 1926, ersch. 1926.
- Halle, T. G., Palaeozoic Plants from Central Shansi. *Palaeontologia sinica*, Ser. A., 1927, Vol. 2.
- On Leaf-Mosaic and Anisophylly in Palaeozoic Equisetales. *Sv. Bot. Tidskr.*, 1928, Vol. 22, p. 230.
- Hayek, A., *Allgemeine Pflanzengeographie*. Berlin 1926.
- Heer, O., Die tertiäre Flora der Schweiz (Flora tertiaria Helvetiae). 3 Bde., Winterthur 1855–59.
- *Flora fossilis arctica*. 7 Bde., Zürich 1868–83.
- Jeffrey, E. G., Conifers and the Coal Question. *Science* 1927, Vol. 55, p. 356.
- Jerosch, M., *Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora*. Leipzig 1903.
- Ihering, H. v., Die phytogeographischen Grundgesetze. *Engl. Bot. Jahrb.*, 1928, Bd. 62, S. 113.
- Irmscher, E., Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. *Mitt. a. d. Inst. f. Allg. Bot.*, Hamburg 1922, Bd. 5.
- Knowlton, F. H., Evolution of Geologic Climates. *Bull. Geol. Sc. Americ.*, 1919, Vol. 30, p. 499.
- Koch, Fr., Über die rezente und fossile Verbreitung der Koniferen usw. *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.*, 1914, Nr. 34, S. 81.

- Köppen, W., und Wegener, A., Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin 1924.
- Kräusel, R., Ist *Taxodium distichum* oder *Sequoia sempervirens* Charakterbaum der deutschen Braunkohle? Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1921, Bd. 39, S. 259.
— 1929, s. S. 20.
- Kubart, B., Bemerkungen zu Alfred Wegeners Verschiebungstheorie. Arb. Phytopaläontolog. Lab. Univ. Graz, 1926, Bd. 2, S. 1.
— Das Problem der tertiären Nordpolarflora. Ber. d. D. Bot. Ges., 1928, Bd. 46, S. 392.
- Leslie, T., IV. Observations on some Fossil Plants etc. Proc. Geol. Soc. S. Afr., 1921, p. XIX.
- Lundquist, G., Fossile Pflanzen der Glossopteris Flora aus Brasilien. K. Sv. Vet. Ak. Handl., 1919, Bd. 60, Nr. 3.
- Mattfeld, J., Die Grundlage und das Wesen des „Age and Area“- und „Size and Space“-Gesetzes von Willis. Englers Bot. Jahrb., 1924, Bd. 59, S. 183.
- Murbeck, Sv., Studien über Gentianen usw. Acta hort. Berg., 1897, Bd. 2, Heft 3.
- Murr, J., Neue Übersicht über die fossile Flora der Höttinger Breccie. Jahrb. Geol. Bundesanst., Wien 1926, Bd. 76, S. 153.
- Nathorst, A. G., Zur fossilen Flora Japans. Paläont. Abh. von Dames u. Kayser IV. 3, 1888.
— Arbeiten über die fossile Flora der Polarländer. K. Sv. Vet. Ak. Handl., 1894, 1897, 1902, N. F. Bd. 26, 30 und 36.
- Penck, A., Die Höttinger Breccie und die Inntalterasse nördlich Innsbruck. Abh. preuß. Ak. Wiss., Phys.-Math. Kl., 1921, Nr. 2.
- Potonié, W., Die Entstehung der Steinkohle, 5. Aufl. Berlin 1910 (6. Aufl. bearbeitet von W. Gothan, Berlin 1920).
— Zur Bildung der Braunkohlenflöze und Ökologisches über den Braunkohlenwald. Naturw. Wochenschr., 1921, N. F. Bd. 20, S. 225.
- Reid, E. M., A Comparative Review of Pliocene Flora. Quarterl. Journ. Geol. Sc., 1920, Vol. 76, p. 145.
— and Chandler, M. E., The Bembridge Flora, Catalogue of Cainozoic Plants in the Department of Geology, Brit. Mus. London 1926, Vol. 1.
- Sahni, B., The Present Position of Indian Palaeobotany. Presidential Address Bot. Sec. Ind. Sci. Congr. Calcutta. Proc. Asiatic Soc. Bengal. 1922 N. Ser., Vol. 17, p. 152.
— The Southern Fossil Floras etc. Presidential Address, Proc. 13. Indian. Sc. Congress, Sect. Geol., 1926, p. 229.
- Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich, 2. Aufl. 1926.
- Seward, A. C., Carbonifer. Plants fr. Peru. Qu. J. Geol. Soc., London 1921/22, Vol. 78, p. 278.
— Botanical Records of the Rocks: With Special Reference to the Early Glossopteris Flora. Nature, 1929, Vol. 124, p. 449.
- Stark, P., Das Klima der Postglazialzeit usw. Natur und Museum, 1929, H. 2.
- Stoller, J., Die Pflanzenwelt der Quartärs. In Gothan-Potonié, Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin 1921.
- Stolley, E., 1925, s. S. 126.
- Studdt, L. W., Die heutige und frühere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. Mitt. a. d. Inst. f. Allg. Bot., Hamburg, Bd. 6, S. 167 (auch Diss. Hamburg, 1926).
- Tenison, Woods, J. E., The Borneo Coalfields. Nature, 1885, Vol. 31, p. 584.
- Theory of Continental Drift, A Symposium on the Origin and Movement of Land Masses etc. as proposed by Alfred Wegener, van Waterschoot van der Gracht, B. Willis, R. T. Chamberlain, J. Joly, G. A. F. Molengraaff, J. W. Gregory, A. Wegener, Ch. Schuchert, Ch. R. Longwell, F. B. Taylor, W. Bowie, D. White, J. T. Singewald, J. and E. Berry. Publ. by the Americ. Assoc. of Petrol. Geol. Tulsa (Oklahoma) 1928.
- du Toit, A., Geological Comparison of South America with South Africa. Publ. Carneg. Inst. 1927.
- Walter, H., Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena 1927.
- van Waterschoot van der Gracht, W. A. J. M., 1928, s. oben: Theory of Continental Drift usw.
- Wegener, A., 1928, Ebenda.
— Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Braunschweig 1929, 4. Aufl.
- Weiß, E., Über die Entwicklung der fossilen Floren in den geologischen Perioden. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 1877, Bd. 29.
- Wettstein, R. v., Die fossile Flora der Höttinger Breccie. Denkschr. k. Ak. Wiss., Wien 1892, Bd. 59.
— Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena 1898.
— Deszendenz-theoretische Untersuchungen I. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Ak. d. Wiss. Wien 1900, Bd. 70.
- Willis, J. C., Age and Area. Cambridge 1922.
- Zalessky, M. D., Flore paléozoïque de la série d'Angara. Mém. du Com. Géol. Petrogr., 1918, Nouv. Sér. Livr. 174.
— Observations sur l'âge des dépôts à charbon du bassin de Kousnetz en Sibirie. Ann. Soc. Géol. du Nord. Lille 1925, T. 49, p. 159.
- Zeiller, R., 1900, s. S. 19.

III. Phylogenetisch-historische „Gesetze“.

Wir wollen nicht darüber rechten, ob die übliche Bezeichnung „Gesetze“ für die nachfolgend geschilderten historischen Allgemeinheiten gerechtfertigt ist. Soviel ist ja jedem klar, der von „historischen Gesetzen“ spricht, daß sowohl ein juristisches „Gesetz“, wie das in einer Integralgleichung ausdrückbare physikalische „Gesetz“ etwas anderes ist als ein „historisches Gesetz“. Ferner ist auch die Grenze zwischen einem historischen Gesetz und den anschließend zu schildernden Kausalzusammenhängen gerade bei phylogenetischen Vorgängen keineswegs leicht und scharf zu ziehen. Auch dies Problem der Begriffsabgrenzung soll uns nicht bekümmern. Der Ausdruck „Gesetz“ ist hier nichts weiter als eine übliche Bezeichnung; man faßt eben unter „historischen“ Gesetzen jene Allgemeinheiten zusammen, an denen uns vorwiegend die historische Seite interessiert, oder bei denen wir uns zunächst noch mit der Feststellung der historischen Fakta begnügen müssen. Um alle Mißverständnisse zu vermeiden, sei jedoch ausdrücklich betont, daß zunächst die Frage nach „Sinn“ und „Wert“ der Phylogenie nicht behandelt werden soll. Sie wird uns später S. 374 und 396 ff. im Zusammenhang mit den Kausalbeziehungen beim „Zweckmäßigkeitsproblem“ kurz beschäftigen.

A. Merkmalsdifferenzierung und andere phylogenetische Elementarreaktionen.

Auf die zunehmende **Differenzierung** des Pflanzenkörpers durch gesteigerte Ausbildung verschiedener Zellsorten habe ich schon so oft hingewiesen, daß ein Hinweis auf Abb. 2 genügen mag. Aber auch die verschiedenen Gewebe und Organe differenzierten sich in gleicher Weise. Wir beschränken uns völlig auf die Kormophyten. Da mag an die Differenzierung des Holzteils und an die zunehmende Komplizierung des Stelenbaus erinnert werden. Es sei ferner die Herausbildung von Sproßachsen, Blättern und Blütenorganen aus den wenig differenzierten Trieben („Telomen“) der Psilophyten, sowie die Umbildung radiärer Organe zu dorsiventralen erwähnt. Die Differenzierung der Fortpflanzungsorgane sei wenigstens mit einem Beispiel, mit der Umbildung von der Isosporie zur Heterosporie angeführt. Kurz, die zunehmende Differenzierung ist eigentlich so klar, daß sie meines Erachtens nicht ernstlich in Zweifel gezogen werden kann. Sie bedeutet eine Arbeitsteilung ursprünglich gleich funktionierender Zellen, Gewebe, Organe usw.

Natürlich gibt es auch manche Fälle, in denen die Differenzierung wieder verloren ging. Beispielsweise besitzen unter den Kormophyten die Wasserpflanzen reduzierte Organe, z. B. eine Stele, die manchmal einer Rhyniaceen-Protostele fast wieder gleicht; auch bei Parasiten ist die Rückdifferenzierung häufig unverkennbar.

Hand in Hand mit der gesteigerten Differenzierung von Zellen und Organen geht im allgemeinen die Fähigkeit zur Regeneration verloren gegangener Teile zurück. Algen mit ihrem noch wenig differenzierten Thallus regenerieren meist leichter als Kormophyten. Doch haben diese meist die Fähigkeit, durch Adventivknospen und ähnliche Ersatzbildungen etwa verloren gegangene Teile wenigstens physiologisch zu ersetzen (vgl. Winkler, Ungerer, Miede und die dort zitierte Literatur). Überhaupt ist bei den Tieren, die ja häufiger als die Pflanze ein wirkliches Individuum, eine geschlossene Einheit darstellen, diese Parallele zwischen Entwicklungshöhe und Abnahme der Regenerations-

fähigkeit wohl stärker ausgeprägt als bei den Pflanzen; selbst bei den Kormophyten haben ja die einzelnen Teile (wie etwa die einzelnen Zweige) eine viel größere Selbständigkeit und damit auch eine viel höhere Regenerationsfähigkeit als bei den höheren Tieren.

Als weitere weitverbreitete phylogenetische Elementar-Reaktionen können wir die **Verwachsungen** und **Spaltungen** nennen. Wie namentlich Goebel wiederholt (z. B. 1928, S. 463 ff. und 1923, S. 1591) ausgeführt hat, kann die Bezeichnung „Verwachsung“ irreführen. Nehmen wir als Beispiel die „verwachsenen“ Kronblätter der Sympetalen. Im Embryonalzustand werden hier keineswegs die einzelnen Kronblätter gesondert angelegt und verwachsen dann nachträglich miteinander. Sondern höchstens die Spitzchen des Kronensaumes erscheinen von Anfang an als selbständige embryonale Höcker. Die „verwachsene“ Hauptmasse der Kronenröhre ist bereits im embryonalen Zustand ein einheitlicher Ringwulst, der sich dann bei seinem Auswachsen als Kronenröhre in die Höhe streckt (Abb. 233).

Ähnlich beruhen wohl auch die meisten phylogenetischen „Verwachsungen“ eigentlich auf einem verstärkten Wachstum des basalen ungeteilten Abschnittes, während der geteilte Endabschnitt im Wachstum mehr zurückbleibt. Die „Spaltung“ ist dann, entwicklungsphysiologisch betrachtet, der umgekehrte Prozeß. Verwachsungen und Spaltungen sind also, genau besehen, auch Differenzierungsprozesse. Sie bedeuten eine Differenzierung der basalen und apikalen Gewebspartien in ihrem Wachstum.

Für unsere bisherige, vorzugsweise phänotypische, Betrachtung der sichtbaren Endstadien läuft der Vorgang natürlich aufs gleiche hinaus, einerlei ob echte oder nur scheinbare Verwachsung stattfindet. Nur müssen wir uns darüber klar sein, daß die Ausdrücke: „Verwachsung“ usw. eigentlich rein bildlich gebraucht sind. Übrigens steckt auch in der morphologischen oder systematischen Ausdrucksweise: „verwachsene“ Blütenblätter usw., meist diese bildhafte phylogenetische Vorstellung, die lediglich die Tatsache im Auge hat, daß bei den Ahnen die Kronblätter usw. frei waren, daß aber heute an ihre Stelle Kronröhren usw. getreten sind. Dies Faktum ist als Komplexvorgang kaum anzuzweifeln. Aufgabe der phylogenetischen Detailanalyse bleibt es, diesen Komplexvorgang weiter zu analysieren.

Die „Verwachsungen“ und „Spaltungen“ können aber offensichtlich manchmal noch weiter gehen, so daß am phylogenetischen Endzustand kaum mehr Spuren des Anfangszustandes erkennbar sind. Die phylogenetische Entwicklung läßt sich dann eigentlich nur durch den Vergleich mit anderen sicher als primitiv erkannten Zuständen, sowie durch den Vergleich der Organstellung usw. herausbringen.

Ein vielgenanntes Beispiel mag diese schwierige Frage etwas mehr verdeutlichen. Die Cruciferenblüte ist bekanntlich auch im Androeceum vierzählig; wir haben vier Gruppen von Mikrosporophyllen: zwei bestehen aus je einem kurzen Mikrosporophyll, die beiden anderen Gruppen aus je einem Paar langer Mikrosporophylle. Allgemein wird nun angenommen, daß ursprünglich alle 4 Gruppen gleichartig gewesen seien¹⁾. Nach der einen Auffassung, der „Spaltungstheorie“, die anfänglich, seit De Candolle, herrschte, und die kürzlich von Jaretsky (1928) noch eingehend begründet wurde, waren ursprünglich nur 4 Mikrosporophylle vorhanden; ein Paar längerer Mikrosporophylle soll also ein einziges bis auf den Grund „gespaltenes“ Sporophyll darstellen. Rein äußerlich besehen, sieht man einem solchen Zwillingssporophyll

1) Wir lassen hier außer Acht, daß die Autoren die „Ableitung“ häufig nicht rein phylogenetisch, sondern idealistisch-morphologisch aufgefaßt haben.

von der „Spaltung“ normalerweise nichts an. Sie sind genau so vollständig wie die einzelnen, kürzeren, und entwickeln sich in der Ontogenie von Anfang an selbständig.

Goebel (z. B. 1923, S. 1571) sprach sich daher umgekehrt für einen ungleich weit geführten Reduktionsprozeß aus. (Anhänger dieser Auffassung sprechen auch gelegentlich als Gegensatz zur Spaltung von vollständiger „Verwachsung“). Goebel nimmt an, daß die 4 Gruppen der Cruciferenblüte ursprünglich alle aus mehreren Mikrosporophyllen bestanden haben. — An den beiden Stellen, an denen heute das kürzere Mikrosporophyll steht, seien die Gruppen jeweils auf ein Mikrosporophyll reduziert, während bei den beiden längeren Mikrosporophyllpaaren noch jeweils zwei Mikrosporophylle übrig geblieben seien.

Nach der Spaltungstheorie steht heute also ein Paar Mikrosporophylle an Stelle eines einzigen; nach der „Reduktionstheorie“ umgekehrt ein einziges Mikrosporophyll an Stelle eines Paares bzw. vieler Sporophylle. Obwohl mir im Rahmen der Gesamtphylogenie die Goebelsche Anschauung besser fundiert erscheint (die Zahl der Sporophylle in der Angiospermenblüte ist sicher von einer größeren Zahl allmählich reduziert, vgl. oben S. 336), brauchen wir hier, wo es sich nur um eine beispielhafte Darstellung handelt, diese phylogenetischen Einzelfragen nicht zu diskutieren. Denn beide Fälle, sowohl die „Spaltung“ (also Vermehrung), wie die vollständige „Verwachsung“ (also Verminderung der Organzahl) kommen in der Phylogenie sicher vor. Als deutliches Beispiel einer Verminderung der Organzahl sei die Herabsetzung der Makrosporanzahl im Makrosporangienstand der Ginkgophyten genannt (vgl. Abb. 194 und 200). Umgekehrt ist eine Heraufsetzung der Organzahl in der Kormophytenphylogenie schon dadurch gegeben, daß die ältesten Kormophyten verhältnismäßig kleine und damit auch nicht allzu oft verzweigte¹⁾ Organismen waren. Die Telomzahl war bei einem Psilophyten sicher wesentlich kleiner als bei den von ihm abzuleitenden Pteridophyten und Phanerogamen.

Diese Veränderung der Organzahl ist eine weitere Elementarreaktion; wir können sie noch etwas schärfer fassen, wenn wir die entwicklungsphysiologischen Prozesse am Vegetationspunkt betrachten. Besonders deutlich sind die Verhältnisse dann, wenn wir Organe mit einer noch verhältnismäßig ursprünglichen Form der Organverkettung wählen, also etwa einen gabelig verzweigten Telomstand (Abb. 36) oder — da solche primitiv gestaltete Organe heute recht selten sind — ein gefiedertes Blatt (Abb. 250). Eine Herabsetzung der Organzahl bedeutet eigentlich eine Herabsetzung des Verzweigungsgrades; der Vegetationspunkt gliedert hier an Stelle einer Gruppe von Telomen ein einziges aus, für welches das ganze embryonale Gewebe auf einmal verbraucht wird. Eine Heraufsetzung der Organzahl bedeutet eine Heraufsetzung des Verzweigungsgrades; der Vegetationspunkt verwendet das embryonale Material, das ehemals für ein einziges Telom diente, für eine ganze Gruppe.

Eine solche entwicklungsphysiologische Betrachtung führt notwendig dazu, für starke Umbildungsprozesse die alten starren Homologievorstellungen mehr durch die „Homoplasie“-Annahme Spemanns zu ersetzen.

Diese wenigen „phylogenetischen Elementarreaktionen“:

1. Differenzierung ursprünglich gleichartiger Teile (Zellen, Gewebe, Organe),
2. Ungleich beschleunigtes Wachstum verschiedener Pflanzenteile,
3. Herabsetzung, bzw. Heraufsetzung des Verzweigungsgrades,

1) Jede Abgangsstelle eines Seitenorgans (Zweig, Blatt, Blattfieder usw.) bei den heutigen Kormophyten entspricht ja einer Gabelung bei den Psilophyten.

machen die ganze Fülle der organischen Umbildungsprozesse in der phylogenetischen Wandlung der Pflanzen aus. Es ist für die Kausalanalyse der Phylogenie sehr wichtig, daß der Formunterschied der Pflanzen — wir fassen hier zunächst einmal die bestbekannte Gruppe, die Kormophyten ins Auge — auf einer Kombination verhältnismäßig weniger Prozesse beruht.

Als ein gewisses Gegenstück zur zunehmenden Differenzierung innerhalb der einzelnen Stammreihen kann man festhalten, daß eine ganze Pflanzengruppe am Anfang oft mannigfaltiger in Erscheinung tritt als später. Sie probiert gewissermaßen in verschiedenen Stammreihen am Anfang eine ganze Anzahl von Varianten aus, während später nur eine dieser Varianten erhalten bleibt. Man vergleiche z. B. die Formenfülle, mit der die Articulaten ursprünglich um die Devon-Karbon-Wende in Erscheinung traten. Schon im Oberkarbon, als der Articulatenstamm noch in voller Blüte war, ist die Zahl der Typen erheblich zurückgegangen, während heute nur eine einzige, relativ einheitliche Gestalt, die der Gattung *Equisetum*, existiert.

Pflanzengruppen, welche weit in die Vergangenheit zurückreichen, repräsentieren darum auch oft noch eine ganze Reihe grundsätzlich verschiedenartiger Konstruktionslösungen, die den später entstandenen Gruppen fehlen. Ich erinnere hier an die verschiedenen Formen von Assimilationsfarbstoffen und Fortpflanzungsmodi, welche die Algen den Kormophyten voraus haben.

Die Pflanze „arbeitet“ hier ähnlich wie die Industrie, die auch im allgemeinen aus der großen Anzahl von Anfangskonstruktionen schließlich nur einige wenige weiterverwendet und weiterentwickelt.

B. Aufstieg und Niedergang.

Auch die Erörterung dieser Frage steht und fällt mit der scharfen Herausarbeitung der einzelnen Probleme.

Wenn wir zunächst die verschiedenen Pflanzengruppen nach ihrer Menge und Vertreterzahl als eine Einheit betrachten, so ist gar kein Zweifel, daß wir in sehr vielen Fällen rein beschreibend von einem Aufstieg und Niedergang sprechen können. Aus der Tatsache der Phylogenie ergibt sich zunächst ohne weiteres ein Aufstieg, d. h. eine Zunahme der Individuenzahl und der Formenmannigfaltigkeit einer Gruppe. Ich nenne nur die Diatomeen, leptosporangiaten Farne und Angiospermen, deren bis heute anhaltender Aufstieg für die ganze Gruppe und für viele Einzelgruppen wohl belegt ist. Es gab sicher eine Zeit, in der diese Formen schwächer als heute verbreitet waren. Aber auch ein Niedergang hinsichtlich der Zahl und der Formenmannigfaltigkeit liegt für viele Gruppen klar zutage. Es ist kaum ein Zweifel, daß die ganze Fülle paläozoischer Pflanzen, die wir kennen, die Lepidophyten, Sphenophyten, Calamiten, Coenopteridalen, Pteridospermen, Cordaiten usw. fast ausnahmslos ohne direkte Nachkommen ausgestorben sind, oder daß diese Nachkommen jedenfalls keine mit den Ahnen vergleichbare Rolle spielen¹⁾. Wenn man also rein beschreibend die phylogenetische Entwicklung mit einer Trauerweide vergleicht, bei der zwar die Äste zunächst aufstreben, sich aber nach einiger Zeit wieder abwärts wenden und dann endigen, ist dies Gleichnis unbedenklich.

Aber das Problem: Aufstieg und Niedergang hat eine viel weiter reichende, viel tiefer gründende und eigentlich die Kausalanalyse berührende Bedeutung. Wir fragen: Liegt in diesem Aufstieg und Niedergang ein allgemeines

1) Die gegenteilige Auffassung, z. B. von Steinmann, wird wohl heute kaum mehr ernstlich vertreten. Schon innerhalb der einzelnen „Arten“ führt ja der gewaltige Nachkommenüberschuß unvermeidbar — ähnlich wie beim Menschen — zum Aussterben der meisten Stammlinien (s. S. 376 f.).

biologisches Gesetz? und worin gründet die Tatsache des Aufstieges und Niedergangs? Ich brauche wohl nur Spenglers „Untergang des Abendlandes“ zu nennen, um die Verquickung des Problems mit der Schicksalsfrage des menschlichen Individuums und der menschlichen Gesellschaften anzudeuten.

Zwei Fragen legt so die Verbundenheit aller biologischen Wissenschaften der botanischen Phylogenetik vor:

1. Gibt es auch außer der Vermehrung oder Verminderung der Individuenzahl und der Formenmannigfaltigkeit noch etwas, was man Aufstieg und Niedergang in der Phylogenie nennen kann?

2. Liegt in diesem Aufstieg und auch insbesondere im Niedergang eine innere Notwendigkeit?

Ein wirklicher **Aufstieg** im Sinne einer „Höher“-Entwicklung schien natürlich solange ohne weiteres gegeben, als man den Menschen als „Krone der Schöpfung“ betrachtete und die gesamte Organismenwelt in einer linearen „Stufenfolge“ anordnete. Heute sind sich wohl die meisten Biologen darüber grundsätzlich einig, daß wir uns bei der Frage: Aufstieg oder Niedergang? von Anthropomorphismen freihalten müssen, daß wir den Menschen nicht als Maß aller Dinge betrachten dürfen.

Heißt das aber, daß in der Phylogenie, so, wie sie sich nach den naturwissenschaftlichen Daten abgespielt hat, überhaupt keine klare Linie, kein *Sinn*¹⁾, liegt?

Nein, eine solche Auffassung scheint mir unberechtigt. Es gibt klare Entwicklungslinien, die sich jeweils wie ein roter Faden durch die ganze Phylogenie hindurchziehen. Wir haben sie zum Teil soeben erwähnt, wie die zunehmende Differenzierung in äußerer Morphologie, Anatomie und Zahl der Zellsorten. Ausnahmen einer rückschreitenden Entwicklung gibt es allerdings (Parasiten, Wasserpflanzen usw. bei den Angiospermen). Aber innerhalb der Gesamtentwicklung verschwinden diese Ausnahmen gegenüber der allgemeinen Entwicklungstendenz einer zunehmenden Differenzierung.

Für die Gesamtheit der Pflanzenwelt liegt noch eine weitere Entwicklungstendenz klar zutage. Das ist die zunehmende Fähigkeit der Pflanze, Orte zu besiedeln, die ihr früher verschlossen waren. Bis zum Obersilur spielte sich das ganze Leben im Wasser ab. Also erst während des letzten, kleineren Zeitraumes, innerhalb dessen wir das Leben auf der Erde übersehen, hat die Pflanze die Fähigkeit gewonnen, das Festland zu besiedeln. Sie ist dabei in zunehmendem Grade vom Wasser unabhängig geworden. Heute sind es nur ganz wenige Wüstengebiete (z. B. die Salzwüsten Südpersiens), die auf größere Strecken dem pflanzlichen Leben völlig verschlossen sind.

Als letzten Fall einer gerichteten Entwicklungstendenz nenne ich die vorzugsweise Neuerwerbung systemerhaltender, vulgo „zweckmäßiger“ Einrichtungen, z. B. die Neuerwerbung der Einrichtungen an den Angiospermenblüten zur Bestäubung, zur Erzeugung und Verbreitung der Samen — Einrichtungen, welche den älteren Pflanzen bestimmt fehlten. Diese Entwicklungstendenz wird uns später bei der Kausalanalyse noch eingehend beschäftigen (S. 398).

Also, als aufsteigende Entwicklungstendenzen können wir auch frei von anthropomorphen Vorstellungen festhalten:

- zunehmende Individuen- und Formenzahl,
- zunehmende Differenzierung verschiedener Eigenschaften,
- zunehmende Fähigkeit der Besiedlung auf der Erde,
- vorzugsweise Neuerwerbung zweckmäßiger Einrichtungen.

1) „Sinn“ ist natürlich hier gemeint, so wie der Mathematiker von einem „Bewegungssinn“ spricht, also ohne irgendeinen metaphysischen Beigeschmack.

Gibt es auch **absteigende** Entwicklungstendenzen? Die Einstellung zu dieser Frage scheint mir, wie manche biologische Fragen, etwas stark von Modeströmungen abhängig. Modeströmungen, welche bei der innigen Verflechtung von Biologie und Weltanschauung, auch manchmal wieder biologische Auffassungen zurückstrahlen. Während zeitweise unter dem Einfluß darwinistischer und Haeckelscher Gedanken die allgemeine Lösung: „Fortschritt“ hieß und man nur die aufsteigende Tendenz beachtete, trat später — teilweise als gesunde Reaktion gegen Uebertreibungen, teilweise unter dem Einfluß einer pessimistischen Philosophie und der Dekadenzkultur, teilweise als Ausdruck eines Minus-Lamarckismus — die Neigung zutage, in der Stammesgeschichte der Organismen den Niedergang besonders stark zu betonen. „Deszendenz“ im wörtlichsten Sinne, ein Herabschreiten, ein Senilwerden sollte sich besonders leicht nachweisen lassen.

Als objektives Faktum einer absteigenden Entwicklung liegt jedenfalls das oben erwähnte allmähliche Aussterben zahlloser pflanzlicher Stammlinien vor. Wenn wir einen heutigen Bärlapp mit einem *Lepidodendron*, einen heutigen Schachtelhalm mit einem Calamiten, einen heutigen *Angiopteris* mit einem *Psaronius* vergleichen, so ist auch (abgesehen vom subjektiven Empfinden, daß die heutigen Pflanzen kümmerlicher aussehen als ihre baumförmigen Ahnen) ein objektiver Rückgang, wie die rückschreitende Individuengröße und der rückschreitende Anteil an der Gesamtvegetation unverkennbar. Bleiben wir bei den Lepidophyten als Beispiel! Ich habe früher (S. 144) absichtlich auf die rückschreitende Ausbildung des Schuppenkleides, also eines der charakteristischsten Merkmale beim Übergang von der Karbon- zur Permzeit besonders aufmerksam gemacht. Ruckschreitende Tendenzen sind unverkennbar, sobald wir eine Pflanzengruppe als Ganzes betrachten.

Aber in diesen Problemen stecken noch weitere Fragen, die wir nicht unbesehen bejahen dürfen. Wir müssen uns vor allem davor hüten, aus dieser rückschreitenden Tendenz zweierlei herauszulesen, oder richtiger gesagt in sie hineinzulesen:

Erstens bedeutet der Niedergang einer Pflanzengruppe nicht, daß sich auch innerhalb der einzelnen Stammlinien eine Rückentwicklung abspielt. Denn es ist z. B. keineswegs gesagt, daß die heutigen krautigen Lycopsiden die direkten Nachkommen der baumförmigen Lepidophyten sind. Die baumförmigen Lepidophyten sind nur dank ihrer Größe und ihres massenhaften Vorkommens die bestbekanntesten Vertreter im Karbon. Damals existierten aber daneben auch schon krautige Vertreter dieser Abteilung. Es ist viel wahrscheinlicher, daß die heutigen Lycopodien und Selaginellen von diesen krautigen karbonischen Vertretern abstammen als von den Lepidophyten. Innerhalb der bis heute erhaltenen Stammlinien der Lycopodien und Selaginellen gibt es also vielleicht gar keine rückläufige Bewegung. Diese heutigen Kräuter sind wahrscheinlich nur sehr konservative Organismen, deren Ahnen niemals baumförmige Ausgestaltung erreicht haben.

Zweitens muß man sich davor hüten, daß man in einer rückläufigen Bewegung, auch wenn sie sich innerhalb einer Stammlinie abspielt, direkt eine Senilitäts-, eine Dekadenzerscheinung sieht. Wir müssen solche Begriffe scharf unter die Lupe nehmen, wenn wir sie nutzbringend verwenden wollen. Der Senilitäts- und Dekadenzbegriff ist vom Schicksal des Menschen und der menschlichen Gesellschaft übernommen. Wir sehen als Boten des nahenden Todes beim Menschen Verfallerscheinungen, die Senilität, und wir sehen als Boten des Aussterbens einer Rasse Verfallerscheinungen, die Dekadenz. Das Aus-

sterben einer dekadenten Menschenrasse beruht auf einer kulturell und körperlich bedingten Verminderung lebensfähiger Nachkommen.

Wenn wir solche Erscheinungen in der Stammesgeschichte der Pflanze zu erkennen glauben, so müssen wir den Nachweis führen, daß es sich hier wirklich um Verfallserscheinungen handelt. Wir müssen zeigen, daß bestimmte Änderungen an den Organismen, wie etwa das „Verlöschen“ der Blattpolster bei den Lepidophyten (im Tierreich denkt man hier etwa an die Aufrollung und den Rückgang der Lobenzerteilung beim Gehäuse von Kreideammoniten¹⁾), ein Anzeichen für das Nachlassen der Lebensfähigkeit und für das nahende Aussterben seien. Vor allem müssen wir zeigen, daß es sich nicht um Anpassungserscheinungen an eine veränderte Umwelt handelt.

M. W. ist noch für keine einzige Gruppe natürlich wachsender Pflanzen (den umstrittenen „Sortenabbau“ kultivierter Pflanzen lasse ich absichtlich beiseite) eine derartige Senilitäts- oder Dekadenzentwicklung nachgewiesen. Bleiben wir bei einem Beispiel, das noch am ehesten wie ein solcher Senilitätsprozeß aussieht, etwa beim Verlöschen der Lepidophyten-Blattpolster im Rotliegenden. Eine wirkliche Senilität, eine Dekadenz läge doch nur dann vor, wenn die Lepidophyten nicht mehr die Kraft besessen hätten, Blattpolster auszubilden, wenn das Fehlen der Blattpolster eine Auswirkung innerer Schwäche, einer verminderten Lebensfähigkeit der Lepidophyten wäre.

Das aber ist nicht erwiesen. Es ist nicht einmal wahrscheinlich, daß die Lepidophyten des Rotliegenden weniger Nachkommen erzeugt haben als ihre Ahnen. Sie starben offensichtlich aus unter dem Einfluß von Umweltfaktoren, infolge der Änderung des Klimas und infolge verstärkter Konkurrenz durch die Gymnospermen. Der Blattpolsterrückgang ist wohl eine Anpassung an die veränderte Umwelt. Die Zahl der lebensfähigen Nachkommen verminderte sich nicht absolut, wie bei den Fällen der menschlichen Dekadenz, sondern höchstens relativ zur Möglichkeit des Gedeihens unter den veränderten Umweltbedingungen. Darauf beruht m. E. das Aussterben, wie ich an verschiedenen Stellen (vgl. S. 145 und 361) auseinandergesetzt habe. — Ähnlich liegt der Fall bei den Reduktionserscheinungen der Wasserpflanzen und der Parasiten. Auch hier beruht die rückläufige Entwicklung in vielen Fällen offensichtlich auf einer Anpassung an veränderte Lebensbedingungen. Es ist mir also viel wahrscheinlicher, daß derartige „Senilitätserscheinungen“ und rückläufige Prozesse vorgetauscht werden:

1. Durch das alleinige Überleben konservativer, weniger hoch entwickelter Sippen. (Beispiel: Lepidophyten — heutige krautige Lycopside).

2. Durch Anpassung an veränderte Lebensbedingungen, welche bereits erreichte Organisationsstufen entbehrlich machten. (Beispiel: „Verlöschen“ der Blattpolster bei den Lepidophyten im Rotliegenden, ferner Reduktionserscheinungen bei Wasserpflanzen und Parasiten unter den Angiospermen).

3. Durch verstärkte Konkurrenz neu sich entwickelnder Gruppen, die oft die höchstentwickelten Glieder einer anderen Pflanzengruppe am schärfsten traf. (Beispiel: Konkurrenzsieg der Gymnospermen gegenüber den Lepidophyten, Konkurrenzsieg der Angiospermen gegenüber den *Benettitales*).

Für diese Fragen ist es notwendig, daß wir uns die Aussterbeprozesse, so wie sie die pflanzengeographischen und pflanzensoziologischen Untersuchungen aufzeigen, möglichst deutlich vor Augen stellen. Zunächst müssen wir uns klar werden, was wir unter dem Aussterben einer „Art“ „Gattung“ usw. verstehen. Für einen Naturwissenschaftler besteht eigentlich kein Zweifel, daß es

1) Weitere Beispiele siehe insbesondere Abel (1929).

sich hier nicht um das Aussterben der Begriffe „Art“, „Gattung“ usw. handelt, sondern um das Aussterben der diese Art, Gattung usw. bildenden Individuen ohne Nachkommenschaft, d. h. der einzelnen Stammlinien. Dies Aussterben von Stammlinien ist ja bei dem ungeheuren Überschuß der Nachkommen ein tagtäglicher Vorgang. Auch daß die einzelnen Individuen bzw. Stammlinien sich gegenseitig im Konkurrenzkampf vernichten, ist unbestreitbar (vgl. unten S. 409). Solch ein vernichtender Konkurrenzkampf könnte ja nur dann unterbleiben, wenn jedes Pflanzenpaar nur ein einziges Paar zur Fortpflanzung gelangender Nachkommen erzeugte; denn von den heutigen Pflanzen besiedelbare, aber noch unbesiedelte Böden gibt es praktisch genommen nicht. Bis dahin stimmt der Malthussche Gedanke im Pflanzenreich ganz bestimmt.

Der Unterschied zwischen dem Aussterben einer ganzen „Art“ usw. gegenüber dem Aussterben einzelner Stammlinien ist aber nur quantitativer Natur. Es sterben in diesem Falle nicht nur sehr viele, sondern alle Stammlinien einer „Art“ aus, und die konkurrierenden Pflanzen sind viel weniger Mitglieder gleichartiger Stammlinien als andersartige, aber ökologisch gleichwertige Pflanzen. Das „Aussterben von Arten“ durch Konkurrenz beruht also auf wohlgesicherten und heute noch analysierbaren Prozessen.

Auffällig und viel behandelt ist das ungleiche Tempo der phylogenetischen Entwicklung: Es gibt Zeiten, in denen die Wandlung nach dem Zeugnis der fossilen Pflanzen verhältnismäßig langsam und gleichförmig vor sich ging, und Zeiten (Devon, U.-Karbon, U.-Kreide), in denen explosionsartig eine Fülle neuer Pflanzentypen auftraten (vgl. S. 396).

C. „Irreversibilitätsgesetz“.

Dies von Dollo aufgestellte und meist nach ihm benannte Gesetz spielt wohl mehr in der Zoologie bzw. Paläozoologie als in der Botanik eine Rolle (vgl. die Formulierung von Abel, Hennig und Karny 1925, S. 215 ff.). Es besagt die Nichtumkehrbarkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung.

Die Behauptung einer Allgemeingültigkeit dieses Gesetzes muß schon deshalb auf schwachen Füßen ruhen, weil wir notgedrungen bei der Feststellung irgendwelcher stammesgeschichtlicher Beziehungen das Dollosche Irreversibilitätsgesetz fast immer voraussetzen. Die genauen Entwicklungswege und Umwege, so wie sie ein wirklichkeitstreuere Stammbaum darstellen müßte, kennen wir ja viel zu wenig! Wir können sehr selten mit Bestimmtheit sagen, ob die Phylogenie wirklich in gerader Linie, ohne Umwege, ohne vorübergehende Rückkehr auf ein früheres Stadium vor sich gegangen ist. Wenn sich also beim Ahn und Nachfahr ein Organ in ähnlicher Weise entwickelt vorfindet, so nehmen wir in jedem Einzelfall bis zum Beweis des Gegenteils an, daß dies Organ, ohne vorübergehend einmal verschwunden gewesen zu sein, unmittelbar übertragen wurde. Formen, die das betr. Organ nicht haben, werden eben als Angehörige eines Nebenzweiges angesehen.

Diese Schlußweise ist — auch abgesehen von ihrer Unvermeidlichkeit — sicher für weitaus die meisten Fälle berechtigt. Die Hauptstütze für das Dollosche Gesetz bietet die auffällige Tatsache, daß ein verloren gegangenes Organ sehr oft durch analoge Bildungen ersetzt wird. Berühmte Beispiele sind ja im Tierreich der Ersatz der ehemaligen Flossen durch analoge Bildungen bei den sekundär ins Wasser gegangenen Säugetieren (Seehunden, Wale usw.). Im Pflanzenreich kann man denken an die Neubildung von Phyllokladien und Phylloiden an Stelle der verloren gegangenen Blattflächen, wie wir das z. B.

bei *Ruscus* und Akazien (Abb. 248) beobachten. Die Anhänger des Dollo'schen Irreversibilitätsgesetzes schließen dann weiter: wenn der Organismus ohne Schwierigkeiten ein verloren gegangenes Organ erneut bilden könnte, würde er in diesen Fällen auf einen solchen Umweg verzichten. Vorsichtige Paläontologen wie Abel und Hennig schränken darum ihre Zustimmung zum Dollo'schen Gesetz auf derartige Ersatzbildungen für verloren gegangene Organe ein.

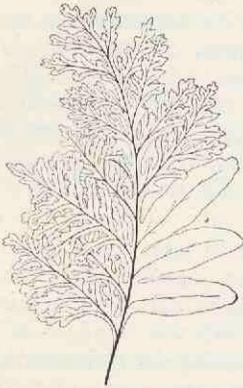


Abb. 245.

Polypodium vulgare
f. *trichomanoides*.

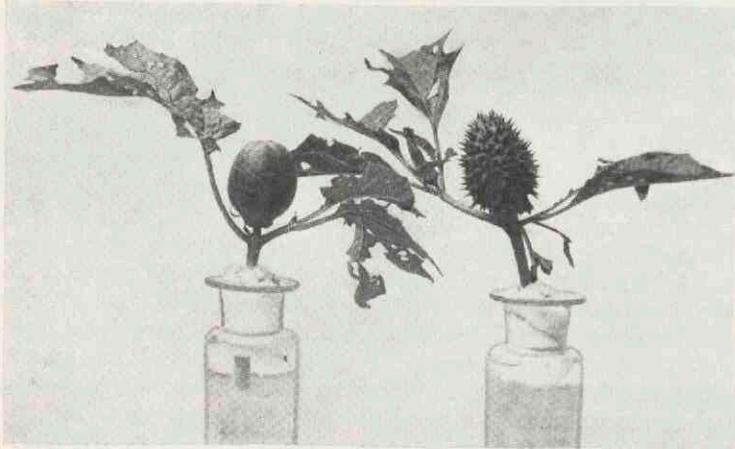
Unten rechts 3 Fieder mit
verwachsenen Phylloiden
wie bei der Normalform;
im übrigen die Mutations-
form mit wenig verwach-
senen Phylloiden.

[Aus Goebel (1918)
Fig. 1048.]

liegender Siebteil) erinnern weitgehend an die Protostele der ursprünglichen Kormophyten, z. B. der Rhyniaceen. Aber viele Einzelheiten, wie der Bau

Soweit ich die (namentlich im Pflanzenreich in Frage kommenden) Fälle übersehe, wird man unterscheiden müssen zwischen Umbildungsvorgängen, die aus einem Komplex sehr vieler phylogenetischer Elementarreaktionen bzw. Mutationen bestehen und Umbildungsvorgängen, die nur auf einer oder sehr wenigen Elementarreaktionen bzw. Mutationen beruhen. Wenn eine phylogenetische Abänderung sehr komplex ist, kann das Ausgangsstadium vielleicht in großen Zügen wieder erreicht werden. Aber immer wird sich dann der phylogenetische Umweg dadurch geltend machen, daß Einzelheiten des Endzustandes nicht mehr mit dem Ausgangszustand übereinstimmen.

Betrachten wir z. B. die Protostele mancher kormophytischer Wasserpflanzen! Gewiß, der allgemeine Bautyp sowie die geringe Differenzierung der Gewebe (ein zentraler Holzteil und ein darum

Abb. 246. *Datura Stramonium*.

Rechts die Normalform mit Stachel Früchten,
links eine Mutation, die *mutatio inermis*, ohne Stacheln.

Original. (Hort. bot. tubing.)

der Tracheiden und Siebröhren, die Einzelgruppierung des Siebteils u. a. sind keineswegs identisch mit der Urform. Weiter, die parasitischen Rafflesiaceen

sind wieder zum thallosen, d. h. fädig aufgelösten Körper zurückgekehrt; und doch wird kaum jemand annehmen wollen, daß die Einzelgestaltung ihres Körpers, z. B. ihre Zellen ohne Assimilatoren dem fädigen Zustand der Kormophytenahnen entsprechen.

Anders liegen wohl die Verhältnisse bei den kleineren Abänderungen, wie bei Einzelmutationen und phylogenetischen Elementarreaktionen. Hier zeigen schon die unmittelbaren Ergebnisse einer experimentellen Phylogenetik, daß sicher gelegentlich eine rückläufige Bewegung stattfindet. Die „Verwachsung“ der Phylloide kann sich z. B. mehr oder minder stark zurückbilden (Abb. 245), wie wir an zahllosen schlitzblättrigen Blattmutationen (meist als *mut.* oder „*var. laciniata*“ bezeichnet) sehen können. Ähnlich liegen die Verhältnisse der ebenso zahllosen Mutationen bzw. Abnormitäten, in denen etwa statt einer verwachsenen Blütenkrone oder eines verwachsenen Kelches freie Blütenorgane auftreten. Abb. 246 zeigt ein anderes derartiges Beispiel, den mutativen Verlust der Bestachelung bei *Datura*. Selbstverständlich ist die *Datura* nur mit dieser einen einzigen Eigenschaft zur Urform zurückgekehrt.

Überhaupt sind sogenannte „Rückmutationen“¹⁾, d. h. der Verlust einer während der Beobachtung neu erworbenen Anlage, sehr häufige Erscheinungen. Kurz, bei jenen Einzelabänderungen in der Phylogenie, die wir heute meist als Mutationen bezeichnen, ist ein Umkehrprozeß sicher nicht ausgeschlossen. Ja, es ist wahrscheinlich, daß allgemein ein neuer Zustand in der Phylogenie erst nach mehrmaligem Hin- und Herpendeln gefestigt beibehalten wird (vgl. S. 389). Je komplexer die Abänderungen in der Phylogenie jedoch werden, je mehr sich die Mutationen an einem Organ häufen, um so unwahrscheinlicher wird es, daß die Umkehr des Prozesses genau wieder zur Ausgangsform zurückführt. Dies ist wohl der berechnete Kern im Dolloschen Irreversibilitätsgesetz.

D. Polyphyletische, parallele und konvergente Entwicklung.

Man muß scharf unterscheiden zwischen:

- einer polyphyletischen Merkmalsentwicklung (Abb. 247 b) und
- einer polyphyletischen Stammesentwicklung (Abb. 247 a).

Eine heute wohl allgemein anerkannte polyphyletische Merkmalsentwicklung ist z. B. die „Sympetalie“, d. h. der Erwerb einer verwachsenblättrigen Blumenkrone. Sowohl bei den Dikotylen (Aristolochiaceen, Ericaceen, Primulaceen, Gentianaceen, Labiaten, Campanulaceen) wie bei Monokotylen (manchen Liliaceen, Amaryllideen usw.) haben einige Pflanzenfamilien, die offensichtlich aus verschiedenen freikronblättrigen Stammreihen herkommen, selbständig, d. h. „polyphyletisch“, dies Merkmal erworben. Es ist damit natürlich nicht gesagt, daß diese Stammreihen selbst „polyphyletisch“, also durch selbständige Urzeugungsakte entstanden seien. Die wenigsten Anhänger einer „polyphyletischen Entstehung der Sympetalie“ werden das behaupten wollen. Man meint bei der Behauptung einer „polyphyletischen“ Merkmalsentwicklung nur die Tatsache, daß der letzte gemeinsame Ahn das betr. Merkmal noch nicht besessen habe — daß beispielsweise der letzte gemeinsame Ahn der Sympetalenfamilien noch freikronblättrig gewesen sei.

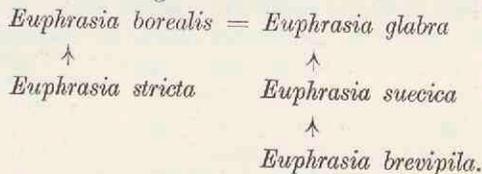
Man könnte eine solche polyphyletische Merkmalsentwicklung auch als „Polyphylie im Sinne der Systematiker“ bezeichnen. Denn das, was polyphyle-

1) Es ist allerdings noch eine offene Nomenklaturfrage, ob man bei diesen labilen Veränderungen des Erbcharakters von „Mutationen“ sprechen soll. Rein sachlich genommen bleibt die Tatsache des labilen Charakters von solchen Erbanlagen bedeutungsvoll genug.

tisch entsteht, das, was aus verschiedenen Wurzeln kommt, ist hier im allgemeinen nur die betreffende systematische Einheit, z. B. die Pflanzengruppe der Sympetalen.

Solche Fälle einer polyphyletischen Merkmalsentwicklung, einer Polyphyly im Sinne der Systematiker, sind sicher sehr häufig. Ich erinnere nur an die Wandlung der isosporen Fortpflanzung in die heterospore und schließlich in die Gymnospermie, eine Wandlung, die sich innerhalb der Kormophyten-Stammlinien mindestens 2—3mal abgespielt hat. Auch diese Frage der polyphyletischen Parallelbildung von Merkmalen wird uns bei der Kausalanalyse noch beschäftigen.

Einen weiteren sehr bemerkenswerten Fall „polyphyletischer“ Merkmalsentwicklung schildert Wettstein (1909). Zwei *Euphrasia*-Sippen (*E. borealis* Wettstein und *E. „glabra“*, eine unbehaarte Varietät von *E. suecica* Murb. et Wettst.) sind auf diesem „polyphyletischen“ Wege durch Verlust der Behaarung so ähnlich geworden, daß sie heute (nach Wettstein) in morphologischer Hinsicht durchaus nicht zu unterscheiden sind. Die Tatsachen selbst wollen wir hier nicht erörtern. Wettstein hat sich in seiner berühmten *Euphrasia*-Monographie (1896) darüber ausgiebig ausgesprochen. Das ausgezeichnete Beispiel mag nur die Problematik erläutern. Folgendes sind die von Wettstein angenommenen genetischen Beziehungen:



Während also diese beiden Entwicklungsreihen zu übereinstimmenden Formen führen, sind die (nach Wettstein heute noch vorhandenen) Ausgangsformen (*Euphrasia stricta* und *brevipila*) sehr wohl durch ihre Behaarung zu unterscheiden. Trotzdem wird wohl niemand, der überhaupt eine phylogenetische Wandlung annimmt, behaupten wollen, die beiden *Euphrasia*-Arten (die überdies erst durch die heutige „minutiös“ arbeitende Detailsystematik unterschieden wurden) seien durch selbständige Urzeugungsakte entstanden. Nur das Merkmal der Haarlosigkeit ist nach Wettstein polyphyletisch erworben.

An eine echte „polyphyletische“ Stammesentwicklung denkt aber z. B. Nägeli (1884, S. 465 ff.). Dieser Phylogenetiker nimmt an, daß die großen Stämme des Pflanzenreiches, die Schizophyten, verschiedene Algengruppen, die Kormophyten usw., wirklich jeder für sich selbständig durch einen eigenen Urzeugungsakt entstanden seien. Hanstein, Reinke und manche andere gingen sogar noch weiter. Nach ihnen hat sich jede Gattung, ja jede Art von Anfang an bis heute auf selbständigem Wege „polyphyletisch“, entwickelt. Aber selbst diese „Polyphyletiker“ hätten wohl kaum die Ansicht vertreten, daß die beiden oben geschilderten *Euphrasia*-Sippen mit ihrer polyphyletischen Merkmalsangleichung auf gesonderte Urzeugungsakte zurückgingen. Ob die uns bekannten Organismen durch „polyphyletische“ Stammesentwicklung entstanden sind, haben wir wiederholt (z. B. S. 33 und 297) erörtert. Ich habe an diesen Stellen auch schon ausgeführt, daß mir keine einzige Angabe einer polyphyletischen Stammesentwicklung bewiesen erscheint.

Zugunsten einer polyphyletischen Stammesentwicklung hat man schon oft die Auffassung verfochten, so gut wie sich ein Urzeugungsakt einmal abgespielt habe, könne er sich doch auch wiederholt haben. Dieser Auffassung wird man an sich wohl beipflichten können. Aber man darf nicht übersehen, daß zwischen

der Urzeugung und den „primitivsten“ bekannten Organismen (fossilen oder rezenten) eine ganz gewaltige Zeit- und Entwicklungsspanne verflossen sein muß. „Polyphyly“ im Sinne der Phylogenetiker bedeutet darum (Abb. 247), daß diese gewaltigen Entwicklungsweg parallel durchlaufen seien. Aber irgendein zwingender oder auch nur ein sehr wahrscheinlicher Grund, daß von diesen hypothetischen durch verschiedene Urzeugungsakte geschaffenen Gebilden mehrere Stämme parallel zu den doch in vielem recht übereinstimmenden „primitiven“ Lebewesen geführt hätten, besteht meines Erachtens nicht.

Man kann zweifeln, ob es zweckmäßig ist, bei zwei Vorgängen wie bei der polyphyletischen Merkmalsentwicklung und bei der polyphyletischen Stammesentwicklung dasselbe Wort „Polyphyly“ zu gebrauchen. Eines scheint mir jedenfalls selbstverständlich. Man darf den Leser nicht im unklaren lassen, in welchem der beiden Sinne man dies Wort „Polyphyly“ gebraucht. Wenn man das aber klar ausspricht, ob man die polyphyletische Merkmalsentwicklung oder die polyphyletische Stammesentwicklung meint, scheint mir die traditionelle Doppelverwendung des Wortes „Polyphyly“ wenigstens erträglich.

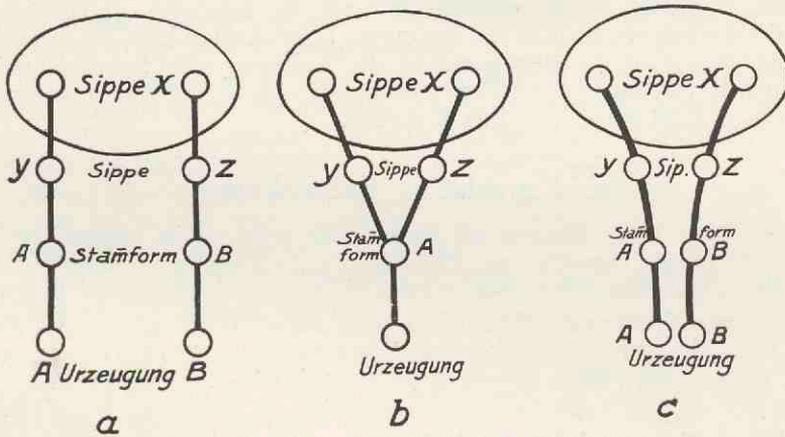


Abb. 247. „Polyphyletische“ Abstammung.

- a) Polyphyletische Sippenentstehung = Stammesentwicklung im phylogenetischen Sinne.
 b) Polyphyletische Merkmalsentstehung = Polyphyly im systematischen Sinne.
 c) in einem vermittelnden Sinne (vgl. Text).

(Original.)

In der Praxis ergeben sich allerdings durch die Doppelverwendung des Wortes „Polyphyly“ oft Schwierigkeiten, die z. B. sehr gut beleuchtet sind in einem Vortrag Abels (1909), sowie in der sich daran anknüpfenden Diskussion der auch das obige *Euphrasia*-Beispiel entnommen ist.

Diese Mißverständnisse und Schwierigkeiten werden nicht kleiner, sondern noch größer dadurch, daß sich über Monophylie und Polyphyly nicht nur zwei extreme, sondern eine ganze Reihe vermittelnder Auffassungen gegenüberstehen. Ich nenne hier nur eine weit verbreitete Auffassung (Nägeli 1884, S. 469 und A. Meyer 1927, S. 263): Die Abstammungslinien sollen zwar, je weiter wir in die Vergangenheit zurückgehen, immer mehr konvergieren (Abb. 247 c), aber sie sollen sich bei diesem rückwärtigen Verlauf gewissermaßen nur asymptotisch nähern, so daß also doch letzten Endes getrennte Urzeugungsakte vorliegen. Wir wollen diese ebenfalls als „polyphyletisch“ bezeichnete Auffassung durch ein freigewähltes Beispiel erörtern. Die beiden Familien der Labiaten und der Scrophulariaceen mögen solche „polyphyletisch“ entwickelte Familien sein; d. h. ihre Stamm-
 linien mögen vom Momente der jeweils selbständigen Urzeugung an immer ge-

trennt verlaufen sein. Aber in der Vergangenheit, etwa zur Psilophytenzeit, im Devon oder noch später zur Zeit der Urangiospermen, da wären die Vertreter der beiden Stammlinien noch nicht voneinander unterscheidbar gewesen.

Eine eingehende Diskussion über diese Frage, ob wohl eine monophyletische oder eine solche „asymptotisch-polyphyletische“ Entwicklung stattgefunden habe, erübrigt sich meines Erachtens. Wenn nämlich zwei Stammlinien bei ihrem Verlauf in die Vergangenheit zu so ähnlichen Zuständen führen, daß wir ihre Vertreter zur selben systematischen Art stellen würden, dann läuft es für die phylogenetische Praxis (und nur sie ist uns hier wichtig) aufs gleiche hinaus, ob man eine derartige Entwicklung monophyletisch oder „polyphyletisch“ nennt.

Üblicherweise unterscheidet man dann noch innerhalb der polyphyletischen Merkmalsentwicklung eine Parallelentwicklung und eine Konvergenzentwicklung. Im ersten Falle waren sich beide Stammreihen in den in Frage kommenden Merkmalen immer ungefähr gleich ähnlich; im 2. Falle dagegen waren sie anfangs oder vorübergehend viel unähnlicher als im Endzustand. Ein Beispiel für Parallelentwicklung haben wir oben schon erwähnt, die parallele Umbildung der Fortpflanzungsorgane von der Isosporie zur Heterosporie und zur Gymnospermie. Ein viel genanntes Beispiel einer konvergenten Merkmalsentwicklung ist die Herausbildung der Kakteengestalt bei drei habituell ursprünglich verschieden gestalteten Pflanzengruppen; bei den Kakteen, den sukkulenten Euphorbien und den Stapelien.

E. Korrelative Entwicklung.

Über diese Frage können wir im Grunde sehr wenig Allgemeingültiges sagen. Wir kennen eigentlich nur Einzelfälle, auf die ich zudem teilweise schon aufmerksam gemacht habe. Man wird 2 Fragen zu unterscheiden haben:

1. Werden bestimmte Merkmalsgruppen im allgemeinen in enger Korrelation vom Ahn auf die Nachkommenschaft unverändert übertragen?
2. Ändern sich zwei oder mehrere Merkmale regelmäßig in enger Korrelation?

Die erste Frage nach der korrelativen Übertragung unveränderter Merkmale (bzw. ihrer Anlagen) können wir als Ergebnis der Vererbungsuntersuchungen unbedingt bejahen. Auf dieser Feststellung beruht ja die ganze Erblichkeit. Auch begründen wir gewissermaßen auf die Umkehrung dieses Beobachtungssatzes unsere ganze historische Sippenphylogenetik dadurch, daß wir sagen: wenn zwei Formen noch eine große Summe übereinstimmender Merkmale haben, werden sie näher miteinander verwandt sein, als wenn sie in weniger Merkmalen bzw. Anlagen übereinstimmen.

Die zweite Frage ist viel weniger generell zu beantworten. Wiederholt (z. B. S. 26 und 320) habe ich darauf aufmerksam gemacht, wie falsch es ist, eine korrelative Entwicklung der Merkmale a priori in allen Fällen als selbstverständlich vorauszusetzen. Aber es gibt zweifellos korrelative Bindungen in der Phylogenie. Ich erinnere z. B. an die u. a. von Bower betonte Beziehung zwischen Insektenbestäubung und Zwitterblüte (S. 77), an die Verbindung zwischen Insektenbestäubung und Zwitterblüte (S. 321) usw. Es sind das fast durchweg relativ leicht durchschaubare ökologische Korrelationen, auf deren Bedeutung wir bei der Kausalbetrachtung nochmals zurückkommen müssen (S. 412). Daneben gibt es offenbar auch noch genetische (im Sinne der Erblichkeitsforschung) Korrelationen, daß nämlich eine einzige Mutation, eine „Genmutation“, mehrere äußerlich („phänotypisch“) erkennbare Merkmale beeinflusst. Sie liegt im einfachsten Falle schon dann vor, wenn eine Genmutation, z. B. der Verlust der Stachelbildung (vgl. Abb. 246) dahin führt, daß diese Stachelbildung nun regelmäßig an jeder Frucht der betr. Pflanze unterbleibt.

Etwas komplizierter ist der Fall, wenn die Mutation sich auch auf homologe Organe bezieht, wenn also z. B. die Verschmälerung der Blattzipfel gleichzeitig die Keimblätter, die Laubblätter, die Kelchblätter und die Blütenblätter betrifft, wie sich an verschiedenen Rassen der *Anemone Pulsatilla* sehr schön verfolgen läßt. Aber für nicht-homologe Organe und Erscheinungen ist eine korrelative Entwicklung nicht sehr häufig nachzuweisen¹⁾.

F. „Biogenetisches Grundgesetz“.

Haeckel hat dies „Gesetz“ bekanntlich in folgende Form gebracht: „Die Ontogenie ist eine kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenie.“ Dies „Gesetz“ spielt deshalb vor allem eine so große Rolle, weil es als einziges biologisches „Gesetz“ in weiteren Kreisen bekannt geworden ist. Auch bei ihm finden wir das Grundübel der phylogenetischen Problematik, daß trotz der vielen dankenswerten Auseinandersetzungen [vor allem von zoologischer Seite, z. B. Naef (1917), Tschulok (1922), Karny (1924), Franz (1927), Jeffrey (1924) sowie Sahni (1925)] die verschiedenen Einzelprobleme meist nicht scharf genug auseinandergehalten werden. Es stecken im Problem des „Biogenetischen Grundgesetzes“ drei Hauptproblemgruppen²⁾:

1. Die rein beschreibende Frage: Gleicht die Reihenfolge der ontogenetischen Zustände tatsächlich der Reihenfolge phylogenetischer Zustände, bzw. in welchen Punkten weicht sie ab? Gleichen also die Jugendstadien stärker als die erwachsenen Organismen den phylogenetischen Ahnenformen?

2. Ist die Übereinstimmung zwischen Ontogenie und Phylogenie so groß, daß wir aus der leichter erkennbaren Ontogenie Schlüsse auf den Ablauf einer uns unbekanntem Phylogenie ziehen können?

3. Welche entwicklungsphysiologischen Beziehungen herrschen zwischen Ontogenie und Phylogenie?

1. Beschreibende Feststellung der Tatsachen.

Die erste Frage, ob im rein beschreibenden Sinne die Ontogenie die Phylogenie wiederholt, können wir sicher bejahen. Allerdings nur mit der bekannten, schon von E. Haeckel betonten Einschränkung, daß die Ontogenie sehr oft kein reines Spiegelbild der Phylogenie ist, sondern verzerrt erscheint, gefälscht ist durch „caenogenetische“ Abänderungen. Also neben den Fällen, in denen die frühen ontogenetischen Stadien besonders stark den Ahnenformen gleichen, treten auch „caenogenetische“ Abänderungen auf, in denen sie besonders stark abweichen. Ich fasse zur Erläuterung hier nur einige bekannte, großenteils früher schon erwähnte Beispiele zusammen.

a) Übereinstimmung zwischen Phylogenie und Ontogenie.

zeigen z. B.:

| | Ontogenie | Phylogenie |
|-------------------------|--|---|
| 1. Zelldifferenzierung. | Keimzellen, embryonale Gewebe usw. bestehen im allgemeinen nur aus einer oder nur aus sehr wenigen verschiedenen Zellsorten. | Die Phylogenie der Organismen beginnt mit kaum differenzierten Zellen, erst allmählich steigert sich die Differenzierung (S. 29 und 370). |

1) Selbstverständlich handelt es sich hier nur um die Frage der kleinen Wandlungsschritte von der Größenordnung der Mutationen (vgl. auch unten S. 396).

2) Von angelsächsischen Phylogenetikern werden mit „recapitulation“ u. dgl. oft weitergehende Erscheinungen bezeichnet, so das Auftreten irgendwelcher atavistischer Merkmale.

| | Ontogenie | Phylogenie |
|---|--|---|
| 2. Stelärdifferenzierung. | Namentlich bei den heutigen Farnen, aber auch bei anderen Pflanzen, läßt sich eine zunehmende Differenzierung der Stele verfolgen. Das junge Stämmchen zeigt zunächst durchweg eine Protosteale, die sich über die Siphonosteale usw. (Abb. 115) zu den komplizierten Typen entwickelt. | Ausgangspunkt für die Phylogenie der Stele bei den Kormophyten ist die Protosteale, von der sich die komplizierteren Typen ableiten (S. 74 ff. und Abb. 27). |
| 3. Tracheiden-differenzierung. | Auch Tracheiden heutiger Koniferen, die im fertigen Zustand Hoffüpfel zeigen, werden zunächst mit Spiralversteifungen angelegt (Abb. 26). Ferner ist fast durchweg auch bei hochdifferenzierten Kormophyten das Protoxylem als Ring- oder Spiraltracheiden (bzw. -Gefäße) entwickelt. Bezeichnenderweise läßt sich ferner, namentlich bei paläozoischen Phanerogamen wie z. B. bei den Cordaiten, der allmähliche Übergang von der Spiraltracheide bis zur Tüpfeltracheide in einer breiten Zone besonders deutlich verfolgen (Abb. 203). | Die ältesten Kormophyten hatten Ring-, bzw. Spiraltracheiden. Aus ihnen differenzierten sich Netz- und schließlich Tüpfeltracheiden (S. 70 und Abb. 25). |
| 4. Uebergripf-elung. | Die ersten Blätter eines jungen Farnsporophyten zeigen überwiegend gabelige Verzweigung der Blattfiedern und der Blattadern, erst bei den Folgeblättern tritt allmählich fiedrige Verzweigung auf (Abb. 150). Übrigens ist der ganz gleiche Prozeß auch bei Phäophyten mit fiedriger Verzweigung beobachtet (Skottsberg 1903). | Der ursprüngliche Verzweigungsmodus ist bei den Kormophyten die Gabelung. Durch Uebergripf-elung hat sich daraus z. B. die fiedrige Verzweigung etwa der Blättchen und Adern eines Farnblattes entwickelt (Abb. 20). |
| 5. Verlagerung der Sporangien auf die Blattunterseite bei den Farnen. | Die Sporangienanlagen stehen häufig zunächst am Blattrand bzw. am Ende von Telomen und werden erst nachträglich auf die Unterseite der Blätter verlagert (Abb. 154). | Die ältesten Kormophyten, u. a. auch die ältesten Farne (S. 190 und Abb. 121), trugen die Sporangien durchweg als deutliche Telome, d. h. als Endauszweigungen auf kleinen Stielchen (vgl. Abb. 153). |
| 6. Spezialisierung der Folgeblätter gegenüber d. Erstlingsblättern. | Die Erstlingsblätter zeigen bei „spezialisiertem“ Laub häufig noch „normalen“ Bau. Beispiele: Bei Pflanzen mit Phyllocladien, Phyllokladien usw. haben die Erstlingsblätter häufig noch Laubblattcharakter. Bei <i>Acacia</i> (Abb. 248) sind die Erstlingsblätter noch gefiedert, ähnlich wie bei der Mehrzahl der Leguminosen, erst die Folgeblätter bilden den Blattstiel zu einem Phyllocladium um. Bei den Opuntien mit ihren blattlosen Flachsprossen sind die Keimblätter noch typische Laubblätter. Ferner zeigen die Keimlinge von Pflanzen mit Schuppen- oder Stachelblättern häufig noch die ursprüngliche Blattform. Bei <i>Juniperus sabina</i> sind die Jugendblätter beispielsweise noch „typische“ Nadeln, und erst die Folgeblätter sind als Schuppen gestaltet. (Ähnlich verläuft die Ontogenie bei andern <i>Juniperus</i> -Arten. Bei <i>Ulex europaeus</i> bildet der Keimling noch keine Stacheln, sondern Laubblätter aus.) | Die Ahnenpflanzen dieser Formen mit spezialisiertem Laub hatten noch normal entwickeltes Laub. Die Phyllocladien, Phyllokladien usw. sind ziemlich sicher verhältnismäßig junge Erwerbungen. Auch die Umbildung von Nadeln in Schuppen, von Laubblättern in Stacheln ist eine phylogenetisch junge Erscheinung. |

Ich habe das langbekannte und vielerwähnte Beispiel der Umbildung zu Phyllokladien, Phyllodien usw. zuletzt behandelt, weil wir hier im Gegensatz zu den anderen Beispielen die phylogenetischen Beziehungen nur aus den rezenten Formen erschließen können. Allerdings habe auch ich (wohl in Übereinstimmung mit allen Autoren, die diese Frage behandelt haben) keine Zweifel, daß diese Ableitung richtig ist. Aber solche Ableitungen, die sich nur auf rezentes Material stützen können, stehen hinsichtlich ihrer phylogenetischen Fundamentierung zurück hinter denjenigen, die sich paläobotanisch begründen lassen. Die Zahl derartiger Angaben über die Gültigkeit des Biogenetischen Grundgesetzes, rein nach rezenten Beobachtungen, ist jedoch sehr groß. Ich unterlasse ihre Aufführung im einzelnen und möchte als Beispiel nur noch auf die Darstellung der Spaltöffnungsphylogenie durch Porsch (1905) und Reh-fous (1917, 1923) verweisen. Ich halte die Auseinandersetzungen Porsch's in den großen Zügen für richtig; da aber ein spezielleres Eingehen (auch unter Berücksichtigung der fossilen Formen) über den Rahmen dieses Buches hinausgeht, sei eine speziellere Diskussion auf eine Sonderuntersuchung verschoben. Eine große Anzahl weiterer Beispiele finden wir ferner bei Goebel (1928, S. 467 f.), Potonié (1912, S. 18) und Massart (1894).

Interessant ist ferner die Tatsache, daß bei altertümlichen Pflanzen der ontogenetische Zeitabschnitt, innerhalb dessen die atavistischen Merkmale auftreten, oft wesentlich größer ist als bei den abgeleiteten Formen. Z. B. finden wir im karbonischen Cordaitenholz (Abb. 203) eine relativ breite Zone von Protoxylem mit Spiraltracheiden, bei den späteren (entsprechend gebauten) Holzstämmen, etwa der Koniferen, fehlt entweder diese Zone, oder sie ist doch sehr schmal. Auch bei den Osmundaceen finden wir ein ähnliches, im Laufe der Phylogenie verschwindendes atavistisches Merkmal. Bei *Thamnopteris* (Abb. 142 a) zeigen die noch im Stamm entwickelten Blattspursstränge die altertümliche protostelenartige (oder „mesarche“) Ausgestaltung des Holzteils; bei den jüngeren Osmundaceen tritt dagegen von vornherein die abgeleitete halbmondförmige Blattstete auf. Diese Beispiele, die sich noch erheblich vermehren ließen, deuten darauf hin, daß die atavistischen Jugendstadien im Laufe der Phylogenie mehr und mehr verkürzt wurden, bis sie in vielen Fällen vollständig verschwunden sind.

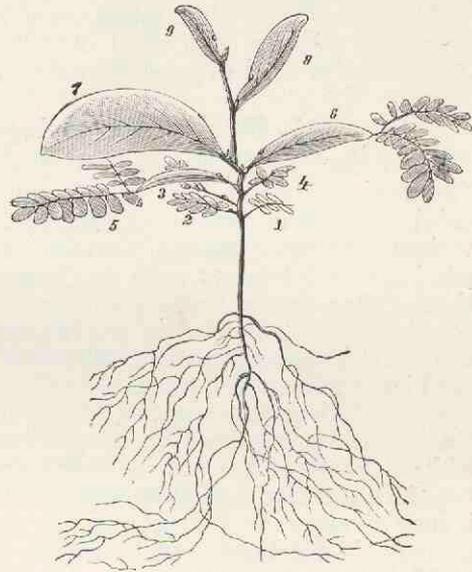


Abb. 248. *Acacia pycnantha*. Keimpflanze. Beispiel für das „Biogenetische Grundgesetz“.

- 1—4 gefiederte Erstlingsblätter.
5, 6 Übergangsblätter.
7—9 Phyllodien.

[Aus Fitting („Strasburger“) 1928, Abb. 136.]

b) Fehlende Übereinstimmung zwischen Ontogenie und Phylogenie.

Auch diese Fälle sind zweifellos häufig. Man muß allerdings beachten, daß im Rahmen der ganzen Diskussion über das Biogenetische Grundgesetz nur solche Fälle in Frage kommen, in denen die Jugendstadien von der Ahnen-

form stärker abweichen als die Folgestadien. Aber auch solche Fälle „caenogenetischer“ Abweichung kommen zweifellos vor. Ich nenne z. B. die Gestaltung der Kotyledonen, die als angeschwollene Reservestoffbehälter oder als Saugorgane usw. sicher oft weniger die Ahnenform der Blätter repräsentieren als die Folgeblätter. Ein weiteres Beispiel für das Nichtstimmen des Biogenetischen Grundgesetzes knüpft an unser obiges Beispiel der Übergipfelung an. Die jüngsten Blätter der Farne zeigen entsprechend ihrer geringen Größe durchweg nur eine sehr schwache Verzweigung, nur ganz wenige Gabelungen. Die Blätter der Urfarne waren aber sicher viel reicher unterteilt. Dies gilt ganz allgemein. Der Verzweigungsgrad ist bei Keimlingen fast immer caenogenetisch herabgesetzt. Ein Seitenblick aufs Tierreich ist hier vielleicht erlaubt. Von den berühmten Beispielen für das Biogenetische Grundgesetz, die wir Müller (1864) verdanken, hat u. a. das Beispiel des Naupliusstadiums in der Entwicklung der Krebse einer schärferen Kritik nicht standgehalten. Die drei Paar Beine des Nauplius sind wohl ohne Zweifel caenogenetisch reduziert. Für Jugendstadien ist eben ganz allgemein eine geringe Organzahl charakteristisch.

2. Möglichkeit phylogenetischer Schlüsse.

Auf die zweite Frage, ob diese Parallelen zwischen Ontogenie und Phylogenie ausreichen, um auch einmal aus der bekannten Ontogenie auf eine unbekanntes Phylogenie zu schließen, ist die Antwort eigentlich schon in den vorigen Abschnitten gegeben. Sie lautet, daß ein solcher Schluß nicht bindend sein kann. Wir können, wenn die Ontogenie der einzige Beweis ist, nie wissen, ob die Ontogenie nicht caenogenetisch gefälscht ist. Um die Tragweite der biogenetischen Schlußfolgerung, den Wahrscheinlichkeitsgrad ihrer Berechtigung zu überblicken, wäre es sehr verdienstlich, wenn einmal objektiv die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes in Fällen klarer phylogenetischer Zusammenhänge statistisch untersucht würde, ob und in welchem Umfange die Jugendstadien mehr der Ahnenform entsprechen als die erwachsenen Stadien. Leider fehlt m. W. fürs Pflanzenreich bisher eine solche Untersuchung. Die Autoren begnügen sich fast regelmäßig mit einer beispielhaften Darstellung, wobei dann immer entweder die Beispiele, welche stimmen, oder diejenigen, welche nicht stimmen, in den Vordergrund gestellt werden. Soweit ich mir einen Überblick über die Gesamtpflanzenwelt zu verschaffen versucht habe, ergab sich für 50 willkürlich herausgegriffene, genauer untersuchte und einigermaßen gesicherte Fälle (rein hypothetische Phylogeneseen blieben außer Betracht), daß in mindestens 80 % der Beispiele die Jugendstadien der Ahnenform ähnlicher waren als die Folgestadien, in fast 20 % dagegen war es umgekehrt. Diese Zahl ist sicher erst ein sehr roher Annäherungswert, aber sie drückt wohl ungefähr den Wahrscheinlichkeitsgrad aus, mit dem man nun in Fällen unklarer Phylogenie aus der Ontogenie auf den Gang der Abstammung schließen kann.

Eine etwas versteckte Form des Biogenetischen Grundgesetzes stellt der weitverbreitete Satz dar, daß man aus der (ontogenetischen) Entwicklung den „morphologischen Wert“, das „Wesen“, die „Homologie“ usw. eines Organs erkennen könne. Man spricht hier von einer „entwicklungsgeschichtlichen Methode“. Da die betreffenden Autoren sich aber trotzdem sehr oft formell in Gegensatz zum biogenetischen Grundgesetz stellen, sei etwas näher auf diese Frage eingegangen.

Aus den sehr zahlreichen gleichartigen Beispielen derartiger Schlußfolgerungen sei nur eines herausgegriffen: Hansen (1917, S. 11, 41 ff.) bezeichnet die Metamorphose der Blütenblätter, Laubblätter usw. als „eine Tatsache“, weil sie durch den mikroskopischen Verfolg der Ontogenie dieser Blattorgane erwiesen sei. Die Teile der Blüte (Kelch, Krone, Sporophylle) seien anfangs „Blätter“. Was heißt das?

Wenn wir feststellen, daß die Jugendform von Organen, die im Alter verschieden aussehen, übereinstimmen, daß also die Organe der Blüte anfangs den Laubblattorganen gleichgestaltet sind, so bedeutet diese Feststellung zunächst nur die Konstatierung einer Gemeinsamkeit, ähnlich der Feststellung, daß zwei Blüten die gleiche Staubblattzahl haben. Wir stellen in der übereinstimmenden Jugendform unmittelbar nur die Tatsache des Gleichseins fest: sei es im entwicklungsgeschichtlichen Sinne eine Gleichartigkeit der äußeren Erscheinung, sei es im entwicklungsphysiologischen Sinne eine Gleichartigkeit der Potenzen, der Gestaltungsfaktoren.

Eine solche Gleichartigkeit wird für uns aber erst bemerkenswert durch die Verwendung. Es ist für diese Frage prinzipiell gleichgültig, ob wir dabei die Gleichartigkeit in der Staubblattzahl oder in der Eiweißbeschaffenheit oder in der Jugendgestaltung festgestellt haben; wir können immer die Gleichartigkeit nur in drei grundsätzlich verschiedenen Weisen verwenden:

1. Zur reinen Registratur bzw. zu irgendeiner anderen praktisch mehr oder minder bedeutsamen Zweckgruppierung (z. B. „Systematik“).

2. Zur „idealistischen“ Gruppierung, wenn man überzeugt ist, daß z. B. in unserem Falle die Jugendstadien besser und wahrer die „Idee“, das „Wesen“, den „Bauplan“ usw. künde als das Alterstadium.

3. Zur phylogenetischen Gruppierung, etwa in unserem Beispiel, daß wir im Sinne des Biogenetischen Grundgesetzes sagen: die Jugendform verrät uns die phylogenetische Urform¹⁾.

In dieser „entwicklungsgeschichtlichen“ Methode steckt also heute nach dem Sieg des Deszendenzgedankens sicher sehr weitgehend ein phylogenetischer Gedanke. Leider tritt er allerdings oft nur in einer schwer durchschaubaren Verflechtung mit anderen, vorzugsweise „idealistisch“-morphologischen Gedankengängen auf. Jedenfalls unterscheidet sich die ontogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Methode nur dann von der phylogenetischen Methode, also von der Anerkennung des „Biogenetischen Grundgesetzes“, wenn sie „idealistisch“-morphologisch und damit äußerst subjektiv orientiert ist.

3. Entwicklungsphysiologische Beziehungen.

Die dritte Frage nach den entwicklungsphysiologischen Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie behandeln wir besser erst im Zusammenhang mit anderen ontogenetischen Erscheinungen, denen der nächste Abschnitt gewidmet ist.

G. Alterserscheinungen, Mißbildungen und ihre Bedeutung für die Phylogenetik.

Es ist schon oft beobachtet, daß auch als Alterserscheinung phylogenetisch ursprüngliche Merkmale auftreten. Der Fall ist gewissermaßen eine Parallelercheinung zum Biogenetischen Grundgesetz und scheint mir namentlich wegen der entwicklungsphysiologischen Konsequenzen wichtig. Leider sind auch hier die tatsächlichen Verhältnisse noch lange nicht genügend untersucht. Wir können nur einzelne herausgegriffene Beispiele anführen.

Die Gabelung der Nerven an Farnblättern tritt z. B. nicht nur an den Erstlingsblättern sondern auch gewissermaßen als Alterserscheinung an den letzten Seitennerven eines erwachsenen Blattes auf. Correns (1928, S. 34 f.) beschreibt ferner Geraniaceen-Stöcke, welche neben der ursprünglicheren Form der Zwitterblüte auch eingeschlechtige Blüten hatten; das Urstadium

1) Vgl. dazu unten S. 426.

(die rein bzw. vorzugsweise zwittrige Blüte) herrschte hier sowohl unter den ältesten wie unter den jüngsten Blüten vor. Schließlich weist Goebel (1928, Abb. 10) darauf hin, daß bei *Umbilicus pendulinus* die im vegetativen Leben „typische“, aber sicher abgeleitete Schildform der Laubblätter Schritt für Schritt verloren geht, wenn die Hochblätter gebildet werden.

Auch die Mißbildungen, seien sie experimentell oder durch äußere Störungen oder durch uns unbekannte Ursachen erzeugt, gehören in diese Klasse von Erscheinungen. Wir haben gelegentlich schon die Frage diskutiert, ob solche Mißbildungen Ahnenformen repräsentieren, so bei den „Durchwachungen“ der *Equisetum*-Blüten (S. 178) und der Koniferenzapfen (S. 301), bei den zahlreichen Makrosporangien von *Ginkgo* (S. 278) u. a. Andere Fälle, in denen Mißbildungen sicher die Ahnenform repräsentieren, sind z. B. die abnormen Zwitterblüten bei *Melandryum rubrum* nach Infektion durch *Ustilago violacea*, *Iris*-Blüten mit zwei Kreisen von Mikrosporophyllen (Heinricher), *Campanula*-Arten mit freien Kronblättern, Compositenblüten mit einem Kelch an Stelle des Pappus (vgl. Penzig, Worsdell und Strohl). Kurz, es ist wohl kein Zweifel, daß in manchen derartigen Fällen „pathologische“ Abweichungen die Ahnenformen repräsentieren. In anderen Fällen sind aber die Monstrositäten auch ebenso klar Neuerwerbungen.

Damit wiederholt sich die Frage 2 des Biogenetischen Grundgesetzes, ob und wieweit Mißbildungen für die Phylogenie etwas aussagen. Ich möchte auf die Geschichte dieser heiß umstrittenen Frage nicht näher eingehen, da die verschiedenen Ansichten auch schon wiederholt zusammengestellt sind (z. B. Velenovsky, Küster, Strohl u. a.). Wie beim biogenetischen Grundgesetz scheint mir die Wahrheit in der Mitte zu liegen. Neben einigen völlig pathologischen Mißbildungen gibt es zweifellos ziemlich viele „atavistische“ Mißbildungen (vgl. z. B. auch die Fälle von Kälteatavismen, welche Potonié 1912, S. 21 zusammenstellt). Mißbildungen machen also einen phylogenetischen Urzustand wahrscheinlich. Wie hoch jedoch die Wahrscheinlichkeit ist, mit der man aus einer Mißbildung auf den Urzustand schließen kann, läßt sich schwer sagen. Denn auch hier fehlt es noch an eingehenderen — wohl statistisch zu anzulegenden — Untersuchungen. Es sei darum vorläufig auf die Zusammenstellungen der Tatsachen [vgl. insbesondere Penzig (1921/22), Worsdell (1916) und Küster (1925)] verwiesen.

Entwicklungsphysiologische Beziehungen.

Die Ausnutzung der Mißbildungen zu phylogenetischen Schlüssen ist namentlich deshalb nicht leicht, weil eine „Mißbildung“ wohl niemals in ihrem phänotypischen Gesamtbild, so wie sie uns entgegentritt, vollständig dem Ahnenzustand entspricht. In der Regel ist nur das eine oder andere Merkmal abnorm verändert, die übrigen damit in Beziehung stehenden Merkmale sind es jedoch nicht. So ergeben sich Disharmonien, die eben den pathologischen Gesamteindruck der „Abnormitäten“ bedingen.

Damit sind wir an die entwicklungsphysiologische Problematik dieser Beziehungen zwischen den ontogenetischen und phylogenetischen Wandlungen gelangt. Diese Frage leitet natürlich in das Problem der phylogenetischen Kausalanalyse hinüber.

Es ist — um die Tatsachen nochmals kurz zusammenzufassen — deutlich, daß atavistische Merkmale dann besonders häufig auftreten, wenn die Organismen nicht, noch nicht, oder nicht mehr vollkräftig, „typisch“ entwickelt sind. Der Organismus sinkt hier leicht auf die Ausgestaltung früherer Generationen zurück. Er ist einem Dynamo bester Konstruktion zu vergleichen, der auch nur Leistungen älterer Konstruktionen vollbringen kann, wenn er noch nicht,

bzw. nicht mehr „auf Touren“ gekommen ist oder verschmutzt bzw. sonstwie nicht in Ordnung ist.

Die historisch-phylogenetische Feststellung eines Rückschlags auf alte Zustände steht somit sicher nicht in Widerspruch zu der kausalanalytischen, u. a. von Goebel (1928, S. 473 ff.) vertretenen Auffassung, derartige Erscheinungen seien Hemmungsbildungen. Sie steht auch weiterhin nicht im Widerspruch zu der von Peter (1920) besonders scharf verfochtenen Tatsache, daß atavistische Erscheinungen, welche wie die Jugendstadien (und wohl auch viele Altersstadien) regelmäßig auftreten, eine funktionelle Bedeutung haben und ferner, daß die Abweichungen, die Mißbildungen, pathologischen Charakter haben. Ich erwähnte oben schon, daß dieser pathologische Charakter sich sehr oft aus der Disharmonie ergibt, weil nur ein Merkmal — nicht aber die anderen das gleiche Organ gestaltenden Merkmale — auf die Urform „zurückschlägt“. Ein Beispiel:

Bei mehreren Blütenpflanzen hat man eine Verdoppelung der Krone beobachtet, indem an Stelle von Kelchblättern eine äußere Blütenkrone auftritt („calycanthe“ Blüten). So hat schon Goethe zu seiner „Metamorphose der Pflanzen“ eine Primel (*Primula*) gezeichnet (vgl. Hansen 1907, Taf. E, F), bei der scheinbar 2 Kronen ineinander stecken, die aber kelchlos ist. Als Rückschlag auf die Ahnenform kann man diese Mißbildung deshalb bezeichnen, weil bei altertümlichen Kormophyten die ausgeprägte und strenge Sonderung der Blütenhülle in Kelch und Krone sicher fehlte. Natürlich ist jedoch eine solche Mißbildung, als Ganzes genommen, keine Rückkehr zur Ahnenform.

Wir können aber den Fall etwas weiter analysieren. Diese Doppelkrone kommt, wie wir aus Erbliehkeitsuntersuchungen (Ernst) wissen, durch eine Genmutation¹⁾ zustande, welche Gleichartigkeit der beiden Blütenhüllkreise bewirkt. „Vergrünungen“ sind die umgekehrte Form der Angleichung, die Angleichung der Krone an den Kelch. Dies Zurückgehen auf die Gleichartigkeit der beiden Hüllkreise ist bestimmt ein Rückschritt auf altertümliche Zustände, also eine Verlustmutation. Die Disharmonie, welche einen solchen Atavismus zur „Mißbildung“ stempelt, ergibt sich aus der Tatsache, daß die anderen Blütenmerkmale nicht auch entsprechende Verlustmutationen aufweisen, sondern daß nun beide Blütenhüllen den hochentwickelten Charakter der Primelkrone zeigen.

Daraus können wir mancherlei schließen. Einmal ist bemerkenswert, daß auch bei heutigen Organismen, gewissermaßen unter der Oberfläche der neu erworbenen Fähigkeiten, noch die Potenzen der Ahnengestaltung schlummern. Die phylogenetische Neuerwerbung ist also mehr ein Hinzuerwerben als eine Abänderung oder gar ein Verlieren. Das bezieht sich selbstverständlich nur auf die Erbanlage und weniger auf den Phänotypus. Phänotypisch stellen z. B. die 3 Mikrosporophylle von *Iris* gegenüber den 6 Mikrosporophyllen der Liliiflorenurform einen Verlust dar. Genotypisch sind sie eine Neuerwerbung, die in Rückschlägen (vgl. Heinricher 1928) wieder aufgegeben werden kann.

Dann ist bemerkenswert die relative Unabhängigkeit der einzelnen Merkmale im Wiederverschwinden. Das deutet auf die komplexe Natur solcher phylogenetisch erworbener Merkmale und damit auf eine selbständige Erwerbung einzelner Merkmale hin.

Diese Parallele zwischen Ontogenie und Phylogenie, wie sie sich im „Biogenetischen Grundgesetz“ und in verwandten Erscheinungen widerspiegelt,

1) Selbstverständlich gibt es daneben auch rein phänotypische ähnliche Mißbildungen.

scheint mir außerordentlich zukunftsweisend. Wir werden auf sie auch nochmals bei der Kausalanalyse (S. 415) zu sprechen kommen. Vielleicht läßt sie sich in der experimentellen Erforschung noch etwas weiter verwerten, wenn wir uns der innigen Verflechtung von Ontogenie und Phylogenie (ohne irgendeinen mystischen Hintergrund) noch mehr bewußt werden.

Nur die menschliche Betrachtungsweise zerschneidet ja aus historischen und rein praktischen Gründen die Gesamtheit des organischen Wandlungsprozesses in die zwei Abschnitte: Ontogenie und Phylogenie. Und eben wegen dieses willkürlichen Schnittes muß man mit Nachdruck betonen:

Auch die Phylogenie ist ein physiologischer Prozeß!

Literatur.

Phylogenetisch-historische Gesetze (s. auch S. 422).

- Abel, O., Was verstehen wir unter monophyletischer und polyphyletischer Abstammung? Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1909, Bd. 59, S. 129.
 — Palaeobiologie und Stammesgeschichte, Jena 1929.
 Alexandrov, W. G., Über die Entwicklung der Hoftüpfel in den Tracheiden der Kiefer. Planta 1927, Bd. 3, S. 628.
 Bateson, W., Evolutionary Faith and Modern Doubts. Science 1922, Vol. 55, p. 55.
 Berry, 1920, s. S. 19.
 — Ref. über Scott. Science, 1924, Vol. 60, p. 245.
 Börner, C., Die natürliche Schöpfungsgeschichte usw. Leipzig 1923.
 De Candolle, s. S. 20.
 Čelakovský, L., Zur Lehre von den kongenitalen Verwachsungen. Sitz.-Ber. K. Böhm. Ges. d. Wiss., Math.-Nat. Kl., 1903, S. 1.
 Correns, K., s. S. 422.
 Diels, L., Ueber Jugendformen und Blütenruhe im Pflanzenreich. Berlin 1906.
 Engler, A., Prinzipien der systematischen Anordnung usw. In Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Leipzig 1926, Bd. 14 a.
 Franz, V., Probiologie und Organisationsstufen. Schaxels Abh. z. theoret. Biol., 1920, H. 6.
 — Ontogenie und Phylogenie usw. Berlin 1927.
 Gates, R. R., Mutations and Evolution. New Phytol. 1920, Vol. 21.
 Gegenbauer, C., Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Morphol. Jahrb. 1889, Bd. 15, S. 1.
 Goebel, 1923 und 1928, s. S. 19.
 Hansen, A., Goethes Metamorphose der Pflanzen. Gießen 1907.
 Hanstein, J. v., Das Protoplasma als Träger der pflanzl. u. tier. Lebensverrichtung. Heidelberg 1880.
 Hayata, s. S. 423.
 Hennig, E., Paläontologie und Entwicklungslehre. Naturw. 1916, Bd. 4, S. 514.
 — Wege und Triebkräfte organischer Entfaltung. Ebenda 1927, Bd. 15, S. 260.
 — Zum Wesen und Problem der Anpassung. Ebenda 1928, Bd. 16, S. 571.
 Heinriche, s. S. 423.
 Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1869.
 Jaretsky, R., Bildungsabweichungen an Cruciferenblüten. Planta. 1928, Bd. 5, S. 381.
 Jeffrey, E. C., The Present Status of the Biogenetical Law. Science. 1924, Vol. 60, p. 531.
 Kärny, s. S. 19.
 Küster, s. S. 423.
 Massart, J., La récapitulation et l'innovation en embryogénie végétale. Bull. soc. r. Belg., 1894, T. 33, p. 150.
 — L'évolution est-elle irréversible? Acad. r. de Belg. Mém. (Sc.) 1924, T. 7, Fasc. 10.
 Meyer, A., Logik der Morphologie usw. Berlin 1927.
 Mische, H., Das Archiplasma. Jena 1926.
 Müller, F., Für Darwin. 1864.
 Naef, A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde der Stammesgeschichte. Jena 1917.
 Penzig, s. S. 423.
 Peter, K., Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1920.
 Plate, L., s. S. 423.
 Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905.
 Potonié, H., Die von den fossilen Pflanzen gebotenen Daten für die Annahme einer allmählichen Entwicklung vom Einfacheren zum Verwickelteren. Naturw. Wochenschr., 1901, N. F., Bd. 1 H. 1.

- Potonić, 1912, s. S. 19.
- Rehfofs, L., Étude sur les Stomates. Diss. Genf 1917.
- Sur la Phylogénie des Stomates. C. R. Soc. phys. et hist. nat. Genf. 1923, T. 40, p. 68.
- Reinke, J., Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
- Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane I und II. Arb. a. d. Bot. Inst. Würzburg, 1880/82, Bd. 2, S. 452.
- Sahni, B., The Ontogeny of Vascular Plants and the Theory of Recapitulation. Journ. of Indian. Bot. Soc. 1925, Vol. 4.
- Schäffer, C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen für phylogenetische Untersuchungen. Abh. a. d. Geb. d. Naturw., Bd. 13, herausgeg. v. Nat. Ver. Hamburg 1895.
- Senn, G., Die Grundlagen des Hallierschen Angiospermensystems. Beih. z. Bot. Centralbl., 1904, Bd. 17, S. 129.
- Skottsberg, C., 1903, s. S. 57.
- Steinmann, G., Einführung in die Paläontologie, 2. verm. Aufl., Leipzig 1907.
- Strohl, J., Mißbildungen im Tier- und Pflanzenreich. Jena 1929.
- Ungerer, E., Die Regulationen der Pflanzen, 2. Aufl., Berlin 1926.
- Velenovsky, s. S. 19.
- Wettstein, R. v., Monographie der Gattung Euphrasia. Leipzig 1896.
- 1909 s. Diskussion im Anschluß an den Vortrag von Abel, 1909.
- Winkler, H., Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw., 1913, Bd. 3.
- Worsdell, Principles of Plant-Teratologie. London 1916.

II. Teil.

Kausalanalyse¹⁾ der Phylogenie.

Die Kausalanalyse ist der umstrittenste Punkt der ganzen Phylogenie. Gerade die Hauptstreitpunkte sind aber offensichtlich nur deshalb so umkämpft, weil die Beteiligten „mit verschiedenen Zungen“, d. h. aneinander vorbei reden. Wir wollen daher versuchen, unsere Darstellung möglichst Schritt für Schritt aufzubauen und auch die Basis aufzuzeigen, auf der unsere einzelnen Aussagen und Schlüsse ruhen.

I. Vorbemerkungen.

A. Die Phylogenie ist ein physiologischer Prozeß.

Das ist natürlich keine neue Entdeckung. U. a. hat schon Nägeli (1884) mit Nachdruck für eine physiologische Auffassung des phylogenetischen Umbildungsprozesses gekämpft. Vielleicht hat sich seine Grundauffassung nur deshalb nicht so recht durchgesetzt, weil Nägeli bereits mit einer fertigen aber allzu hypothetischen Lösung gekommen ist. So ist denn zeitweise diese Selbstverständlichkeit von der physiologischen Natur der Phylogenie wieder etwas in Vergessenheit geraten.

Wenn wir die Phylogenie als physiologischen Prozeß anerkennen, ergeben sich für die Kausalanalyse sozusagen von selbst eine Reihe von Thesen, die wir hier vorausskizzieren wollen:

1. Eine erfolgreiche phylogenetische Ursachenforschung ist wie jede Kausalanalyse undenkbar ohne Experiment. Was heißt phylogenetisches Experiment? — Es heißt, daß wir die zu untersuchenden Organismen in derart kontrollierbare Bedingungen bringen, daß ihr Umbildungsprozeß sich nur in den von uns behaupteten Bahnen abspielen kann. Von solchen experimentellen Ergebnissen als fester Basis aus, dürfen wir dann versuchen, zu verallgemeinern, d. h. unter vorsichtiger Berücksichtigung aller mitspielenden Umstände auch jene phylogenetischen Abänderungen zu betrachten, die sich unserem Experiment entziehen. Leider können wir ja nicht in der Kreide oder

1) Die moderne Umwälzung in den physikalischen Anschauungen hat in letzter Zeit verschiedentlich dazu verleitet, gerade innerhalb des organischen Geschehens zu zweifeln, ob es eine strenge Gesetzmäßigkeit der kausalen Beziehungen gibt. Darum sei auf die klaren Ausführungen Plancks (1929) verwiesen. Vor allem geht es natürlich nicht an, für die rein ontogenetischen Wandlungen solche Gesetzmäßigkeiten (die ja die Voraussetzung jedes Experimentierens sind) anzunehmen, diese aber für die phylogenetischen Wandlungen abzulehnen.

Vielleicht wird man auch hier etwas schärfer unterscheiden müssen zwischen dem subjektiven und darum wandelbaren Begriff der Kausalität und den unwandelbaren kausalen Beziehungen. Als Naturwissenschaftler richten wir unser Interesse natürlich in erster Linie auf die Erforschung der kausalen Beziehungen. Was wir darunter verstehen — Aufzeigen der an einem Geschehen beteiligten Faktoren — ist praktisch genommen für die Biologie klar.

im Silur, über Jahrmillionen hinweg experimentieren. Aber genau wie der Physiker von seinen Laboratoriumsversuchen aus auch Geschehnisse analysiert, die sich seinem irdischen Machtbereich entziehen, genau so, wie man mit Recht aus den kleinen, heute beobachtbaren Erosionswirkungen auf die Entstehungsgeschichte eines großen Erosionstales schließt — genau so haben wir Phylogenetiker das Recht, die kleinen, experimentell festgestellten Abänderungen zu benutzen, um die viel größeren Abänderungen der Vergangenheit zu erklären. Wir müssen uns nur in jedem einzelnen Falle möglichst klar Rechenschaft darüber geben, ob und wo dies „Summations“- oder „Integrations“-Verfahren etwa auf Schwierigkeiten stoßen kann.

2. Die Kausalzusammenhänge der Phylogenie sind, wie alles physiologische Geschehen, äußerst komplex. Es ist eine von vornherein schiefe Fragestellung, wenn man nach **der** Ursache für die phylogenetische Wandlung fragt. Selbstverständlich sind an einem solchen Prozess eine große Anzahl von zusammenwirkenden Faktoren beteiligt. Und selbstverständlich sind in der Phylogenie Ursache und Wirkung nicht wie beim mechanischen Stoß direkt, sondern durch eine sehr komplizierte Reiz-Reaktions-Kette verbunden. Das lehren schon jene physiologischen Disziplinen, welche (wie die Reizphysiologie und die Erbliehkeitsforschung) methodologisch und in der Kausalanalyse des Gestaltungsvorganges am weitesten fortgeschritten sind. Wir müssen also auch bei der phylogenetischen Kausalanalyse versuchen, die einzelnen beteiligten Faktoren und die Reiz-Reaktionskette herauszuarbeiten.

B. Kontinuierliche oder sprunghafte Abänderung?

Die Mutationen¹⁾.

Es ist heute klar, daß die phylogenetische Umbildung auf einer Abänderung der Erbanlagen beruht²⁾. Die Frage lautet also: ändern

1) Die moderne Erbliehkeitsforschung hat bekanntlich unter den „Variationen“ der älteren Autoren drei verschiedene Formen unterscheiden gelehrt:

a) Modifikationen, d. h. nicht erbliche, rein individuell erworbene, Umbildungen des betr. Organismus. Berühmt sind z. B. die Veränderungen der Wuchsgröße usw., wenn wir eine Gebirgspflanze in die Ebene bringen und umgekehrt (Abb. 249).

b) Neukombinationen von Merkmalen, wie sie im Zusammenhang mit der Mendelspaltung bei der sexuellen Fortpflanzung „allogamer“ d. h. fremdbefruchtender Organismen in sehr buntem Wechsel auftreten.

c) Mutationen, d. h. erbliche Abänderungen des Anlagenkomplexes einer Pflanze, des „Genotypus“ (Abb. 245 und 246). Während man früher, z. B. Darwin und de Vries, die Bezeichnung „Mutationen“ nur für die ihrer äußeren Erscheinung nach erheblichen Abänderungen verwendete, ist es jetzt in der Erbliehkeitsforschung üblich geworden, jede derartige erbliche Abänderung eine Mutation zu nennen (vgl. auch S. 417, Anm. 2). Wir machen auch in der Verwendung des Begriffes keinen Unterschied, ob man die auslösende Ursache kennt oder nicht. Dagegen unterscheidet man neuerdings:

α) Gen-Mutationen oder Faktormutationen („Alteration Mutations“). Sie beruhen auf den Abänderungen einer einzelnen Erbanlage, eines einzelnen Gens.

β) Genom-Mutationen („Combination Mutations“). Sie beruhen auf einer Umkombination des Erbgutes durch abweichende Chromosomengruppierung (z. B. Verdoppelung der Chromosomenzahl wie bei „Gigas“-Mutationen). (Vgl. Baur 1922 und 1924 sowie Oehlkers 1927.)

Wenn wir von „Mutationen“ schlechthin sprechen, verstehen wir hierunter immer „Gen-Mutationen“. Sie sind ja auch für die phylogenetische Umbildung die wichtigsten „Variations“-Formen. Modifikationen kommen als nicht erbliche Abänderungen überhaupt nicht in Frage, Neukombinationen und Genom-Mutationen nur in beschränktem Maße.

Ob diese 3 Formen von Variationen“ ganz scharf zu scheiden sind, können wir zunächst unentschieden lassen; denn mindestens in den allermeisten analysierten Fällen gehört eine „Variation“ eindeutig einer dieser Gruppen an.

2) Die erste klare Formulierung dieser Tatsache verdanken wir Weißmanns Idiosplasma-Hypothese (vgl. hierzu S. 404).

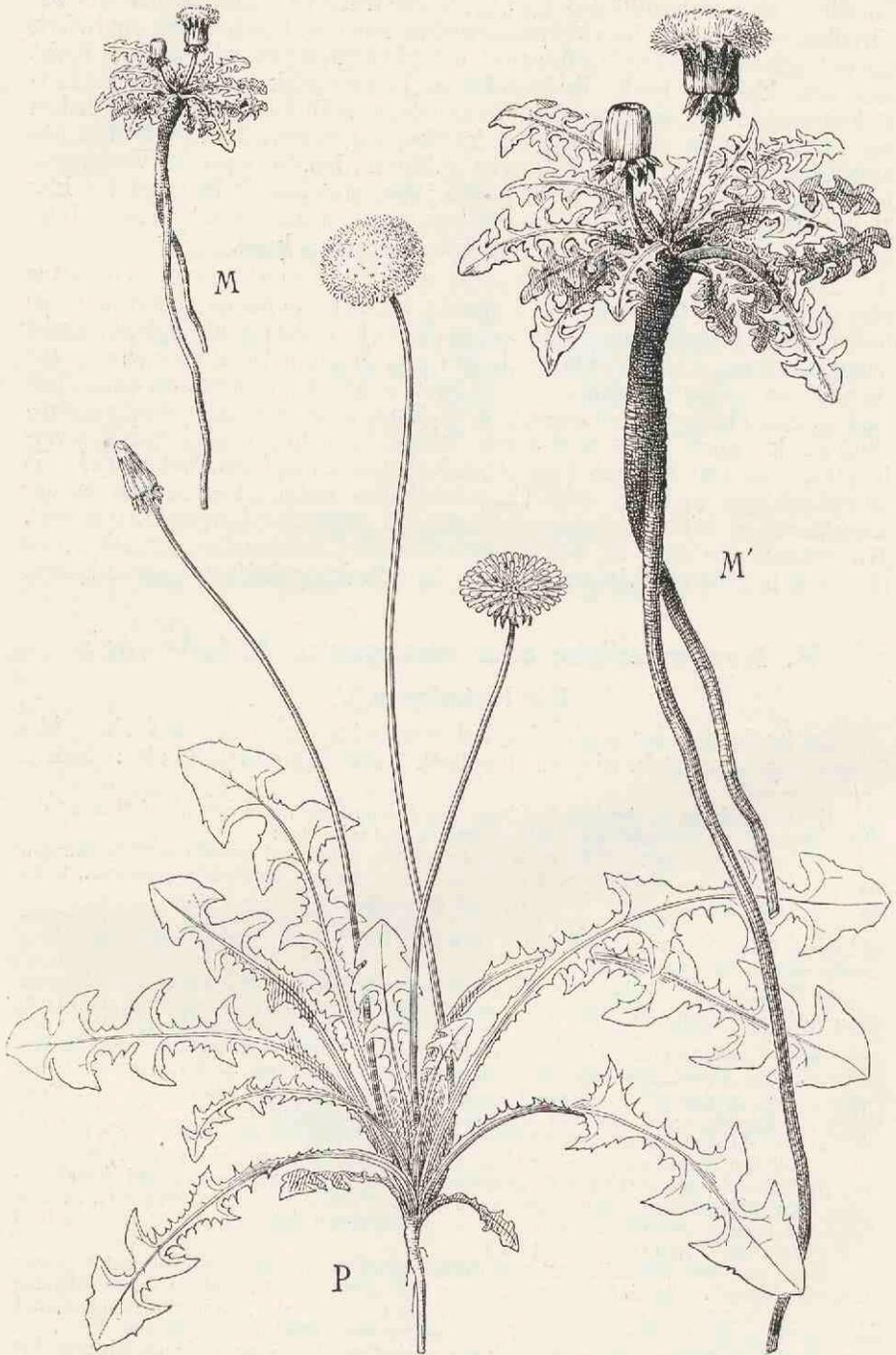


Abb. 249. *Taraxacum officinale* Weber.

Standortsmodifikationen. Verschiedener Habitus (Größe, Proportionen).

P = einer Tieflandskultur (ca. $\frac{2}{5}$ nat. Größe). *M* = einer alpinen Kultur (ca. $\frac{2}{5}$ nat. Größe).

M' = einer alpinen Kultur (natürl. Größe).

[Aus Detto (1904, Abb. 9).]

sich diese Erbanlagen kontinuierlich oder sprunghaft. Auch hier ist eine Verständigung aussichtslos, wenn man nicht klar sagt, was man unter „Kontinuität“ usw. versteht, wie groß man sich die „Sprünge“ vorstellt u. dgl. mehr.

Sehen wir uns zunächst einmal die Wandlungen der Erbanlagen am lebenden Organismus an, so wie wir sie im Erbllichkeitsexperiment feststellen können. Da zeigen sich als Veränderungen der Erbanlagen im allgemeinen nur kleine Abweichungen einzelner Erbeigenschaften, die man „Mutationen“ nennt. Sie werden sichtbar in kleinen Eigenschaftsänderungen (Wuchs- und Blattgröße, Farbe der Blätter, Blüten usw.). Diese Mutationen sind allerdings insofern diskontinuierlich, als die Mutanten im Moment, in dem wir sie erkennen und mit ihnen arbeiten können, deutlich und scharf von der unabgeänderten Stammform verschieden sind. Wir wollen nicht erörtern, ob die Diskontinuität sich hier nur auf das Sichtbarwerden oder wirklich auf den Umbildungsprozeß bezieht. Es mag genügen, daß tatsächlich die Anhänger einer „sprunghaften“ Umbildung sich auf die Erbllichkeitsbefunde diskontinuierlicher Einzelmutationen berufen können.

Die „Sprünge“ der Mutationen sind aber verschieden groß, mindestens in der äußeren Erscheinungsform, die uns ja allein ein Maß für die Mutationsgröße liefert. Die überwiegende Mehrheit der Mutationen sind geringfügige Abänderungen; so geringfügig, daß nur die schärfste Beobachtung sie erkennt. Ja, außer den noch unmittelbar erkennbaren Mutationen existieren offensichtlich noch viele fast oder ganz unmerkliche „Klein-Mutationen“, die unter Umständen erst durch Summierung usw. erkennbar werden (vgl. z. B. Baur 1924, S. 114). Die großen Mutationen, die ursprünglich den Namen „Mutationen“ veranlaßt haben, und mit denen sich naturgemäß auch besonders leicht experimentieren läßt, sind entweder verkappte Neukombinationen von Merkmalen im Gefolge von Sexualprozessen bzw. von abweichenden Chromosomen-Kombinationen¹⁾. Oder es sind Verlustmutationen, d. h. Umbildungsvorgänge, die auf ein phylogenetisches Primärstadium bzw. auf einen pathologischen Zustand führen [*Capsella Heegeri*, schlitzblättrige Pflanzen (Abb. 245), Mutationen mit Verlust der Differenzierung in Kelch und Krone, wie bei den „calycanthen“ oder „vergrüntem“ Blüten (S. 389), Verlust der Stacheln (Abb. 246) usw.]. Man hat diese Erscheinung schon so formuliert: „Auch die Phylogenie geht langsam den Berg hinauf, aber rasch herunter“. Die Erbstruktur, der „Genotypus“, macht den Eindruck einer gespannten Uhrfeder, die man langsam aufziehen kann, die aber rasch abschnurrt, wenn sich irgendeine Arretierung löst.

Nach den Erbllichkeitsbefunden sind also die wichtigsten für die Phylogenie in Frage kommenden Wandlungen kleine (vielleicht diskontinuierliche) Abänderungen, so daß wir die Phylogenie in dieser Hinsicht als „gequantelt“ bezeichnen können. Es mag auch sein, daß z. B. beim Rudimentierungsprozeß (man denke etwa an die flügellosen Insekten, deren mutative Entstehung bei *Drosophila* unmittelbar beobachtet ist) größere Mutationen ein und desselben Merkmals bedeutsam geworden sind (vgl. unten S. 416).

Wer von sprunghafter Phylogenie redet, meint aber doch meist etwas anderes; er denkt an große progressive Sprünge. Die Paläontologie und die systematische Betrachtung der heutigen Organismen zeigen in ihren heutigen Funden eine unleugbare große Diskontinuität; neue Formen und Formenkreise, wie etwa die Angiospermen treten sozusagen „explosionsartig“ in unser Gesichtsfeld. Derartige große Diskontinuen — sagen wir einmal

1) Hierher gehören die meisten *Oenothera*-Mutationen, heute als „Genom-Mutationen“ bezeichnet.

zwischen den uns bekannten Gymnospermen und den Angiospermen — entsprechen zweifellos einer ganz gewaltigen Zahl von Mutationen.

Zur Erklärung solch großer Diskontinuitäten gibt es zwei Möglichkeiten: entweder wir nehmen an, daß die Diskontinuität von vornherein da war, daß sich also plötzlich einmal ein Nachkomme von seinen Eltern durch eine große Zahl von sehr erheblichen Mutationen unterschieden habe. Oder man nimmt an, daß die Entwicklung auch in diesen Fällen langsam (wenn auch vielleicht wie bei den oben geschilderten Kleinmutanten „gequantelt“) vor sich gegangen sei, daß aber hier die Bindeglieder uns aus irgendeinem Grunde, etwa infolge Aussterbens ohne fossile oder lebendige Überreste, verloren gegangen seien.

Der Genetiker wird wohl heute für die 2. Auffassung eintreten. Wir haben keinerlei experimentelle Befunde, daß solche großen Sprünge durch gleichzeitige zahlreiche Mutationen aufgetreten seien. Eine derartige Annahme schwebt also völlig in der Luft (vgl. unten S. 411). Es sind auch im Laufe der paläontologischen Forschung schon so viele vermittelnde Gruppen (ich erinnere nur an die Psilophyten und Pteridospermen) nachträglich bekannt geworden, daß wir sicher annehmen müssen, eine viel größere Formenmasse sei uns noch unbekannt.

Ein berechtigter Kern steckt aber zweifellos in der von vielen Paläontologen verfochtenen Annahme einer Diskontinuität mit großen Sprüngen. Die Phylogenie verlief, als ganzes gesehen, nicht immer gleich schnell. Es gab Zeiten (für das Pflanzenreich denken wir etwa an das Devon, Unterkarbon und die Unterkreide), in denen viel mehr differierende Typen entstanden als in anderen Zeiten, — als in Zeiten, in denen der Strom der phylogenetischen Umbildung mehr gleichmäßig und träge dahinflöß. Das wechselvolle Bild dürfte kaum nur durch Zufälligkeiten der fossilen Überlieferung vorgetäuscht sein.

Auch hier muß man sich jedoch klar sein, daß diese Aussage zunächst lediglich ein rein historisches Faktum feststellt und so nur zur Charakterisierung des historisch-phylogenetischen Ablaufs dienen kann. Für die kausale Einzelanalyse besagt der historische Ablauf wenig. Denn das beschleunigte Auftreten zahlreicher neuer Typen könnte auf sehr verschiedene Weise zustande gekommen sein. Es könnte sein, daß infolge irgendwelcher Umstände (sagen wir z. B. durch die Eroberung des Landes um die Silur-Devon-Wende) den Lebewesen neue und zunächst konkurrenzlose Entwicklungswege eröffnet wurden, daß also die plötzliche Steigerung des phylogenetischen Umbildungsprozesses lediglich auf der gesteigerten Gedeih- und Erhaltungsmöglichkeit neuer Typen beruht. Oder aber der phylogenetische Umbildungsprozeß, d. h. die Entstehung neuer Mutationen verlief tatsächlich ungleich rasch. Meiner Ansicht nach sprechen unsere heutigen Kenntnisse für beide Möglichkeiten. Eine einigermaßen sichere Antwort ist nur für Einzelfälle, aber kaum allgemein möglich (vgl. auch S. 405).

Die Eroberung des Landes steigerte z. B. ganz bestimmt im oben angedeuteten Sinne die Erhaltungsmöglichkeit neuer Typen. Andererseits ist offensichtlich nach unseren Befunden an heutigen Organismen das Formenbildungsvermögen bei verschiedenen Pflanzengruppen sehr verschieden groß. Neben den durch eine große Formenfülle ausgezeichneten und meist systematisch sehr schwer zu bearbeitenden Gattungen, wie *Rosa*, *Rubus*, *Hieracium* usw., gibt es andere, die recht einheitlich sind. Daraus kann man schließen, daß wohl auch zeitlich der Formenumbildungsprozeß ungleich rasch ablief.

C. Das Problem der „zweckmäßigen“ Eigenschaften¹⁾.

Man hat in letzter Zeit, als Reaktion gegen das Schlagwort „Anpassung“, die Tatsache wohl allzu sehr ignoriert, daß in der Phylogenie (als Ganzem) vorzugsweise „zweckmäßige“ oder neutraler gesagt: „systemerhaltende“ Einrichtungen entstanden sind. Ich glaube nicht, daß man über dies Faktum mit allgemeinen Redewendungen, wie: die Häufung der systemerhaltenden Einrichtungen sei eine Selbstverständlichkeit, oder Zweckfragen „dürften“ einen Naturwissenschaftler nicht beschäftigen usw., hinwegschreiten kann.

Wer sich für die Behandlung „zweckmäßiger“ Einrichtungen einsetzt, der muß zu zwei Fragenkomplexen Stellung nehmen:

Einmal zur Wort- und Begriffs-Problematik, die sich gerade hier außerordentlich stark ausgebreitet hat, und ferner

zur Tatsachenproblematik, ob es wirklich eine solche auffällige Häufung „zweckmäßiger“ Eigenschaften in der Phylogenie gibt.

Leider werden beim Zweckmäßigkeitproblem als Nachwirkung aus der Herrschaftsperiode der „Idealistischen“ Morphologie auch in naturwissenschaftlichen Diskussionen Sach-, Begriffs- und Wortfragen nicht genügend getrennt. Da wir uns nachher ausschließlich mit den Sachfragen beschäftigen wollen, seien hier einmal die Begriffs- und Wortprobleme vorausgreifend behandelt.

Man kann mit der Bezeichnung „zweckmäßige Eigenschaft“ verschiedenartige Erscheinungen zusammenfassen. Nur ein paar Hinweise zur Erläuterung des eigenen Standpunktes! Man kann z. B. in den Begriff „Zweckmäßigkeit“ mit Schopenhauer psychische Vorstellungen hineinlegen und unter „zweckmäßigen“ Vorgängen solche verstehen, bei denen sich ein Willensakt auswirkt. Analog dazu kann man als „zweckmäßig“ solche Vorgänge zusammenfassen, in denen der Zweck als „Endursache“, als „Entelechie“ neben den eigentlichen kausalwirkenden, also neben den physikalisch und chemisch faßbaren Faktoren entscheidend mitspielt. Ich will auf diese dem Naturwissenschaftler meist ziemlich fremde Vorstellungen nicht näher eingehen und nur andeuten, daß sie vor allem von Vitalisten vertreten werden, wobei es praktisch das gleiche bedeutet, wenn man statt von „zweckmäßig“ von „ganzheitserhaltend“ spricht.

Man kann aber auch — und das ist mein Standpunkt, bzw. der Standpunkt sehr vieler Biologen²⁾ — unter „zweckmäßigen“ Eigenschaften alle diejenigen zusammenfassen, welche durch ihre lebenserhaltende, „systemerhaltende“ Wirkung ausgezeichnet sind. Man kann ferner, wie bei jeder Begriffsbildung analytisch vorgehen, d. h. mit einer vorgefaßten Definition an die Erscheinungen herantreten, oder synthetisch die Erscheinungen in einen gemeinsamen Begriff zusammenfassen. Im zweiten Fall dient die durch ein Abstraktionsverfahren gewonnene Formulierung des Begriffsumfanges, die „Definition“, lediglich als ein praktisches Werkzeug zur gegenseitigen leichteren Verständigung.

Auch hier bekenne ich mich zum letzteren, synthetischen Verfahren. Ich habe nicht vor, die verschiedenen anderen möglichen Formen der Begriffsbildung zu diskutieren. Ich beschränke mich darauf, zur Vermeidung von Mißverständnissen, zu erklären, daß ich unter „zweckmäßigen“ oder als Synonym unter

1) Für unsere naturwissenschaftlich eingestellte Betrachtung kommt nur das in Frage, was Kant die „innere“ Zweckmäßigkeit genannt hat, also die Funktionsbeziehungen auf die betreffenden Organismen selbst bzw. auf ihre Artgenossen. Die „äußere“ Zweckmäßigkeit im Sinne von Kant, also vorzugsweise die Nützlichkeit für den Menschen, scheidet in unserer Betrachtung aus. Ebenso mußte die „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ (vgl. Becher und Wolff) der Gallen usw. wegen ihrer noch sehr unklaren Verhältnisse außer Acht bleiben (vgl. auch Zimmermann 1928 a).

2) Vgl. z. B. Detto, S. 13 und Peter.

„systemerhaltenden“ Einrichtungen solche Einrichtungen ver-
stehe, die der betreffenden Pflanze, bezw. vor allem der ganzen
Sippe, das Dasein ermöglichen und ihr Gedeihen erleichtern.

Ich habe mich aus Traditionsgründen dazu entschlossen, die alt hergebrachte
Bezeichnung „zweckmäßig“ beizubehalten (Vgl. hierzu auch Peter 1920). Man
kann das wohl auch ohne allzu große Bedenken tun, sobald man die Sachfragen
in den Vordergrund stellt. Denn man sollte doch nur dann eine hergebrachte
Bezeichnung ändern, wenn sich praktisch genommen die Begriffsgrenzen der-
art verschoben haben, daß die ehemals in den btr. Begriff zusammengefaßten
Erscheinungen heute nicht mehr hineinpassen. Das aber ist beim Zweckmäßig-
keitsbegriff nicht der Fall. Was die früheren Biologen eine „zweckmäßige Eigen-
schaft“ nannten, paßt auch — wenn wir Einzelirrtümer, wenige Grenzfälle und
die Phantastereien der Überteleologen außer Spiel lassen — ganz gut in den
oben definierten Begriff. Wenn man wegen jeder Inhalts wandlung eines Be-
griffes gleich auf die zugehörige Bezeichnung verzichten wollte, käme man in
der Biologie überhaupt zu keiner einigermaßen stabilen Nomenklatur. Kein
Biologe dürfte dann z. B. heute noch von „Zelle“ reden.

Praktisch genommen sind sich ja die Anhänger der verschiedensten De-
finitionen in den allermeisten Fällen sachlich darüber einig, was man unter einer
„zweckmäßigen“ Einrichtung im Sinne der obigen Definition versteht. Das Bild
ändert sich auch bei einer nomenklatorischen Änderung nicht. Fast alles was
z. B. Ungerer (1926) als „ganzheitserhaltend“ bezeichnet, fällt unter den oben
skizzierten Begriff der „zweckmäßigen“ Einrichtungen. Genau das gleiche gilt
für „planmäßig“, „systemerhaltend“, „dauerfördernd“, „erhaltungsmäßig“,
„nützlich“ oder wie die als Ersatz für „zweckmäßig“ vorgeschlagenen Begriffe
und Ausdrücke alle lauten. Auch hier wechselt übrigens meist der Begriffsinhalt
bei den verschiedenen Autoren kaum weniger als beim Begriff „zweckmäßig“.
Jedenfalls müssen wir als Naturwissenschaftler verhindern, daß das ganze Pro-
blem im Stadium der Begriffs- und Wortstreitereien stecken bleibt. Wem darum
trotz meiner Darlegungen die Bezeichnung „zweckmäßig“ unzulässig er-
scheint, mag sie in meinen Ausführungen streichen und sie durch eine ihm ge-
nehmere ersetzen; er wird erkennen, daß der Sinn der Darlegungen durch diese
Nomenklaturänderungen nicht verändert wird.

Stimmt nun sachlich unsere Behauptung, daß in der Phylogenie eine
solche auffällige Häufung „zweckmäßiger“ oder „systemerhaltender“ Eigen-
schaften auftritt? Wir werden nämlich im Gegensatz zur üblichen Problem-
behandlung gerade auf die Häufung einen besonderen Wert legen. Ein
Beispiel: die Angiospermenblüte, etwa die wohl ziemlich allgemein vertraute
Salbei (*Salvia*)-Blüte! Wir wissen ganz bestimmt, daß an dieser Blüte all die
„zweckmäßigen“ Einrichtungen, deren Fülle wir bestaunen:

- z. B. die Gestaltung der Mikrosporophylle und des Griffels, welche die
Übertragung der Mikrosporen sichern;
- die dem gleichen „Zwecke“ dienende Beschaffenheit der Mikrosporen-
oberfläche;
- die Nektarien sowie die Gestaltung der Blumenkrone als Schauapparat;
- die Fähigkeit der Mikrosporen, mit einem Pollenschlauch zur Makrospore
und Eizelle zu wachsen;
- die für die Ernährung des Embryos sorgende Bildung von Reservestoff-
behältern, Leitbündeln usw.;
- die Ausbildung des Fruchtknotens als Hülle für den heranreifenden
Samen;
- die Ausbildung des Kelches als weitere derartige Blütenhülle und ferner
als Einrichtung zum Ausschleudern der reifen Nüßchen; usw. usw. —

kurz, wir wissen bestimmt, daß all diese in ihrer Funktion sicher erkannten „zweckmäßigen“ Einrichtungen einmal phylogenetisch entstanden sind. Sie sind wahrscheinlich seit dem Fröhmesozoikum oder, um alle Diskussionen über den Zeitpunkt abzuschneiden, seit dem Silur entstanden. Sie waren früher einmal noch nicht da.

Wir kennen nun — abgesehen von der Organismenentwicklung — keinen einzigen natürlichen Prozeß, bei dem systemerhaltende oder zweckmäßige Einrichtungen in einer derartigen Häufung an ein und demselben Gebilde entstanden sind. Diese Häufung während der Phylogenie ist die auffälligste Eigentümlichkeit an den Organismen. Sie ist auch ein Faktum, das als Faktum allem Vitalismus-Mechanismus-Streit, aller Meinungsverschiedenheit über den Lamarckismus und Darwinismus entzogen ist.

Dieses Faktum der Häufung „zweckmäßiger“ Einrichtungen in der Phylogenie bleibt auch unberührt von den zwei Nebenfragen:

ob es neben der Fülle sicher zweckmäßiger Einrichtungen einige Einrichtungen von negativem oder zweifelhaftem ökologischen Werte gibt, und

ob die betr. Ahnen (etwa der Salbeiblüte) auch vor der Herausbildung der neuen Eigenschaften ihrerseits bereits „zweckmäßig“ und an ihre damaligen Lebensumstände angepaßt waren. Für unsere Schlußfolgerungen, die ja wie schon wiederholt erwähnt ist, sich nur mit der Umwandlung der Formen befassen und nicht etwa die naturwissenschaftlich unerklärbare Entstehung der „Zweckmäßigkeit“ erklären wollen, genügt die Feststellung der Tatsache, daß diese Salbei-Ahnen die genannten „zweckmäßigen“ Einrichtungen noch nicht hatten.

Ferner ist es bei der Frage, ob eine Einrichtung „zweckmäßig“ ist, falsch zu sagen: „Ich sehe keinen Zweck, keine Funktion, also ist das betr. Organ unzweckmäßig oder mindestens zwecklos.“ Notwendig ist bei jedem sachlich begründeten Zweifel natürlich ein eindeutiges Experiment. Ich habe mich über diese Neben- und Detailfragen ja schon anderweitig ausführlicher ausgesprochen (Zimmermann 1928 a). Daher sei hier nur nochmals betont:

Das Problem der zweckmäßigen Einrichtungen kann m. E. nur dann seine ungeheure Bedeutung für die Biologie entfalten, wenn man sich von beiden Extremen fernhält: einmal von einer kritiklosen Zwecksucherei, die rein intuitiv ohne Experimente irgend einen „Zweck“ annimmt und andererseits von einer Hyperkritik, die aus der negativen Erkenntnis, daß der Zweck nicht bekannt ist, sofort den Schluß zieht, es fehle hier überhaupt ein Zweck.

Fassen wir die Hauptergebnisse unserer Vorbemerkungen zusammen:

1. Die phylogenetische Wandlung beruht auf einer Umbildung der Erbanlagen, die sich (vielleicht ungleich schnell und vielleicht diskontinuierlich, in kleinen Mutationsschritten) aber doch sehr allmählich vollzogen hat, wenn wir einmal von Rückmutationen absehen.

2. Bei dieser phylogenetischen Wandlung trat eine sonst in der Natur nicht feststellbare Häufung „zweckmäßiger“ oder „systemerhaltender“ Einrichtungen auf.

3. Die phylogenetische Wandlung ist durch das Zusammenwirken einer Anzahl von Faktoren, die wohl innerhalb und außerhalb des sich wandelnden Organismus liegen, bedingt.

Diese 3 Sätze erlauben uns einen für die Kausalanalyse der Phylogenie außerordentlich wichtigen und unangreifbaren Schluß zu ziehen:

Eine so gehäufte Entstehung von systemerhaltenden oder „zweckmäßigen“ Einrichtungen im Verlaufe der Phylogenie setzt einen **richtenden Faktor** oder anschaulicher gesagt: eine **phylo-**

genetische Anpassungsstruktur voraus. D. h. einer (vielleicht auch einige wenige) der vielen Faktoren, die bei der Phylogenie beteiligt sind, hat die Phylogenie in solche Bahnen gelenkt, daß die zweckmäßigen, systemerhaltenden Einrichtungen gehäuft entstanden sind. Dies ist der gemeinsame gesicherte Kern aller phylogenetischen Anpassungstheorien. Die Organismen sind ihrer Umgebung „angepaßt“, d. h. sie haben während der Phylogenie eine Fülle von zweckmäßigen, systemerhaltenden Einrichtungen erworben.

Bis zu diesem Punkte kann keine nennenswerte Meinungsdivergenz bestehen. Die Existenz einer phylogenetischen Anpassungsstruktur, welche auf eine Anhäufung zweckmäßiger Mutationen hinzielt, ist ja auch mit jeder kausalphylogenetischen Theorie vereinbar. Wenn wir aber nun weiter gehen, wenn wir nach dem „Wie“ und „Wo“ der phylogenetischen Anpassungsstruktur fragen, stehen wir schon mitten im Brennpunkt der ganzen Problematik, in der Frage:

II. Lamarckismus oder Darwinismus? ¹⁾

A. Allgemeine Gegenüberstellung von Lamarckismus und Darwinismus.

Der Lamarckismus jeder Richtung²⁾ nimmt ja an, daß die phylogenetische Anpassungsstruktur **im** sich wandelnden Organismus steckt. Diese Anpassungsstruktur beeinflußt also nach dem Lamarckismus bereits unmittelbar, auf einem energetischen Wege, das Entstehen der Mutationen, so daß die zweckmäßigen Mutationen von vornherein bereits in größerer Menge auftreten.

Der Darwinismus dagegen sucht die phylogenetische Anpassungsstruktur **außerhalb** des sich wandelnden Organismus. Die Mutationen entstehen nach ihm zunächst ganz unabhängig von der Anpassung, d. h. sie sind in Bezug auf die Anpassung³⁾ „richtungslos“. Der richtende Faktor oder die phylogenetische Anpassungsstruktur ist nach dem Darwinismus die „Selektion“, die „natürliche Auslese im Kampf ums Dasein“. Als ein außerhalb des sich wandelnden Organismus befindlicher Faktor wirkt sie nicht unmittelbar energetisch auf die Bildung der zweckmäßigen Mutationen sondern nur auf die Anreicherung der bereits gebildeten zweckmäßigen Mutationen ein⁴⁾.

1) Man könnte auf Grund der Literatur zweifeln, ob sich der Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus überhaupt im Rahmen einer kausalen und vor allem einer kausalphysiologischen Betrachtung behandeln läßt. Denn die Anhänger beider Richtungen werfen sich gegenseitig vor, die andere Richtung widerstreite der kausalen Auffassung. [Vgl. z. B. Detto (1904, S. 190): „Direkte Anpassung“ (im Sinne des Lamarckismus) „ist also weder kausal begreiflich noch logisch berechtigt“ und Walter (1926, S. 8): „Wir durchbrechen die Kausalkette mit solchen Begriffen wie „Kampf ums Dasein“, „Zufall“ und „natürliche Auslese“, bei denen für eine physiologische Betrachtungsweise kein Raum bleibt“]. Ich halte beide Auffassungen, wenn sie sich gegen den Lamarckismus und Darwinismus ganz allgemein und nicht nur gegen Einzelentgleisungen wenden, für eine Übertreibung. Prinzipiell läßt sich sowohl der Lamarckismus wie der Darwinismus streng kausalphysiologisch durchführen. Die Entscheidung kann hier nicht a priori sondern nur unter Berücksichtigung des Tatsachenmaterials durchgeführt werden.

2) Vgl. unten S. 401 ff.

3) Wir werden nachher sehen, daß sie deshalb nicht in jeder Beziehung „richtungslos“ sein müssen. Es hat wesentlich zu den verschiedenen Mißverständnissen beigetragen, daß man im allgemeinen nicht näher erläutert, was man unter „richtungslos“, „zufällig“ usw. versteht.

4) Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß jeder „Darwinist“ oder „Lamarckist“ nun immer konsequent nur darwinistische oder lamareckistische Auffassungen vertreten habe.

Die Entscheidung, welche der beiden Auffassungen die richtige ist, ob die phylogenetische Anpassungsstruktur im Organismus oder außerhalb sitzt, kann nur die Tatsachenforschung, insbesondere das Experiment bringen. Und das Experiment hat m. E. eindeutig gesprochen. Zweckmäßige, systemerhaltende Mutationen sind äußerst selten. Das weiß jeder, der sich auch nur oberflächlich einmal mit Mutationsforschung beschäftigt hat. Davon, daß sich zweckmäßig gerichtete Mutationen in einer irgendwie größeren Menge gezeigt hätten, kann überhaupt keine Rede sein. Man betrachte nur die Mutationen der am besten untersuchten Organismen wie der Bananenfleie (*Drosophila*, z. B. nach Morgan) und der Löwenmäulchen (*Antirrhinum* nach Baur 1924, vgl. auch Nilsson-Ehle 1928)! Überblickt man die lange Liste der hier sicher festgestellten Mutationen, so stößt man in der überwiegenden Mehrzahl auf ausgesprochen pathologische Mutationen. Höchstens bei einigen Kleinmutanten (im Sinne Baur's) kann man von einer systemerhaltenden, zweckmäßigen Neuerwerbung, von einem Ausgangspunkt für „Progressionen“ sprechen (vgl. auch Philiptschenko (1927)).

Fast alle älteren Angaben, namentlich des Wiener Zoologen Kammerers, an Salamandern usw. (vgl. hierzu z. B. R. Hertwig 1927), daß erbliche zweckmäßige Abänderungen experimentell erzeugt werden können, haben der Kritik nicht standgehalten. Fürs Pflanzenreich ist mir derzeit überhaupt kein einziges einigermaßen gesichertes, derartiges Beispiel bekannt. Nirgends hat man durch eine bestimmt gerichtete Konstellation der äußeren Faktoren experimentell eine entsprechende genotypische, zweckmäßige Abänderung erzielt. Alle derartigen Angaben beziehen sich entweder nur auf phänotypische Abänderungen, wie die viel zitierten Angaben über die Annahme von Wasserpflanzen- oder Landpflanzencharakteren bei amphibisch lebenden Pflanzen, je nachdem sie im Wasser oder auf dem Lande leben. Oder es handelt sich lediglich um die nicht experimentelle und somit nichtssagende Feststellung des Angepaßteins.

B. Die verschiedenen lamarckistischen Ansichten.

Vielleicht erstaunt es, daß ich dem Lamarckismus jeder Richtung die Annahme einer phylogenetischen Anpassungsstruktur im Organismus zuspreche. Denn vielfach legt doch der Lamarckismus offensichtlich besonderen Wert gerade auf den Einfluß der Umwelt. Diese beiden Darstellungen des Lamarckismus widersprechen sich nur scheinbar; denn tatsächlich hat der Lamarckismus ein doppeltes Gesicht sowohl gegen die Umwelt, wie gegen die innere Struktur des Organismus gerichtet. Wir wollen daher das Verhältnis von Außenwelt zur phylogenetischen Anpassungsstruktur im Inneren des Organismus benutzen, um noch die

verschiedenen Strömungen des Lamarckismus zu charakterisieren.

Alle lamarckistischen Auffassungen enthalten nämlich als Momente der phylogenetischen Wandlung zwei Faktorengruppen:

Auf der einen Seite Faktoren in der Umwelt, Außenreize, die irgendwie die phylogenetische Wandlung auslösen. Hierin liegt, wie wir noch sehen werden, auch der sehr berechtigte Kern des Lamarckismus.

Im Gegenteil! Darwin selbst vertrat ja teilweise einen gemäßigten „Lamarckismus“. Es scheint mir ferner z. B. bisher nicht genügend berücksichtigt, daß bei Weißmann, einem der eifrigsten Vertreter der darwinistischen Gedanken, durch die Aufstellung seiner Theorie der „Germinalselektion“ eine stark lamarckistische Auffassung mitspielte.

Auf der anderen Seite als Ergänzung zu diesem Außenreiz ein Etwas im Inneren, das wir „phylogenetische Anpassungsstruktur“ oder „richtenden Faktor“ nannten, und das auf den Außenreiz hin mit einer zweckgerichteten Antwort, mit einer Bildung zweckmäßiger Mutationen, antwortet. Sonst kann man sich ja auch ohne Selektionswirkung das Wunderwerk der gehäuften Mutationen nicht erklären. Oehlkers (1917) hat ganz mit Recht auf diesen vitalistischen Grundzug in jeder lamarekistischen Auffassung hingewiesen.

Nur die Art und Weise, wie die Außenreize und die dem Organismus inwohnende phylogenetische Anpassungsstruktur miteinander in Verbindung treten sollen, ist nach den einzelnen Schattierungen des Lamarckismus verschieden:

1. Lamarck selbst vertrat ja vor allem die Ansicht, daß der „**Gebrauch**“ und „**Nichtgebrauch**“ umbilde. Namentlich für Mensch und Tier sind ja unzählige Fälle — man denke an die Muskulatur des Turners — bekannt, in denen eine solche ontogenetische Anpassung und eine ontogenetische Anpassungsstruktur eindeutig vorliegt. Der entscheidende Punkt ist nur der, ob dieser ontogenetischen Anpassungsstruktur auch eine phylogenetische Anpassungsstruktur entspricht, ob die ontogenetische Wandlung infolge Gebrauch und Nichtgebrauch sich auch irgendwie auf die phylogenetische Wandlung überträgt. Wir haben oben schon die bisherige Ergebnislosigkeit der Experimente in dieser Hinsicht betont. Ferner brauchen wir auf diese Frage schon deshalb nicht näher einzugehen, weil solche durch Gebrauch und Nichtgebrauch bewirkte ontogenetische Anpassungen — man spricht auch von „aktiven“ oder Funktionsanpassungen [vgl. Plate (1913) z. B. S. 490] — im Pflanzenreich kaum vorkommen, wie schon Lamarck selbst erkannte. Die Hauptmasse der Anpassungen liegt hier zweifellos im Bereich der „passiven“ Anpassungen, auf die wir unten zu sprechen kommen. Hier kommt es nur darauf an, zu zeigen, daß auch die ursprüngliche Annahme des Lamarckismus eine phylogenetische Anpassungsstruktur im Organismus fordert. Lamarck selbst formuliert das folgendermaßen: „Die Natur muß ihre verschiedenen Organisationspläne bereits ausgearbeitet haben“, ehe es möglich wird, sie durch Gebrauch und Nichtgebrauch in die Tat umzusetzen (vgl. auch Oehlkers 1917, S. 14).

2. Die **psycholamarckistische Richtung**. Auch diese von Semon und Pauly entwickelte Richtung hat wohl wenig Vertreter unter den Botanikern. Es sollen seelenähnliche Vorgänge in der Reiz-Reaktionskette zwischen Außenreiz und phylogenetischer Umbildung mitwirken, Vorgänge, die auch hier offensichtlich als richtende Faktoren die phylogenetischen Wandlungen in Richtung auf die Anpassung dirigieren.

3. Die **orthogenetischen Auffassungen**. Diese insbesondere von Th. Eimer begründete Auffassung zeigt wohl am eindeutigsten den richtenden Faktor in der phylogenetischen Wandlungsstruktur des Organismus. „Orthogenese“ heißt ja geradlinige Entwicklung. Die äußeren Faktoren spielen nach diesen Auffassungen eine relativ geringe Rolle.

4. Die meisten der lamarekistisch eingestellten Botaniker hängen wohl dem Standpunkt Nägelis¹⁾ von einer **direkten Bewirkung** an. Sie können sich dabei wieder auf ontogenetisch eindeutige Befunde stützen, auf das, was wir oben die „passive“ Anpassung nannten, auf die morphologische Umbildung der einzelnen Individuen bei vielen Pflanzenarten (insbesondere Angiospermen), etwa je nach den verschiedenen Wasserverhältnissen ihrer Umgebung. Die

1) Inhaltlich spricht sich übrigens auch Nägeli z. B. 1884, S. 286 grundsätzlich für eine darwinistische Auffassung aus. Sein Gedankengang, daß auch bei fehlender Konkurrenz alle Organismen, die heute existieren, entstanden wären und daß der „Kampf ums Dasein“ nur die weniger tauglichen verdrängt hätte, ist ja reiner Darwinismus.

Pflanze paßt sich hier durch „Standortsmodifikationen“ unbestreitbar der Umgebung an. Sie kann z. B., wie in unzähligen Experimenten beobachtet ist, durch Verkleinerung der Oberfläche ihren Wasserbedarf herabsetzen. Diese individuelle Abänderung bedeutet aber noch nicht ohne weiteres eine phylogenetische Anpassung, es sei denn, daß der Organismus eine entsprechende Struktur aufweist. Es spielt für unsere Frage dabei keine Rolle, wie im einzelnen diese Reaktionskette gestaltet sein könnte, ob die betreffende Struktur im Keimplasma steckt und von den Außenreizen direkt, oder über den Umweg über das „Soma“ betätigt wird. Jedenfalls müßte ein richtender Faktor, eine phylogenetische Anpassungsstruktur, die auf die Häufung der zweckmäßigen Mutationen hinwirkt, auch bei direkter Bewirkung vorhanden sein.

Man kann gegen unsere Schlußfolgerungen: „ein gehäuftes Auftreten „zweckmäßiger“ Mutationen ist im Erblichkeitsexperiment nicht beobachtet, also fehlt den lamareckistischen Auffassungen, die ein solches Auftreten voraussetzen, die experimentelle Grundlage“, eigentlich nur einen einzigen, wiederholt erhobenen (vgl. z. B. Plate 1927, S. 88 f) Einwand machen; nämlich den, daß unsere bisherige Versuchsanordnung ungeeignet sei, um eine gehäufte Entstehung „zweckmäßiger“ Mutationen zu zeigen. Man könnte einwenden, vielleicht gelinge es später doch noch einmal im Sinne der berühmten Kamererschens Experimente (s. oben) „zweckmäßige“ Mutationen zu erzielen.

Stellen wir uns einmal auf diesen Standpunkt! Nehmen wir einmal einen Augenblick an, die Faktorenkonstellationen, unter denen wir bisher die Entstehung von Mutationen beobachten konnten, seien nicht diejenigen, welche die lamareckistische Umbildung, d. h. die direkte Entstehung gehäufte „zweckmäßiger“ Mutationen bewirken könnten. Es sei dafür vielleicht eine viel längere Zeit¹⁾ anhaltende Beeinflussung durch irgend einen formbildenden Reizprozeß notwendig.

Das heißt aber doch nichts Anderes, als daß diese Fälle, in denen zweckmäßige Mutationen im Sinne der lamareckistischen Auffassung auftreten, recht selten sind, viel seltener als die zu vielen Hunderten schon beobachteten richtungslosen Mutationen im Sinne Darwins. Damit verzichtet man aber auf den Hauptvorteil der lamareckistischen Auffassung. Denn diese rechnet es sich ja eben als Vorteil an, daß sie erklären kann, wieso „zweckmäßige“ Abänderungen der Erbanlagen häufiger auftreten als nach Darwins „Zufallstheorie“, und daß sie auch kompliziertere Anpassungen „erklärt“. Man muß sich doch wohl klar sein: Ein einziges oder auch einige wenige im Sinne des Lamarckismus geglückte Experimente sprechen durchaus noch nicht für den Lamarckismus; er setzt eine Organisation zur vorzugsweisen Entstehung von zweckmäßigen Mutationen voraus. — Auffällig ist allerdings, daß anscheinend die Kultur vielfach ganz allgemein mutationsvermehrend wirkt. Andererseits darf man wohl auch betonen, daß namentlich bei den botanischen Vererbungsversuchen die Pflanzen im allgemeinen nicht unter besonders abnormen Bedingungen gehalten werden, unter Bedingungen, die auf Erzeugung von nur pathologischen Mutationen hinzielen. Z. B. bei unseren Feldkulturen werden die Pflanzen durchweg unter natürlichen Verhältnissen gehalten — abgesehen von der weggefallenen Konkurrenz.

Der Lamarckismus befindet sich hier m. E. in einer Zwickmühle. Entweder er nimmt seiner Grundauffassung entsprechend an, daß die „zweckmäßigen“ Mutationen gehäuft entstehen — dann hätte sich davon in unseren bisherigen Mutationsuntersuchungen etwas zeigen müssen. Oder aber der Lamarckismus spricht sich im Einklang mit den bisherigen experimentellen

1) Beispielsweise sagt Plate 1927, S. 90: „Durch ein Experiment läßt sie“ (die Frage der Anpassungsmutation) „sich wahrscheinlich überhaupt nicht lösen, da der Faktor Zeit dabei eine entscheidende Rolle spielt.“

Ergebnissen dafür aus, daß die „zweckmäßigen“ Mutationen nur unter ganz bestimmten Umständen, nur recht selten, vielleicht erst nach relativ langen Zeiten auftreten — dann decken sich seine Aussagen praktisch mit denen des Darwinismus. Beschränkt sich der Lamarckismus also lediglich auf die Beeinflussung der Erbanlagen durch äußere Umstände (vgl. unten S. 415), so ist mindestens jede Polemik gegen den modernen Darwinismus überflüssig.

Genotypus — Phänotypus.

Wir gebrauchen dieses Begriffspaar wiederholt bei unserer phylogenetischen Kausalanalyse. Daher sei noch auf einen Einwand eingegangen, den kürzlich Abel (1929, S. 23 u. 376 ff.), gestützt auf Weidenreich und in Übereinstimmung mit vielen Paläontologen ausgesprochen hat. Abel sagt (l. c. S. 379): „Die Keimzellen sind nichts anderes als differenzierte Somazellen. — Mit dieser Erkenntnis muß natürlich auch die ganze Theorie von dem Gegensatz zwischen dem „Phänotypus“ und dem „Genotypus“ zusammenbrechen“.

Gerade die Pflanzen scheinen gut zu zeigen, daß man den Gegensatz zwischen Genotypus und Phänotypus nicht parallelisieren¹⁾ darf mit der Weißmannschen Vorstellung eines Gegensatzes zwischen Keimzellen und Somazellen. Wenn wir aus einer typischen „Somazelle“, etwa aus einer Epidermiszelle einer Begonie, einen Steckling erziehen, so erhält dieser Steckling den gleichen „Genotypus“ mit wie seine Mutterpflanze. Wir erkennen nur am „Soma“, z. B. an der Gestalt der Laubblätter, die phänotypische Abwandlung meist besonders gut.

Wir können nicht „Soma“ mit „Phänotypus“ und „Keimzelle“ mit „Genotypus“ parallelisieren, weil diese Begriffspaare sich jeweils auf andere Gegensätze beziehen. Keimzelle und Somazelle kennzeichnen Teile ein und desselben Individuums. Genotypus und Phänotypus sind dagegen äußerst praktische und bis jetzt durch keine besseren ersetzte Begriffe, um den Unterschied im Verhalten verschiedener Organismen festzuhalten. Der Wert dieser Begriffe zeigt sich also besonders dann, wenn es gilt, in wenig Worten Unterschiede in den Merkmalen der Organismen auszudeuten.

Ein viel zitiertes Beispiel zur Erläuterung der Begriffe: „Genotypus—Phänotypus“! Es gibt bekanntlich sehr verschieden blühende Primeln, z. B. rot- und weißblühende. Dieser Farbenunterschied kann „genotypisch“ bedingt sein, d. h. die rot oder weiß blühenden Pflanzen unterscheiden sich bereits in ihren Erbanlagen. Er kann aber in anderen Fällen auch „phänotypisch“ bedingt sein, z. B. kann ein und dieselbe Pflanze je nach der Anzuchtstemperatur rot oder weiß blühen. Nach zahlreichen experimentellen Befunden wird das Verhalten der Nachkommenschaft durch solche phänotypische Unterschiede nicht beeinflusst.

Wenn man überhaupt von den lebenden Organismen etwas auf die Lebensvorgänge bei den ausgestorbenen schließen kann, wird man auch in der paläontologischen Forschung am Gegensatz zwischen erblichen („genotypischen“) und nicht-erblichen („phänotypischen“) Merkmalsunterschieden festhalten müssen. Bei einer phylogenetischen Wandlung haben wir ja immer erbliche Wandlungen im Auge! Das ist im Prinzip wohl auch immer klar gewesen. Ob wir allerdings zur Formulierung dieser Merkmalsunterschiede gerade Begriff und Wort „Genotypus—Phänotypus“ verwenden, das ist, wie jede Begriffs- und Wortfrage, für einen Naturwissenschaftler eine Frage zweiten Ranges.

Jedenfalls, wenn wir zwei fossile Organismen (namentlich zwei einander ähnliche) miteinander vergleichen, kann man aus ihrer einfachen Betrachtung nicht

1) Es ist allerdings richtig, daß historisch die Begriffe Genotypus und Phänotypus von Weißmannschen Vorstellungen sehr stark beeinflusst sind. Heute sind sie aber unabhängig von den Weißmannschen Hypothesen.

ohne weiteres sagen, ob ihre Unterschiede genotypisch oder phänotypisch bedingt sind. Oft genug hat sich beispielsweise schon herausgestellt, daß zwei recht verschiedenartige Blätter zum gleichen Baum gehörten!

Schwierigkeiten sind also sicher da. Man sollte sie aber auch nicht überschätzen. Gerade die von Abel so glänzend ausgebaute paläobiologische Methode kann uns hier in sehr vielen Fällen helfen. Wir dürfen eben einen fossilen Organismus nicht lediglich als das Inventarstück No. so-und-soviel unserer Versteinerungssammlung, losgelöst von Lebensraum und Begleitorganismen, betrachten. Nein, das Bestreben der modernen Paläontologie ist es ja, uns ein möglichst lebenswahres Bild von den fossil überlieferten Organismen zu entwerfen. Damit können wir aber in sehr vielen Fällen schon sicher entscheiden, welche Unterschiede erblich und welche nicht-erblich sind. Namentlich wenn reiches Material auch von der gleichen „Art“ vorliegt, wird in den allermeisten Fällen ein erfahrener Paläontologe die erblich unterschiedenen Formen mit ebenso großer Sicherheit feststellen können, wie ein erfahrener Systematiker an Herbarpflanzen die erblichen Rassen von „Standortsmodifikationen“ usw. unterscheiden kann. Daß in einzelnen kritischen Fällen auch einmal die Entscheidung ausbleiben muß, oder daß ein anderes Mal ein Irrtum unterlaufen kann, genügt nicht, um diese ganze Methode abzulehnen. Vor allem ist für erheblichere Unterschiede, wie sie in der Darstellung unseres Buches fast durchweg berücksichtigt sind, an der genotypischen Bedingtheit nicht zu zweifeln.

Wenn ich Abel l. c. richtig verstanden habe, so richtet sich sein Angriff (betr. Genotypus — Phänotypus) im nicht-begrifflichen, sondern sachlichen Teil vor allem gegen den ausgesprochenen Darwinismus. Er bezieht sich also auf die Kausalfrage. Sehr viele Paläontologen glauben ja aus ihren paläontologischen Befunden direkt etwas über die Ursachen der Phylogenie aussagen zu können¹⁾.

Wir müssen also zur Frage Stellung nehmen, ob und wie weit die Paläontologie die Möglichkeit besitzt, allein, d. h. ohne oder gar entgegen den Erbliehkeitsexperimenten über die Ursachen der phylogenetischen Wandlung etwas auszusagen. Wählen wir zur Erörterung ein willkürliches, aber der paläontologischen Ausdeutung möglichst günstiges Beispiel; fürs Pflanzenreich mag etwa an die Zusammenhänge der *Acer*-, *Stratiotes*- oder *Cinnamomum*-Arten, fürs Tierreich an das „Paradepferd“ gedacht sein.

Ein fossil überlieferter Organismus B im Mittelmiozän möge ein direkter Nachkomme eines ebenfalls bekannten Organismus A im Untermiozän sein²⁾. Die Funde mögen denkbar günstig sein, sowohl hinsichtlich der erhaltenen Individuenzahlen, als auch der stratigraphischen Kenntnisse. Es mögen uns sogar zwischen den Organismen A und B noch 3 oder 4 vermittelnde Zwischenformen bekannt sein. Trotzdem ist auch in solchen Fällen die paläontologische Überlieferung viel zu lückenhaft, um die erwähnte Kausalfrage zu entscheiden. Selbst in diesen günstigsten Fällen stellen die überlieferten Fossilien ja höchstens weit voneinander entfernte Meilensteine auf den vielverschlungenen Wegen der phylogenetischen Wandlung dar. Die überlieferten Fossilien bedeuten einen verschwindend kleinen Bruchteil der an der tatsächlichen Wandlung be-

1) Ausgesprochen krankhafte Befunde lassen wir hier außer acht. Wenn wir beispielsweise an Blättern deutliche Frostspuren entdecken, haben wir ein Recht, das bald darauf erfolgte Verschwinden der betr. Pflanze aus jenen Gegenden mit einem Aussterben infolge einer Kälteperiode in Verbindung zu bringen — namentlich wenn die sonstigen geologischen Befunde auf eine solche Kälteperiode hinweisen. Auch Abel schildert (l. c.) ähnliche pathologische Befunde.

2) Mein Skeptizismus gegenüber sippen-phylogenetischen Detailuntersuchungen sei außer acht gelassen, da es in diesem Falle prinzipiell aufs gleiche herauskommt, wenn der Organismus A nicht der direkte Ahn von B, sondern ein naher Verwandter dieses Ahns ist.

teiligten Organismen. Aber nur wenn wir die tatsächliche Stammlinie zwischen A und B samt den zugehörigen Geschwistern wenigstens einigermaßen klar vor uns hätten, dann könnten wir auf Grund der paläontologischen Befunde entscheiden, ob der Lamarckismus recht hat, daß die Organismen „zielstrebig“ ihre Erbanlagen ändern, oder ob sie, wie der Darwinismus will, diese Anlagen richtungslos abwandeln.

Gewiß, die aufgefundenen Fossilien mögen eine eindeutige Anpassungsreihe darstellen. Wir danken es ja gerade der paläobiologischen Methode, daß sie uns für viele rätselhafte Erscheinungen die Funktion, die Tatsache des Angepaßtseins gezeigt hat. Aber die Feststellung des Angepaßtseins sagt noch nichts aus über den Anpassungsweg im einzelnen mit all seinen möglichen Zickzackbewegungen. Ein Gleichnis: Ein geradlinig sich abspielender Diffusionsvorgang sagt nichts darüber aus, ob auch die einzelnen Moleküle sich geradlinig fortbewegen.

Kurz, so viel wir der Paläontologie auch zu danken haben für die Feststellung der allgemeinen phylogenetischen Wandlungsrichtung, insbesondere des Auftretens von Anpassungsmerkmalen usw. — die Detailanalyse, welche die Frage Lamarckismus-Darwinismus entscheiden könnte, kann die Paläontologie nicht durchführen.

C. Vererbung erworbener Eigenschaften.

Der Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus tritt nun in sehr verschiedenem Gewande auf. Wir wollen bei der großen Bedeutung des Problems wenigstens noch eine sehr häufige Formulierung besprechen, nämlich die Frage: Gibt es eine Vererbung erworbener Eigenschaften?

Vielleicht ließe sich auch hier manches unnötige Aneinander-Vorbeireden ersparen, wenn die Fragestellung im allgemeinen etwas schärfer präzisiert würde. Die Frage bekommt nämlich ein ganz anderes Gesicht und die Antwort wird sehr verschieden lauten, je nach dem wir das Ursachen- und das Anpassungsproblem in ihr erörtern wollen oder nicht. Daraus ergeben sich folgende 4 Fragen:

1. Gibt es — ganz ohne Rücksicht auf die Kausalzusammenhänge und auf die Anpassungsfrage — eine Vererbung erworbener Eigenschaften?

2. Gibt es — ohne Rücksicht auf die Anpassungsfrage — eine Vererbung von Eigenschaften, die während des individuellen Lebens durch Außenbedingungen verändert sind?

3. Gibt es — ohne Rücksicht auf die Ursachenfrage — eine Vererbung von erworbenen Anpassungseigenschaften?

4. Gibt es eine Vererbung von Anpassungseigenschaften, die während des individuellen Lebens durch die Außenbedingungen verändert sind, und welche Kausalzusammenhänge zwischen Außenbedingungen und sich wandelndem Organismus bestehen hier?

Das Interesse für diese 4 Probleme ist verschieden groß. Den experimentell eingestellten Genetiker interessiert vor allem das Problem 2), d. h. die Frage nach den Kausalzusammenhängen zwischen Eigenschaftswandlung und den sie bedingenden Faktoren. Wer sich dagegen mit den großen phylogenetischen Wandlungen beschäftigt (Paläontologen usw.), dem drängt sich das Anpassungsproblem auf, er wird sich daher vorzugsweise mit Frage 4) auseinandersetzen. Jede Frage hat ihre Berechtigung, man muß die 4 Fragen nur auseinanderhalten.

Frage 1. Gibt es — ohne Rücksicht auf die Kausalzusammenhänge und auf die Anpassungsfrage — eine Vererbung erworbener Eigenschaften?

Die Antwort kann nur ein klares „Ja“ sein. Man kann höchstens über das Wort „Eigenschaften“ etwas verschiedener Meinung sein. Selbstverständlich werden keine „Eigenschaften“ vererbt, sondern nur Erbanlagen, die sich in solchen Eigenschaften manifestieren, d. h. „Gene“. Das meint aber jeder, wenn er hier von einer Vererbung von „Eigenschaften“ spricht. Die Frage ist daher eigentlich identisch mit der Frage, ob es eine Veränderung der Erbanlagen, ob es echte Genmutationen gibt. Und hierfür sprechen eindeutig sowohl die Befunde der Erblichkeitsforschung wie der Phylogenetik im üblichen weiteren Sinne.

Frage 2. Gibt es — ohne Rücksicht auf die Anpassungsfrage — eine Vererbung von Eigenschaften, die während des individuellen Lebens durch die Außenbedingungen verändert sind?

Auch hier werden wir alle heute eindeutig „Ja“ sagen müssen. Wir kennen heute eine Anzahl von Mutationen, von Änderungen der Erbanlagen durch veränderte Außenbedingungen. Ich erinnere nur an die experimentell durch Bestrahlung (Radium und X-Strahlen) erzielten Mutationen (vgl. Müller 1927, Stein 1927 ff, Goldschmidt, Goodspeed, Hanson und Winkelman¹⁾). Es ist überdies eigentlich eine logische Selbstverständlichkeit, daß die zahlreichen Mutationen, wie sie namentlich durch den Gesamtverlauf der Phylogenie gegeben sind, keineswegs „ursachlos“, d. h. unbeeinflusst durch Reize der Umwelt entstanden sein können. Die ältere Formulierung mancher Genetiker, daß die Mutationen allgemein „von selbst“ entstünden, findet heute wohl kaum mehr Freunde. Allerdings ist die kausale Einzelanalyse der Mutationen (wie wir unten S. 415 noch besprechen) leider über die allerersten Erkenntnisstadien noch kaum hinaus gelangt.

Eine weitere Tatsache, die auch auf gewisse Beziehungen zwischen individueller „phänotypischer“ Ausgestaltung und phylogenetischer Wandlung hinweist, ist die auffällige Parallele zwischen phänotypischer und genotypischer Wandlung. Es ist schon wiederholt beobachtet und in allen Vererbungsbüchern dargestellt, daß dieselben Erscheinungsformen sowohl genotypisch wie phänotypisch bedingt sein können. Die verschiedene Blattzipfelbreite (Abb. 250) kann sowohl genotypisch, also durch erbliche Rassenmerkmale festgelegt sein, wie phänotypisch durch verschiedenes Alter, Veränderung des Wasserhaushalts usw. modifiziert werden. (Eigene unveröffentlichte Experimente.) Großer und kleiner Wuchs kann erblich, aber auch von der Ernährung bewirkt sein usw. Wir wissen noch nicht, worauf diese Parallele beruht. Wir müssen sie aber vorläufig registrieren, weil sie sicher sehr wichtig für die spätere Analyse der Wandlungsvorgänge ist. Auf ähnliche noch unerklärliche Zusammenhänge deutet ja auch das Biogenetische Grundgesetz hin (vgl. S. 387 ff.).

Die Wandlungen des Individuums, des „Somas“, stellen nun zweifellos auch Veränderungen der Außenbedingungen für das materielle Substrat der Erbfaktoren, des Genotyps, dar. Es liegt daher nahe anzunehmen, durch Veränderungen im Individuum könne auch eine Veränderung des Genotypus erzielt werden. Alle Versuche in dieser Richtung sind aber fehlgeschlagen; der Genotypus ist sicher außerordentlich widerstandsfähig gegen Reize aus der Umwelt, und die Veränderungen in einem lebensfähigen Individuum sind offenbar zu geringfügig, um den Genotypus beobachtbar umzuwandeln.

1) Für pflanzliche Objekte (untersucht ist bisher vor allem *Antirrhinum* und *Nicotiana*) steht allerdings die Erblichkeit der „Radiomorphosen“ noch nicht fest (vgl. die zitierten Autoren). Dagegen sind wohl die Mutationsergebnisse an *Drosophila* insbesondere durch Müller gesichert. Günstiger liegen wohl die Verhältnisse allgemein bei Genommutationen.

Frage 3. Gibt es — ohne Rücksicht auf die Ursachen — eine Vererbung von erworbenen Anpassungseigenschaften?

Ja! Die Phylogenie ist ja, wie wir soeben betont haben, dadurch vor allen anderen Veränderungen in der uns bekannten Welt ausgezeichnet, daß eine unzählbare Menge von Anpassungseigenschaften, von „zweckmäßigen“ oder systemerhaltenden Eigenschaften bei den sich wandelnden Organismen entstanden sind.

Frage 4. Gibt es eine Vererbung von Anpassungseigenschaften, die während des individuellen Lebens durch die Außenbedingungen verändert sind? und welche Kausalzusammenhänge bestehen zwischen Außenbedingungen und dem sich wandelnden Organismus?

Diese Teilfrage ist der umstrittenste Abschnitt des ganzen Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften. Das ist nicht erstaunlich; denn sie deckt sich praktisch genommen mit dem oben von uns behandelten Gegensatz zwischen Lamarckismus und Darwinismus. Für diese 4. Frage kommt es ja nicht darauf an, ob es ganz selten einmal auch eine Vererbung von Anpassungseigenschaften geben kann, so selten etwa wie die Anpassungsmutationen. Wenn es nur eine oder die andere derartige Anpassung gäbe, würde niemand im lamarckistischen Sinne eine Vererbung von Anpassungseigenschaften annehmen. Es ist klar, daß das Problem hier wieder bei der vorzugsweisen Vererbung von Anpassungseigenschaften, bei einer phylogenetischen Anpassungsstruktur liegt. Wir brauchen unsere Darlegungen nicht zu wiederholen. Nur als Schlußfolgerung sei nochmals betont; die experimentellen Befunde der Erbliehkeitsforschung sprechen gegen eine solche Annahme einer häufigen bzw. vorzugsweisen Vererbung von Anpassungseigenschaften, von neuen „systemerhaltenden“ Eigenschaften.

Das kausale Anpassungsproblem der Teilfrage 4 wird auch manchmal in der Frage behandelt: Was änderte sich in der Phylogenie zuerst, die Organisation der Lebewesen, ihre funktionsgemäße Betätigung oder die Umwelt? In so allgemeiner Form läßt sich eine solche Frage wohl kaum beantworten. Zunächst wird man unterscheiden müssen, ob man kleinere Mutationsänderungen im Auge hat oder die großen Anpassungen, welche Angehörige verschiedener Familien usw. unterscheiden. Nach unseren heutigen experimentellen Kenntnissen entstehen kleine Änderungen der Organisation, wie sie die Mutationen darstellen, auch ohne bedeutsame Änderungen der Umwelt. Ob allerdings ihre Addierung zu großen neuen Anpassungen möglich ist ohne bedeutsame Änderung der Umweltfaktoren, ist sehr umstritten und heute wohl kaum zu entscheiden. Beide Möglichkeiten vertragen sich übrigens sehr wohl mit dem Darwinismus und mit dem Lamarckismus.

D. Die verschiedenen Einzelprobleme des Darwinismus.

Durch die Feststellung, daß die Mutationen zwar recht häufig sind¹⁾, daß sie aber in Bezug auf die Anpassung durchaus ungerichtet sind, ist wenigstens eine gesicherte Voraussetzung des Darwinismus gegeben. Von einem befriedigenden Beweis zugunsten des Darwinismus kann man aber nur insofern reden, als durch die nachgewiesene Richtungslosigkeit der Mutationen der schärfste Konkurrent des Darwinismus, der Lamarckismus, aus dem Feld geschlagen ist. Dieser negative Beweis, diese Abwehraktion, befriedigt aber natürlich noch

1) Baur rechnet z. B. für *Antirrhinum* mit 5—10 % Mutationen, andere Vererbungsforscher schätzen ihre Befunde ähnlich ein.

nicht völlig. Wir müssen feststellen, ob auch die anderen Voraussetzungen, mit denen der Darwinismus arbeitet, richtig sind, und wo die Grenzen der Leistungsfähigkeit des Darwinismus liegen.

Der Darwinismus rollt noch drei weitere Fragen auf, die wir heute nur viel unsicherer beantworten können als die erste Frage nach der Richtungslosigkeit der Mutationen. Wir müssen fragen:

1. Ist die Vorstellung des Darwinismus von der auslesenden Wirkung des „Kampfes ums Dasein“ berechtigt?
2. Summieren sich die — im allgemeinen geringfügigen — erblichen Abänderungen? Reichen insbesondere die geologischen Zeiten aus, um den gewaltigen phylogenetischen Umbildungsprozeß lediglich als Summierung kleiner Mutationen wahrscheinlich zu machen?
3. Wie entstehen die Mutationen?

Nur die Antworten auf die beiden ersten Fragen sind integrierende Bestandteile des Darwinismus, und nur die erste Frage ist für den Darwinismus spezifisch. Die 2. Frage ist Gemeingut jeder phylogenetischen Vorstellung. Die 3. Frage endlich ist eine Zusatzfrage; d. h. das „ignoramus“, das Darwin¹⁾ hier aussprach, und das wir im großen und ganzen auch heute noch wiederholen müssen, ist zwar an und für sich sehr schmerzlich; es spricht aber weder für noch gegen den Darwinismus.

1. Die auslesende Wirkung des „Kampfes ums Dasein“.

Im Prinzip hat sich der Stand unserer Kenntnisse seit Darwins Zeiten kaum geändert. Genau wie zu Darwins Zeiten wissen wir, daß die Produktion der Nachkommen, namentlich im Pflanzenreich, ungeheuer groß ist im Vergleich mit der Erhaltungsmöglichkeit. Trotzdem jede Pflanze im allgemeinen Tausende, ja Millionen von Nachkommen erzeugt, bleibt im Durchschnitt nur ein einziger Nachkomme am Leben. Die Konkurrenz gleichartiger Pflanzen ist evident. Von neueren exakten Feststellungen seien z. B. die Cajanderschen Beobachtungen über den Konkurrenzkampf der Kiefer gegen die Artgenossen aufgeführt. Cajander (1925) zeigte, daß z. B. auf magerem Heidewaldboden (*Calluna*-Typ) seiner finnischen Heimat pro Hektar 16600 35jährige Kiefern gedeihen können, aber nur noch 663 150jährige. Dabei ist die Zahl der Kiefern, die das 35. Lebensjahr erreichen, schon ein verschwindender Bruchteil der ausgereiften und keimenden Samen (andere Beispiele vgl. Braun-Blanquet und Sukatschew 1928). — Es ist auch nicht zu bestreiten, daß Pflanzen, die durch mutative Abweichungen einen Organisationsfortschritt gegenüber ihren Artgenossen haben, damit eine größere „Chance“²⁾ besitzen zu überleben. Dieser Grundgedanke von der auslesenden Wirkung des Kampfes ums Dasein ist heute noch so unangreifbar wie zu Darwins Zeiten. Zweifellos wäre es allerdings erwünscht, wenn er nicht nur durch die Ausdeutung von Beobachtungen, sondern auch für wenig unterschiedene Biotypen weiterhin experimentell untersucht würde.

Gelegentlich wird zu dieser Frage auch das nomenklatorische Problem aufgeworfen, ob es zweckmäßig ist, von einem „Kampf ums Dasein“ zu reden. Nun, darüber, daß dieser Ausdruck schlagwortartig mißbraucht worden ist — dar-

1) Hoffentlich verschwindet endlich die Legende, Darwins Lehre enthalte die Angabe, die Naturauslese schaffe erbliche Variationen (vgl. insbesondere in Darwins *Origin of Species* das 5. Kapitel).

2) Dürken (1922, S. 132) scheint allerdings die Meinung zu vertreten, die Selektionslehre rechne damit, daß der Passendste jedesmal überlebe. Jedenfalls richten sich seine Ausführungen nur gegen eine solche Auffassung. Das Problem der größeren Überlebenschance wird gar nicht berührt.

über braucht man nicht mehr zu reden. Es fragt sich nur, ob er auch im wissenschaftlichen Sinne irre führt. Der Sinn liegt m. E. für die weitaus meisten Fälle so klar, daß eine nomenklatorische Änderung kaum nötig ist. Der Sinn lautet: es herrscht ein Wettbewerb der Artgenossen um alles für die Pflanzen Lebensnotwendige, als da sind: Raum, Licht, Luft, Wasser usw. Und bei diesem Wettbewerb ist von vornherein die überwiegend große Mehrheit der Pflanzen zum Untergang verurteilt, zum Untergang, der durch direkte Feinde beschleunigt werden kann. Daß dabei die bessere Organisation keine ganz sichere Garantie fürs Überleben ist, ist selbstverständlich. Auch im Kriege kann einmal die bessere und stärkere Truppe durch eine Konstellation unglücklicher Umstände unterliegen; daß aber im allgemeinen „Gott mit den starken Bataillonen ist“, wird durch solche Ausnahmen nicht widerlegt. Oder — bei Glücksspielen besteht bekanntlich für die Bank meist eine kleine Gewinnchance (z. B. 51 gegen 49 %). Das besagt natürlich nicht, daß die Bank immer gewinnen muß. Aber wenn oft genug gespielt wird, ist ihr im Ganzen besehen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit ein Gewinn praktisch sicher. Auf die Phylogenie übertragen: Eine einzige zweckmäßige Mutation mag zugrunde gehen. „Situationsvorteile“ mögen im Einzelfalle auch einmal der weniger zweckmäßig ausgestalteten Form zum Überleben helfen. Aber die Selektionslehre rechnet ja aus gutem Grunde mit Durchschnittsergebnissen, sie kann mit einer ungeheuren Masse von Mutationen rechnen (vgl. oben S. 393 ff.). Sie rechnet damit, daß unter der Masse der Mutationen vorzugsweise diejenigen mit systemerhaltenden, zweckmäßigen Wirkungen erhalten bleiben. Das trifft selbstverständlich für alle „zweckmäßigen“ Mutationen zu, ob der Vorteil groß oder klein¹⁾ ist. Bei einem geringen Vorteil wird das Überhandnehmen nur länger dauern als bei größeren. Mathematische Darstellungen dieser Verhältnisse verdanken wir in neuerer Zeit beispielsweise Haldane und Yule.

2. Die Summierung der Mutationen.

Hier liegt tatsächlich eine große — wohl die größte — Schwierigkeit für den Darwinismus auch im modernen Gewand! Die Schwierigkeit ist gegeben durch den Gegensatz der so geringfügigen kleinen Mutationen, die wir unmittelbar beobachten können und der, im Verhältnis dazu ungeheuer großen phylogenetischen Wandlung, welche ja äußerst komplizierte und namentlich korrelativ sehr auffällig abgestimmte Veränderungen zeigt. Schon Linné hat unter dem Eindruck dieser Tatsachen zwar für die Sippen niederer Grade (Varietäten, Arten) eine natürliche Wandlung als möglich erachtet, aber für die Entstehung der größeren Sippen (der Gattungen usw.) ein schöpferisches Prinzip angenommen. Die auf Cuviers Vorstellungen zurückgehende Typenlehre besagt im Grunde auch nichts anderes, ebenso wie die entsprechenden Vorstellungen neuerer Zeit von Spencer (1893) bis Philiptschenko (1927) und Troll (1928). Immer wird hier betont, daß die kleineren unmittelbar beobachtbaren Abänderungen, die Mutationen, zwar zur Erklärung der „Mikro-Evolution“ d. h. der Entstehung von Sippen niederer Ordnung (Varietäten evtl. Arten) ausreichen mögen, daß sie sich aber nicht zu so großen Umbildungsvorgängen („Makro-Evolution“) wie der Entstehung neuer Gattungen, Familien usw. summieren könnten.

Linné sprach sich noch klar aus, wie dann die Sippen höherer Ordnung, die Gattungen usw. seiner Meinung nach entstanden seien, nämlich durch einmalige Schöpfung. Leider sprechen sich die neueren Autoren hierüber meist nicht mehr so klar aus. Wenn man die Summierung kleiner Mutationen

1) Die weit verbreitete Annahme, eine Mutation mit geringem Vorteil für den Träger habe keinen „Selektionswert“, ist also irrig.

zur Entstehung der Gattungs- und Familien-Unterschiede ablehnt, dann gibt es nur zwei weitere Möglichkeiten: Entweder man pflichtet Linné in der Annahme einer Schöpfung etwa einer Rose oder Linde bei; oder man glaubt an eine „Makromutation“, an eine plötzliche sprunghafte Umbildung von Typen durch gleichzeitige Änderung einer großen Anzahl von Erbanlagen. Beide Annahmen sind nach den naturwissenschaftlichen Befunden (vgl. oben S. 396) derartig unwahrscheinlich und unbewiesen, daß man eigentlich darüber gar nicht mehr diskutieren brauchte. Trotzdem wollen wir uns auch einmal direkt fragen: Welche Gründe könnten denn gegen die Annahme einer Summierung von Mutationen zu den großen phylogenetischen Wandlungen sprechen?

Eine einigermaßen aussichtsreiche Erörterung dieser Frage scheint mir nur dann möglich, wenn man die Gründe für die angebliche Unmöglichkeit einer derartigen Summierung von Mutationen klar formuliert. Soweit ich sehe, stecken in den Einwänden gegen die Summierbarkeit im allgemeinen zwei Gründe:

- a) Entweder die Summierung der mutativ entstandenen Anlagenänderungen soll prinzipiell unmöglich sein,
 - sei es (a_1), daß physiologische Umstände der Summierung von Mutationen ein Hindernis bereiten,
 - sei es (a_2), daß die Differenzen zwischen den Sippen höherer Ordnung (Gattungen, Familien usw.) im Sinne der alten Typuslehre grundsätzlich anderer Art seien als diejenigen zwischen Sippen niederer Ordnung.
 - b) Oder die geologischen Zeiten sollen zu kurz sein, um eine solche Summierung zu den großen phylogenetischen Wandlungen zu erlauben.
- Prüfen wir getrennt die beiden Einwände.

a₁) Prinzipielle Unmöglichkeit der Summierung von Mutationen aus physiologischen Gründen?

Man hat schon aus landwirtschaftlichen und gärtnerischen Züchtungserfahrungen den Schluß gezogen, erbliche Änderungen ließen sich nur bis zu einer bestimmten Grenze, leider aber nicht darüber hinaus summieren. Die Tatsache selbst ist praktisch genommen unbestreitbar: „Die Bäume wachsen nicht in den Himmel.“ Wenn wir an unseren Versuchspflanzen und -tieren eine neue Eigenschaft steigern wollen (sagen wir die Größe irgendeines Organs, die Ertragsfähigkeit einer Obstrasse, die Milchproduktion usw.), kommen wir praktisch über eine gewisse Grenze nicht hinaus. Es geht uns wie bei der Annäherung an den thermischen absoluten Nullpunkt; wir kommen ihm mit aller Anstrengung höchstens etwas näher, aber prinzipiell nicht über ihn hinaus.

Sprechen diese Erfahrungen, an denen wie gesagt rein sachlich nicht zu zweifeln ist, wirklich für eine prinzipielle Unmöglichkeit, daß sich Mutationen in einer bestimmten Richtung summieren könnten, wenn nur wenigstens die Zeit dafür ausreicht? Ich glaube nicht. Ein großer Teil der älteren Zucht-Erfahrungen scheidet schon aus dem einfachen Grunde aus, weil es sich gar nicht um Mutationen handelt, sondern um die Auslese einer bestimmten reinen Linie oder eines Klonen aus einer bunt gemischten Population. Selbstverständlich ist hier dann eine zunächst unüberschreitbare Grenze erreicht, wenn diese reine Linie rein herausgezüchtet worden ist, wie wir ja insbesondere seit den klassischen Untersuchungen von Johannsen (vgl. dazu auch Baur 1924, S. 150) wissen.

Aber beschränken wir uns einmal auf die echten Mutationen. Da dürften doch wohl die multiplen Allelomorphen, das heißt Mutationen, die das

gleiche Gen in verschiedener, oft quantitativ abgestufter Weise betreffen [vgl. z. B. Oehlkers (1927), Goldschmidt (1929) und Stern (1929)] einmal den Weg der Summierbarkeit weiter zeigen. Prinzipiell ist hier die Tatsache schon erwiesen, daß sich mutative Wirkungen summieren lassen, wie schon de Vries an den zunehmend gefüllten Blüten von *Chrysanthemum segetum* (1906) gezeigt hat. In den Zuchten von de Vries (l. e. S. 303 ff) ließen sich durch Selektion folgende nacheinander mutativ entstandene Rassen mit zunehmender (erblicher) Steigerung der durchschnittlichen und maximalen Zungenblütenzahl herauszüchten:

| | | | | | | |
|--------------------|------|------|------|------|------|------|
| wilde Ausgangsform | 1896 | 1897 | 1898 | 1899 | 1900 | 1901 |
| 13 (Durchschnitt) | 21 | 34 | 48 | 66 | 101 | 200 |

Neuere Untersuchungen haben namentlich an *Antirrhinum* die Tatsache, daß es sich in solchen Fällen wirklich um multiplen Allelomorphismus handelt, noch exakter belegt (vgl. insbesondere Oehlkers 1927, S. 173 ff).

Trotzdem sind wir auch bei echten Mutationen im Verlaufe unserer nur nach wenigen Jahren zählenden Versuche praktisch oft nicht in der Lage, die Formneubildung über ein gewisses Maß hinauszusteigern. Das ist schon aus Gründen der Organkorrelationen unmöglich. Jede Größensteigerung eines Organs stellt ja neue Ansprüche an andere Organe. Um ein anschauliches — wenn auch willkürlich angenommenes — Beispiel zu erwähnen: Die Größenzunahme einer Frucht findet ihre Grenze an der Tragfähigkeit des Stieles und der Zufuhr von Nahrung durch den Stiel. Wenn nicht gleichzeitig die Tragfähigkeit und die sonstige Ausgestaltung des Stieles mutativ gesteigert wird, kann die Größe der Frucht vielleicht zunächst noch etwas mutativ zunehmen, aber über eine gewisse Grenze wird diese mutative Steigerung nicht hinauskommen. Es müssen also eine Reihe von Mutationen zusammenwirken, was sicher eine ziemlich erhebliche Zeit beansprucht. Vielleicht verlangt auch schon innerhalb des Genotypus die Summierung von Mutationen derartige korrelative Umbildungen.

Jedenfalls ist klar, daß hier wiederum keine prinzipiell nachgewiesene Unmöglichkeit vorliegt, wenn in den wenigen Jahren, die unsere Vererbungsversuche dauern, vielfach die erforderlichen korrelativen Mutationen noch nicht aufgetreten sind. Die Frage, ob solche korrelativen Mutationen, die auch eine zunächst erreichte Grenze überschreiten lassen, auftreten, ist nur eine Zeitfrage, und auf die Zeitfrage kommen wir weiterhin noch zu sprechen.

a₂) Prinzipielle Unmöglichkeit der Summierung von Mutationen aus typologischen Gründen?

Der 2. prinzipielle Einwand geht von der Behauptung aus, die Unterschiede zwischen den Sippen höherer Ordnung seien nicht nur quantitativ sondern auch qualitativ anders beschaffen als die Unterschiede der Sippen niederer Ordnung. Dieser „idealistisch“-morphologische oder typologische Einwand ist ja bereits von Darwin eingehend widerlegt worden. Es ist auch eigentlich für das Pflanzenreich von niemand noch klar gesagt worden, in welcher Weise die eigenartigen Familien- usw. Differenzen qualitativ und nicht nur quantitativ andere sein sollen als die Gattungs-, Art-, Varietäts- usw. Unterschiede. Wir wollen trotz der unklaren Fragestellung aber doch einmal wenigstens die vorhandenen Tatsachen in dieser Richtung prüfen.

Sowohl die historisch-phylogenetische Betrachtungsweise, wie das moderne Erbllichkeitsexperiment haben deutlich gezeigt, daß das, was man als Charaktere zur Unterscheidung der höheren Sippen verwendet, also die „wesentlichen“ Gattungs-, Familien- usw. Charaktere, sich im Prinzip genau so verhalten, wie die Unterscheidungscharaktere der Sippen niederer Ordnung, etwa der

Farbenvarietäten. Sie beruhen auf einer Summe kleiner Wandlungsschritte, die im Verlaufe der Phylogenie zurückgelegt wurden. Die pflanzliche Phylogenie ist hier wohl sogar durchsichtiger als die tierische.

Gerade dort, wo im Pflanzenreich die „Typuslehre“ am stärksten ausgebildet ist, bei den Kormophyten, zeigt ja unsere obige historisch-phylogenetische Darstellung, daß die „wesentlichsten“ Merkmale der Kormophytenabteilungen bei ihrem ersten Auftreten in der Vergangenheit durchaus noch nicht so deutlich ausgeprägt waren wie heute (vgl. z. B. die diesbezügliche Darstellung bei den Pteropsiden S. 182). Die „Typen“ der verschiedenen Kormophytenabteilungen konvergieren ja unverkennbar gegeneinander, in je ältere Zeiten wir zurückgehen. Die „charakteristischen“ Unterschiede der Pflanzenabteilungen in Blattform, Sporangienstellung, innerer Anatomie usw. sind anfangs gar nicht oder viel weniger ausgeprägt, als es uns bei der Betrachtung allein der heutigen Formen erscheinen könnte. Ferner können wir im Laufe der phylogenetischen Weiterentwicklung verfolgen, wie auch diese großen Wandlungen, welche zu den beträchtlichen heutigen Unterschieden zwischen den „Typen“ hingeführt haben, durch eine Summe von Einzelprozessen (wir sprachen oben S. 370 von „Elementar-Reaktionen“), wie Verwachsung, Spaltung, Differenzierung einzelner Teile, Veränderungen des Verzweigungsgrades usw., zustande gekommen sind.

Auch das heutige Erbllichkeitsexperiment zeigt aufs deutlichste diesen „atomistischen“ Aufbau der „Charaktere“ höherer Sippen. Einen beträchtlichen Teil der historisch-phylogenetisch feststellbaren Elementar-Reaktionen kennen wir schon heute als Abwandlungen eines Gens, als Mutationen. Ich weise hier nur auf die Verwachsung, bzw. Nichtverwachsung der Telome hin, die einerseits als Mutation beobachtet ist (vgl. Abb. 245) und die andererseits bei den „choripetalen“ und „sympetalen“ Blüten als „wesentliches“ Merkmal zur Charakterisierung von Dikotylen-Familien verwendet wird. Eine Kreuzungsanalyse von Vertretern verschiedener Familien oder gar Ordnungen usw. läßt sich leider aus technischen Gründen fast nie durchführen. Aber wenigstens die Art-Bastardierung hat nach den neueren Untersuchungen (vgl. Heribert-Nilsson 1918, Baur 1919 und Oehlkers 1927) gezeigt, daß hier im Prinzip dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei der leichter durchführbaren und leichter überschaubaren Bastardierung von Rassen; auch bei der Artkreuzung zeigten sich die „typischen“ Artcharaktere als eine Summe von einzelnen, getrennt vererbaren Genen¹⁾.

Das spricht doch alles entschieden dafür, daß die Unterschiede zwischen den Sippen höherer Ordnung nur auf einer viel größeren Mutationszahl beruhen als die Unterschiede zwischen Sippen niederer Ordnung. Mindestens fehlt für die gegenteilige Behauptung irgend ein brauchbarer Beweis.

Kurz, es besteht kein Grund dafür, die Summierung von Mutationen zu größeren Abänderungen für prinzipiell unmöglich zu erklären. Wir müssen allerdings zugeben, daß hier der Phylogenetiker vor einem weiten offenen Arbeitsfeld steht. Viel Arbeit steht bevor, um auch im Einzelfall die Summierungsvorgänge und namentlich auch die Frage korrelativer Mutationen zu klären.

b) Unmöglichkeit der Summierung von Mutationen wegen der zu kurzen verfügbaren Zeit?

Wenn die Summierbarkeit der Mutationen nicht prinzipiell unmöglich ist, dann könnte höchstens die verfügbare geologische Zeit für eine solche Summierung zu kurz sein. Denn bei beliebig langer geologischer Zeit für den Arten-

1) Auf die Frage, wo die einzelnen Erbcharaktere lokalisiert sind, ob es neben den an die Chromosomen gebundenen eigentlichen Genen noch andere Erbfaktoren gibt, wie es die

wandel müßte sich schließlich jede Summierung von Mutationen verwirklichen lassen.

Der Einwand, die geologische Zeit sei zu kurz, hat sehr an Gewicht verloren, seit man mit Hilfe der radioaktiven Methoden¹⁾ die absoluten geologischen Zeiten etwas genauer kennen lernte. Als Lamarck und Darwin ihre Theorien einer kontinuierlichen Umwandlung des Lebens aufstellten, da rechnete man noch mit geologischen Zeiträumen von einigen Tausend oder höchstens wenigen Millionen Jahren. Heute liegen die Verhältnisse viel günstiger für den Phylogenetiker. Wenn auch die verschiedenen Altersangaben je nach den verwendeten Methoden etwas schwanken, und wenn auch alle absoluten Zahlen nur ungefähre Anhaltspunkte sind, so ist doch eines heute schon sicher, daß das Leben auf Erden eine Zeitspanne dauert, welche man noch zu Lamarcks oder Darwins Zeiten als völlig phantastisch bezeichnet hätte²⁾. Die ältesten pflanzlichen Reste aus dem Präkambrium entstammen einer Erdperiode, deren absolutes Alter in einer Größenordnung von 1—2 Milliarden Jahren liegt (vgl. Abb. 2). Selbst die Helium-Methode, welche namentlich für derart lange Zeiträume zu niedere Werte gibt, datiert diese Zeit auf mehrere 100 Millionen Jahre. Auch die relativ spät auftretenden Angiospermen sind sicher schon viele Millionen Jahre alt. Endlich muß man sich vor Augen halten, daß wir sicher niemals die allerältesten Vertreter irgendeiner Gruppe fossil aufgefunden, sondern daß diese Gruppe sicher immer schon eine geraume Zeit existiert hat, bis ein günstiger Zufall die nötigen Fossilisationsbedingungen geschaffen hat. Kurz, die für die Wandlung verfügbaren geologischen Zeiten sind viel größer, als man bis vor kurzem glaubte.

Versuchen wir aber einmal etwas konkreter, diese Umbildung der Formen mit der verfügbaren Zeit in Verbindung zu setzen. Die Miozän-Pliozän-Grenze liegt nach der Helium-Methode, die wie gesagt zu niedere Werte gibt, ungefähr 2 Millionen Jahre zurück. Wir kennen ihre Flora z. B. durch die berühmten Oeninger Funde verhältnismäßig gut. Die damals lebenden Arten stehen durchweg den heute noch lebenden recht nahe (vgl. die Zusammenstellung bei Heer und Frentzen). Als Durchschnitt für die seither erfolgte Umbildung können wir die Entstehung schwächerer Arten bezeichnen, d. h. von Arten, wie sie etwa in der bekannten „Synopsis der mitteleuropäischen Flora“ von Ascherson und Gräbner noch unter den Begriff der „Gesamtart“ zusammengefaßt werden. Zu einer derartigen Bildung von Kleinarten standen also etwa 2 Millionen Jahre zur Verfügung (wahrscheinlich sogar etwas mehr, vielleicht doppelt so viel). Nehmen wir an, daß die betreffenden Pflanzen — es sind meist Holzgewächse bekannt — durchschnittlich 20 Jahre brauchen, bis sie blühen und fruchten. Dann sind in den 2 Millionen Jahren nach dem Miozän-Ende etwa 100000 Generationen aufeinander gefolgt. Nehmen wir weiter an, daß nur alle 1000 Generationen eine erhaltungsfähige Mutation entstanden sei, so haben wir bereits 100 Mutationen in dieser Zeit. Und zwei Pflanzen, deren Genotypus sich in mindestens 100 Genen unterscheidet, würden wir wohl ohne Zweifel mindestens als zwei verschiedene „Arten“ bezeichnen. Selbst wenn wir berücksichtigen, daß die meisten Mutationen „rezessiv“ und „heterozygotisch“ auftreten (vgl. darüber z. B. Oehlkers 1927, S. 170 f.), ferner daß „zweckmäßige“ Mutationen sehr selten sind, ist wohl die Zahl von 1000 Generationen ausreichend für die Möglichkeit der Erzeugung einer Mutation von Selektionswert.

„Plasmontheorie“ (vgl. auch F. v. Wettstein 1926 und 1928, Winkler 1924, und Lehmann 1928) und die „Erbsstockhypothese“ Plates (1927) annimmt, brauche ich hier nicht näher einzugehen, da auch diese Hypothesen mit Einzelmerkmalen rechnen und (ausgesprochenener- oder unausgesprochenermaßen) ihre Angaben die schrittweise Umbildungsmöglichkeit zulassen.

1) Den nachfolgenden Berechnungen sind die Angaben von Salomon (1923), Hennig (1925) und Born (1926/27) zugrunde gelegt.

2) Vgl. auch oben S. 16, Anm.

Wenn also für den „phylogenetischen Artschritt“ (so wollen wir den Umbildungsvorgang nennen, der eine neue „Art“ geschaffen hat) nach den geologischen Befunden eine Zeitspanne von 2 Millionen Jahren zur Verfügung steht, so scheint mir diese Zeit durchaus mit den heutigen genetischen Ergebnissen in Einklang zu stehen.

Für krautige Pflanzen steht natürlich noch eine viel größere Anzahl von Generationen zur Verfügung. Schon die unten (S. 418) erwähnte *Anemone Pulsatilla* kann 2—3 Jahre nach der Aussaat fruchten. Hier spielt sich die Entstehung von Kleinarten wohl auch in viel kürzerer Zeit ab. Z. B. die verschiedenen in Abb. 250 abgebildeten Rassen mit ihrem erblich verschiedenen Laub, Rassen, die oft als Kleinarten unterschieden werden, sind entsprechend ihrer pflanzengeographischen Verbreitung wohl erst nach der Eiszeit entstanden. Der Versuch, die Zahl der hier vorliegenden genetischen Differenzen und das Problem der Summierung aufzuklären, ist im Gange.

Weiter, das Auftreten der heute existierenden Angiospermen-Familien (durchschnittlich in der Kreide) liegt wieder nach der Helium-Methode mindestens 30 Millionen Jahre zurück, also 15mal weiter zurück als zu einem „phylogenetischen Artschritt“ erforderlich ist. Wenn sich 2 Pflanzenlinien mit 15 „phylogenetischen Artschritten“ voneinander entfernt haben, werden sie sicher einander so unähnlich geworden sein, daß man sie ungefähr noch gerade in die gleiche Familie zusammenfaßt. Also auch diese Zeit von 30 Millionen Jahren genügt zur Entstehung neuer Familien.

Es ist mir natürlich bekannt, daß der Umfang solcher systematischer Begriffe, wie der Arten, Familien usw. sehr schwankend ist, daß der eine Autor ihn doppelt so groß wählt wie der andere usw. Aber darauf kommt es hier gar nicht an. Ich möchte nur zeigen, daß die verfügbare geologische Zeit auch bei vorsichtigster Berechnung ungefähr in der Größenordnung liegt, die wir nach unseren genetischen Ergebnissen erwarten dürfen. Dies scheint mir durchaus gesichert. Jedenfalls kann aus der verfügbaren geologischen Zeit kein Einwand gegen die Annahme einer kontinuierlichen Umwandlung durch Summierung kleiner Mutationsschritte gezogen werden.

Im ganzen gesehen, bestehen also überhaupt keine unüberwindlichen Schwierigkeiten gegen die Erklärung, daß die großen phylogenetischen Wandlungen aus der Summierung vieler Mutationen entstanden sind. Es mag in diesem Zusammenhang aber nochmals ausdrücklich auf die Notwendigkeit weiterer Einzeluntersuchungen hingewiesen sein.

3. Entstehung der Mutationen.

Wir können uns hier unter Hinweis auf die Vererbungsbücher (z. B. Baur 1922, Oehlkers 1928, Goldschmidt 1928) kurz fassen. Gerade bei den phylogenetisch am meisten interessierenden „Genmutanten“ oder „Faktormutanten“ ist das Problem noch völlig dunkel. Aber soviel ist doch wohl heute schon wahrscheinlich, daß im Problem der Entstehung von Genmutationen der berechtigte Kern des Lamarekismus steckt. Mindestens in manchen Fällen ist die Umwelt an der Entstehung von Genmutationen beteiligt.

Nochmals wollen wir uns daran erinnern, daß an der Phylogenie sehr viele Faktoren beteiligt sind. Wenn sich auch nach den bisherigen Ergebnissen nur die Naturauslese als einziger, auf die Entstehung von zweckmäßigen Eigenschaften hinzielender Faktor nachweisen ließ, so ist die Zahl der sonst bei der Phylogenie mitwirkenden Faktoren sicher sehr groß. Im Pflanzenreich kennen wir leider noch sehr wenige positive Belege, welche Faktoren z. B. bei der Entstehung von Genmutationen mitwirken. Es seien aber z. B. die Gen-

mutationen¹⁾ durch Einwirkung von X-Strahlen usw. (Stein 1927 ff., Goodspeed, Hanson and Winkleman, Goldschmidt 1929) angeführt; sie zeigen, daß prinzipiell bei der Entstehung von Mutationen äußere Faktoren mitwirken können und legen die Vermutung nahe, daß äußere Faktoren allgemein eine viel größere Rolle spielen, als die bisher nur sehr spärlichen experimentellen Ergebnisse erkennen lassen.

Sehr viele Vorstöße, die in letzter Zeit zugunsten des „Lamarckismus“ und der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ unternommen worden sind, beruhen offensichtlich (vgl. z. B. Walter 1926) auf dieser Tatsache, daß die Umwelt einen größeren Einfluß auf den Genotypus hat, als noch z. B. Weißmann wahrhaben wollte. Das historische Verdienst, das hier dem Neo-Lamarckismus zukommt, indem er immer wieder das Problem aufgriff, wie die äußeren Faktoren die Erbanlagen umbilden, soll keineswegs geschmälert werden.

Ja, noch in einer anderen Beziehung, wirken die Faktoren bei der Genmutation, wenigstens in einem gewissen Sinne entsprechend den lamarckistischen Vorstellungen. Der Organismus richtet nämlich doch seine Mutationen — allerdings nicht wie der Lamarckismus eigentlich will — auf die Anpassungen hin. Wir können in mehreren Beziehungen einen richtenden Einfluß des sich wandelnden Organismus auf die Mutationen feststellen. Einmal darin, daß selbstverständlich von einer gegebenen Genkonstellation aus nicht ganz beliebige Mutationen auftreten können. Die Möglichkeit zu mutieren, ist offensichtlich durch die Genkonstellation irgendwie beschränkt und auch in mancher Hinsicht vorgezeichnet²⁾. Es ist darum unschwer zu verstehen, daß dieselben Mutationen bei verschiedenen Arten und Gattungen sich wiederholen, worauf insbesondere Vavilov großen Wert gelegt hat (Vavilovsche Reihen).

Ferner wird man auch nicht erstaunen dürfen, daß gerade die Möglichkeiten, eine bestimmte Eigenschaft zweckmäßig weiterzubilden, in gewissem Sinne vorgezeichnet sind. Sehr oft ist ja die Möglichkeit einer „zweckmäßigen“ Weiterbildung offensichtlich begrenzt; damit ist aber für gleichartige Ausgangsformen eine „polyphyletische“, eine parallele Umbildung gegeben.

Ein Beleg hierfür ist die in verschiedenen Pteridophytenabteilungen parallel erfolgte Umbildung der Isosporie in die Heterosporie und Gymnospermie (S. 89 ff.). Diese Umbildung ist als eine Möglichkeit der Anpassung bereits im Stadium der Isosporie vorgezeichnet. Heterosporie und Gymnospermie sind ja die gegebenen Formen der Fortpflanzung, um einerseits dem künftigen Embryo reichlich Reservestoffe zukommen zu lassen und andererseits die Träger der männlichen Kerne beweglich zu erhalten. — Übrigens kann man diese Parallelisierung auch noch weiter durchführen. Dieselbe Umbildungsrichtung besteht auch schon bei der Umbildung der Isogamie zur Anisogamie und Oogamie (Abb. 30).

Endlich zeigen die bisher bekannten Mutationen eine wirklich eindeutige Richtung auf die Verlustmutation hin. Verlustmutationen treten ja unleugbar vorzugsweise auf. Diese gerichtete Form der Mutationen macht vor allem verständlich, warum unbenutzte Organe so rasch rudimentär werden bzw. verschwinden.

All diese Formen einer gerichteten Mutation sind natürlich sehr wohl von der üblichen lamarckistischen Annahme, daß vorzugsweise zweckmäßige Mutationen entstehen, zu unterscheiden.

Auch der Neo-Lamarckismus darf nicht übersehen, daß er völlig versagt hat in dem wesentlichen Punkt, im Problem der Anpassung, im Problem: wie

1) Vgl. S. 407, Anm. 1.

2) Eine ähnliche Vorstellung hat auch Alverdes (1921) entwickelt.

kommt die Häufung zweckmäßiger Mutationen zustande. Jedenfalls muß man im Interesse einer gegenseitigen Verständigung wünschen, daß jeder, der sich als Lamarckist bezeichnet, es klar ausspricht, ob er damit die Entstehung von „Anpassungen“ oder nur überhaupt die Umbildung der Genotypen durch äußere Faktoren meint, und was er unter „gerichteter“ Umbildung versteht.

Die Kausalanalyse der Mutationen wäre weiterhin übrigens erst dann vollständig geklärt, wenn wir den stofflichen Prozeß erkannt hätten, auf dem die Mutationen beruhen. In diesem Problem stehen wir aber erst ganz am Anfang unserer Kenntnisse. Für die Genom-Mutationen liegen durch die abweichenden Chromosomenzahlen noch verhältnismäßig klare Resultate vor (vgl. z. B. Tischler und F. v. Wettstein 1927). Für die Gen-Mutationen dagegen können wir erst einige allgemeinere Daten als gesichertes Ergebnis festhalten. Da die Gene (mindestens großen Teils) in den Chromosomen lokalisiert sind, muß auch die Genumwandlung auf einer Veränderung der Chromosomensubstanz beruhen. Da sich ferner auch der Chemismus des Organismus im Verlaufe der Phylogenie gewandelt hat¹⁾ [vgl. z. B. auch Klein (1926), Ivanow (1926) und Jaretsky (1928)], liegt es nahe, die Genumwandlung in einem veränderten Chemismus zu suchen. Solange wir aber noch nicht sicher sagen können, was die Gene eigentlich sind, schweben alle Aussagen über Einzelheiten einer solchen Genumbildung in der Luft, weshalb wir darauf nicht näher eingehen²⁾.

E. Die Grenzen des Darwinismus.

Mit diesen Erörterungen, insbesondere mit dem Eingeständnis, daß die „direkte Bewirkung“ der Umwelt als nicht-richtender Faktor eine Rolle spielen mag, daß ferner der Organismus die Mutationen in gewisse Bahnen lenkt (auf Verlustmutanten hin, und durch eine gewisse Beschränkung in den Mutationsmöglichkeiten), sind wir bereits an die Grenzen des Darwinismus gelangt.

Wenn wir nun das Art-Bildungsproblem vom systematischen Standpunkt aus betrachten, wie das ja der Alt-Darwinismus unverkennbar tat („Origin of Species“), ergeben sich noch weitere Grenzen für den Geltungsbereich der Naturauslese — und die Naturauslese ist doch zweifellos der Kernpunkt der darwinistischen Anschauungen.

Für den Systematiker spielt ja das Problem der Artabgrenzung eine sehr bedeutsame Rolle, eine viel bedeutsamere Rolle jedenfalls als für den Genetiker und Phylogenetiker. An dieser Artabgrenzung sind nämlich noch eine ganze Reihe weiterer Prozesse als die „richtungslose“ Mutation und die Naturauslese beteiligt.

Insbesondere spielt hier die Frage der Isolierung oder Nicht-Isolierung eine sehr große Rolle. Wenn keine geographischen Hindernisse bestehen, werden sich die neuentstehenden lebensfähigen Mutanten miteinander kreuzen, es sei denn, daß Differenzen aufgetreten sind, welche die sexuelle Fortpflanzung verhindern. Dadurch wird in Gegenden, in denen große Wandermöglichkeiten vorliegen oder vorlagen³⁾, das, was wir eine „Art“ nennen,

1) Hierauf beruht m. E. der gesicherte Kern der serologischen Untersuchungen. Wegen der praktischen Einzelanwendung der serologischen Ergebnisse, die mir für die allgemeine Phylogenie noch recht bedenklich erscheint, sei vorläufig auf die obige Darstellung S. 305 und meine Ausführungen (Zimmermann 1928 b), sowie auf die dort zitierte Literatur verwiesen.

2) Aus dem gleichen Grund möchte ich auch nicht die Unterscheidung zwischen Mutation, Dauermodifikation usw. diskutieren. (Vgl. insbesondere Stein und Hämmerling.)

3) z. B. im mitteleuropäischen Waldgebiet namentlich dank der Besiedlungsänderung im Gefolge der Eiszeit (vgl. oben S. 365).

zwar aus vielen unterscheidenden Formenkreisen bestehen, aber eine scharfe Abgrenzung natürlicher Kleinarten ist hier meist kaum möglich.

Anders liegen die Verhältnisse dort, wo die Wanderung erschwert ist. Das zeigt sich schon dann, wenn wir „gleichartige“ Pflanzen von entfernt von einander liegenden Standorten untersuchen. Es ist eine jedem Pflanzengeographen geläufige Erscheinung, daß wir unter sehr vielen auf den ersten Blick einheitlichen Arten bei genauerer Betrachtung pflanzengeographisch und morphologisch wohl charakterisierbare Kleinarten entdecken können. Niemand wird ernstlich daran zweifeln können, daß solche Kleinarten mutativ von einander differenzierte Formen, von gleichem Ursprung, sind.

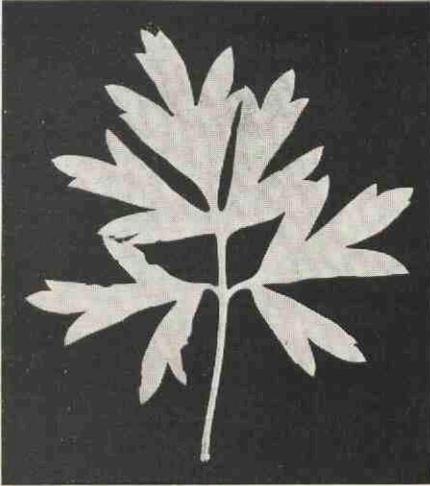
Es sei gleich ein Beispiel angeführt: *Anemone Pulsatilla* L., die Küchenschelle, oder Osterglocke (Abb. 250). Wir finden sie innerhalb ihres mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes in einer ganzen Anzahl von Rassen, von denen wir als besonders charakteristisch erwähnen: eine vorzugsweise östliche bzw. südöstliche Gruppe mit breiten Blattzipfeln (*A. grandis* Kern. oder *ssp. latisecta* Hegi) und eine vorzugsweise westliche Gruppe mit schmäleren Blattzipfeln (*A. Pulsatilla* s. str. der meisten Autoren = var. *Linneana* Rouy-Foucaud = *ssp. angustisecta* Hegi) (Abb. 250).

Diese Differenzen der Rassen beruhen, wie eigene unpublizierte Untersuchungen zeigen, durchaus auf mendelnden Genen. Die Rassen sind auch bastardierungsfähig. Es ist darum nicht erstaunlich, daß im Grenzgebiet der beiden Rassen (z. B. in Süddeutschland) zahlreiche Zwischenformen vorkommen, ja daß an ein und derselben Stelle sich Spaltungsprodukte einer solchen Kreuzung, d. h. nebeneinander breit- und schmalzipflige Formen in allen Abstufungen vorfinden. Trotzdem sind an den entfernt liegenden Gebieten des Gesamtareals die extremsten Formen zweifellos sehr stark und deutlich verschieden.

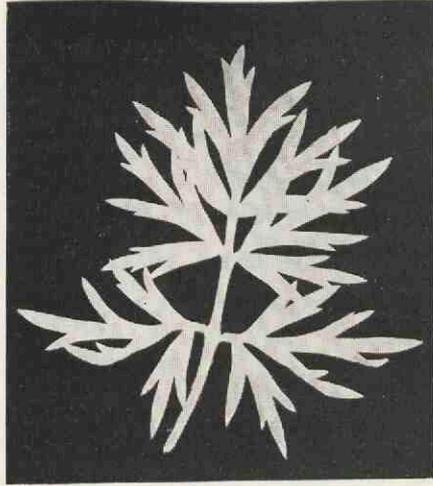
Wenn nun größere räumliche Hindernisse, z. B. die Isolierung auf Inseln, auf isolierten Gebirgszügen usw., eine solche Vermischung völlig verhindern, entstehen scharf abgegrenzte Sippen, die man üblicherweise als Arten bezeichnet. Solche sich gewissermaßen gegenseitig in den verschiedenen Gebieten ersetzende Sippen nennt man „vikariierend“. Sie haben sehr häufig ein engumschriebenes Areal, sind „Endemismen“ (oben S. 363). Namentlich R. Wettstein (z. B. 1924) hat darauf aufmerksam gemacht, daß derartige kürzlich entstandene Rassen scharf abgegrenzte, einander berührende Areale haben (Abb. 244). Ihre Entstehung ist offensichtlich ein Parallelprozeß zu den Auslesevorgängen. Ausgangspunkt für die Entstehung der vikariierenden Sippen ist natürlich wieder die Variationsfähigkeit der Organismen, die Entstehung von Mutationen. Die Ausmerzungen von Zwischenformen beruht aber nicht auf einem Ausleseprozeß oder braucht mindestens nicht darauf zu beruhen, sondern einmal darauf, daß die Mutationen in den verschiedenen Gebieten in verschiedener Richtung verlaufen können, und dann auf der durch die Isolierung verhinderten Durchmischung der neuentstehenden Mutationen (vgl. Jordan 1925).

Natürlich können sich Ausleseprozeß und Isolierungsprozeß bei der „Artbildung“, d. h. bei der Ausschaltung von Zwischenformen, in allen Abschattierungen kombinieren. Die oben erwähnten Rassen von *Anemone Pulsatilla* sind z. B. deutlich ökologisch ungleichwertig. Die Blätter der schmalzipfligen westlichen Rassen verdunsten auch unter den gleichen äußeren Bedingungen pro Frischgewicht wesentlich mehr Wasser, als die mit dem Wasser sparsamer umgehenden östlichen breitzipfligen Rassen (eigene unpublizierte Untersuchungen). Es ist eine vielverheißende Aufgabe der modernen, physiologisch und genetisch geschulten Pflanzengeographie, diese Probleme im einzelnen durchzuarbeiten.

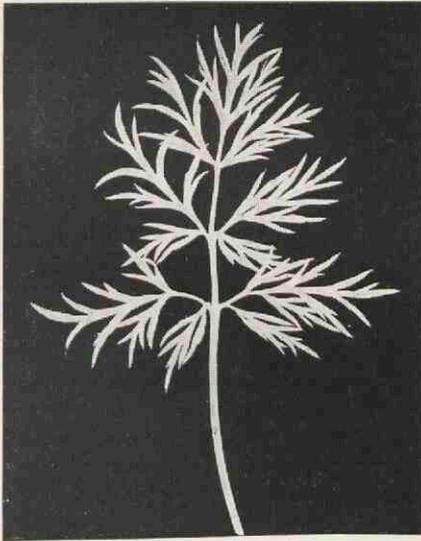
Ansätze zu ihrer Lösung sind bereits vorhanden (Turesson, Sukatschew). Dann spielt bei der Neubildung von Formen wohl auch die Bastardierung



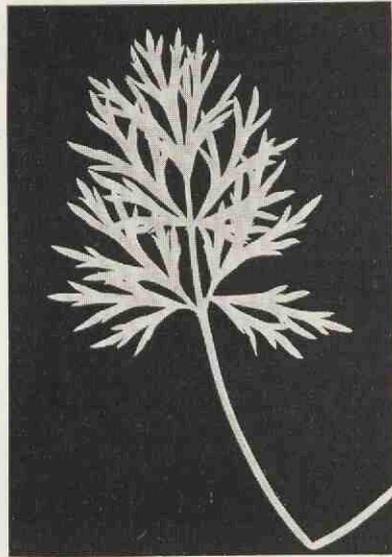
A



B



D



C

Abb. 250. Geographische Rassen von *Anemone Pulsatilla* L.

- A) Breitzipflige Rasse von Baden (Wien)
 B) Relativ schmalzipflige Rasse von Baden (Wien) } Ostrasse.
 C) Mittelbreite Alb-Rasse (Hohenzollern-Alb, Süddeutschland) Mittelform.
 D) Schmalzipflige Eifelrasse (Kalkeifel bei Daun). Typus der Westrasse.
 (Original.)

eine gewisse Rolle, insofern als gelegentlich aus der Kreuzung nicht sehr nahe verwandter Sippen eine neue „Art“ bzw. Rasse entstehen mag. Es dürfte aber

zweifelhaft sein, ob diese „Artbildung“ auf dem Bastardierungsweg in der Natur eine große Rolle spielt, da derartige Bastarde meist eine herabgesetzte Fruchtbarkeit haben (vgl. hierzu insbesondere Bateson 1922, sowie oben S. 16).

F. Das Problem der organischen Mannigfaltigkeit.

Im Zusammenhang oder eigentlich im Gegensatz zu den Anpassungsfragen, wurde namentlich von Goebel (z. B. 1913, S. 32 und 1923, S. 1560) wiederholt ausgeführt: „die Mannigfaltigkeit der Gestaltungsverhältnisse sei größer als die der Lebensbedingungen“. Während also vielfach z. B. die Lamarckisten und Spencer dem Darwinismus vorgeworfen haben, er unterschätze die Anpassung, wird hier den Anpassungs-Phylogenetikern und insbesondere den Darwinisten vorgeworfen, sie überschätzten sie. Auch unter denselben Lebensbedingungen schaffe die Natur in ihrer künstlerischen Gestaltungskraft eine Fülle der verschiedenartigsten Pflanzen.

Was heißt hier: „Mannigfaltigkeit der Gestaltungsverhältnisse und der Lebensbedingungen“?

Unter der in Frage kommenden Mannigfaltigkeit der Gestaltungsverhältnisse wird man dem Grade nach unterscheiden müssen:

Einerseits sogenannte Kleinvarianten, z. B. Zeichnungsunterschiede zwischen Blüten ein und derselben Art. Küster und Goebel haben hier wiederholt betont, daß wir in solchen unbedeutenden Varianten kaum Anpassungen sehen dürfen. Diesen Standpunkt teilt aber wohl auch fast jeder Darwinist. Auch er wird in solchen Kleinvarianten höchstens Anpassungsmaterial sehen, oder durch richtungslose Mutation entstandene Neubildungen, die nebeneinander existieren, weil den einzelnen Rassenunterschieden kein Selektionswert zukommt. Die Goebelsche Auffassung wird also hier wohl nirgends auf ernsthafte Gegnerschaft stoßen.

Andrerseits größere Formenabweichungen, wie sie die größeren Sippen, die Arten, Gattungen, Familien usw. charakterisieren. Auch für sie nimmt Goebel an, daß die Mannigfaltigkeit der Formen eine größere sei als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen, oder (wie er es z. B. 1913, S. 32 formuliert) größer sei als die Mannigfaltigkeit der „Anpassungen an die Lebensbedingungen“.

Auch in diesem Punkte wird man Goebel und seiner Schule insofern allgemein beipflichten, als für die heutigen „Lebensbedingungen“ der Pflanzen zweifellos seine Auffassung zutrifft. Äußerst verschieden gestaltete Pflanzen leben ja heute unter gleichen oder wenig verschiedenartigen Lebensbedingungen zusammen! Wer wollte beispielsweise angesichts der Blütenpracht einer Wiese leugnen, daß hier die Formenmannigfaltigkeit größer sei als die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen? Da wurzeln im selben Erdreich *Ranunculus acer* und andere *Ranunculaceen* mit ihren „primitiven“ radiären Blüten neben Orchideen wie *Orchis morio* mit ihrem höchst komplizierten Bestäubungsmechanismus der ausgeprägt dorsiventralen Blütenkronen. Da wurzeln nebeneinander Gramineen, Cyperaceen, Umbelliferen, Kompositen und die bunteste Fülle anderer Pflanzen. Die gleiche Sonne strahlt allen, der gleiche Regen trifft sie, die gleichen Insekten kommen in ihre Nähe. Ich brauche die Tatsachen nicht näher zu schildern, sie liegen viel zu klar. Unter einerlei Lebensbedingungen wachsen vielerlei Pflanzen.

Aber nur die heutigen Lebensbedingungen dieser Organismen sind die gleichen oder wenigstens äußerst ähnliche! Die Organismen haben jedoch eine Geschichte hinter sich und zwar eine verschiedenartige Geschichte, eine sehr

wechselnd zusammengefügte Kombination von Lebensbedingungen. Es ist beispielsweise ausgeschlossen, daß die Ahnenlinien unserer heutigen heimischen *Ranunculus*- und *Orchis*-Arten — auch wenn sie heute zusammenwachsen — immer unter denselben Lebensbedingungen sich entwickelt haben. Und nicht die heutigen Lebensbedingungen, sondern die Kombination der Lebensbedingungen in der Vergangenheit, ist das für das Anpassungsproblem entscheidende Faktum. Man kann also aus der Gleichartigkeit der heutigen Lebensbedingungen nicht schließen, die betr. Organismen seien nicht angepaßt.

III. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der phylogenetischen Kausalanalyse.

1. Bei den heutigen Pflanzen finden wir eine außerordentliche Häufung „zweckmäßiger“ oder „systemerhaltender“ Einrichtungen.

2. Diese gehäuft auftretenden „zweckmäßigen“ oder „systemerhaltenden“ Einrichtungen haben sich im Laufe der Phylogenie herausgebildet.

3. Es ist denknotwendig, für die Entstehung einer derartigen Häufung „zweckmäßiger“ Einrichtungen einen richtenden Faktor anzunehmen, eine phylogenetische Anpassungsstruktur, d. h. einen Faktor, der auf die Entstehung vorzugsweise „zweckmäßiger“ Einrichtungen hinzielt.

4. Ein solcher richtender Faktor muß entweder in den sich phylogenetisch umbildenden Organismen oder außerhalb derselben liegen¹⁾.

5. Die modernen Vererbungsuntersuchungen haben bisher keinen derartigen in den Organismen liegenden richtenden Faktor gezeigt, der also vorzugsweise „zweckmäßige“, „systemerhaltende“ Mutationen erzeugen müßte. Im Gegenteil! In ihrer überwiegenden Mehrzahl sind die beobachteten „Mutationen“ offensichtlich „unzweckmäßig“, „systemwidrig“. Nur die Möglichkeit der Mutation ist durch den Genotypus des sich wandelnden Organismus begrenzt. Ferner spielt wohl bei der Rudimentierung ein richtender Faktor im Organismus eine gewisse Rolle, ein Faktor, der auf Verlustmutationen hinzielt.

6. Dagegen kennen wir einen außerhalb der Organismen liegenden richtenden Faktor, nämlich die Auslese im Kampf ums Dasein. Diese Auslese ist also der einzige bisher bekannte richtende Faktor, der auf die gehäufte Entstehung „zweckmäßiger“ Einrichtungen, von „Anpassungen“, hinwirkt.

7. Bei der noch recht wenig geklärten Entstehung von Mutationen spielen sicher eine Reihe anderer Faktoren mit. Vielleicht kommt es hier gelegentlich zu einer direkten Bewirkung durch die Umwelt.

Von einem Zusammenbruch des Darwinismus kann also keine Rede sein. Es gilt nur, einerseits seinen Ideengehalt streng logisch herauszuarbeiten und andererseits zuzugeben, daß in Einzelfragen beim Darwinismus, wie bei jedem wissenschaftlichen System, noch entscheidende Untersuchungen ausstehen. So ist die (eigentlich außerhalb des Rahmens des Darwinismus liegende) Frage nach der Entstehung der Mutationen noch kaum geklärt. Aber auch das Problem der Summierbarkeit der Mutationen zu größeren Abänderungen verdiente noch eine erheblich gründlichere Behandlung. Das aber sind, wie gesagt, höchstens offene Fragen, jedoch keine Gegengründe gegen den Darwinismus.

1) Wir sehen hier natürlich ab von der Diskussion über Faktoren, die in bezug auf die Natur transzendent sind.

Literatur.

Kausalanalyse (vgl. auch die Literatur S. 19 und S. 390).

- Abel, O., Die Abstammungslehre. Jena 1911.
 — Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
 — Lehrbuch der Palaeozoologie. Jena 1920.
 — Palaeobiologie und Stammesgeschichte. Jena 1929.
 Allen, J. J., The origin of Adaption. Nature, 1929, Vol. 123, p. 841.
 Almquist, E., Zur Artbildung in der freien Natur. Acta hort. Berg., 1928, Vol. 9, p. 37.
 Alverdes, F., Die Rolle einer „kumulierten Nachwirkung“ in der Stammesgeschichte. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererb. Lehre, 1921, Bd. 27, S. 52.
 — Rassen- und Artbildung. Abh. z. theoret. Biologie, 1921, H. 9.
 Bateson, 1922, s. S. 390.
 Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3./4. Aufl., Berlin 1919, 5./6. Aufl., Berlin 1922.
 — Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibl. Genetica, 1924, Bd. 4.
 — Die Bedeutung der Mutation für das Vererbungsproblem. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererbungslehre, 1925, Bd. 37, S. 107.
 Becher, C., Die Fremddienlichkeit der Pflanzengallen usw. 1917.
 Bertalanffy, L., Kritische Theorie der Formbildung. Abh. z. theor. Biol., 1928, H. 27.
 Blakeslee, A. F., Types of Mutation and their Significance in Evolution. Am. Naturalist, 1921, Vol. 55, p. 254.
 Born, A., Die Entwicklung der Erde usw. (aus Gutenberg, Lehrb. der Geophysik) Berlin 1926, S. 36.
 Bower, F. O., Botany. In „Evolution“ usw. A Collective Work, London 1925.
 Brauner-Blanquet, J., Pflanzensoziologie. Berlin 1928.
 Cajander, A. K., Der gegenseitige Kampf in der Pflanzenwelt. Festschr. f. C. Schröter. Veröffentlichungen Geol. Inst. Rübél, 1925, H. 3, S. 665.
 Correns, C., Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handb. d. Vererbungswissenschaft, Berlin, 1928, Bd. 2.
 Dacqué, E., Palaeontologie, Systematik und Deszendenzlehre. Vorträge zur Abstammungslehre, Jena, 1911.
 Darwin, 1859, s. S. 19.
 Delaunay, L. N., Kern und Art, Planta, 1929, Bd. 7, S. 100.
 Detto, K., Die Theorie der direkten Anpassung usw. Jena 1904.
 Dohrn, A., Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels, Leipzig 1875.
 Driesch, H., Der Begriff der organischen Form. Abh. z. theor. Biol., 1919, H. 3.
 — Philosophie des Organischen. 2. Aufl. 1921; 4. Aufl. 1928.
 Dürken, B., Allgemeine Abstammungslehre, Berlin 1924.
 East, E. M., The Concept of the Gene. Proc. of the Intern. Congr. of Plant Sc. 1929, Vol. 1, p. 889.
 Einhorn, H., Erfahrung und Descendenztheorie, 1925.
 Erdmann, Rh., Art und Artbildung bei Protisten. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererb.-Lehre, 1921/22, Bd. 27, S. 242.
 Ernst, A., Entstehung neuer Eigenschaften und Erbanlagen. Rektoratsrede, Zürich 1928.
 — Genetische Studien über Calycanthemie bei *Primula*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 1928, Bd. 73, S. 665.
 Fischer, R. A., Darwin and Evolution by Mutations. 2. Intern. Congr. Eugen, 1921, Vol. 1, p. 115.
 Franz, V., Die Vervollkommnung in der lebenden Natur, Jena 1920.
 Fusill, W. B., Species usw. Journ. of Bot., 1925, Vol. 63, p. 359.
 Gaidukov, N., Über Konvergenzen und Komplikationen der Algen und der Angiospermen. Bot. Arch., 1927, Bd. 17, S. 1.
 Gates, R., Mutations and Evolution. New Phytologist London 1920, Vol. 19.
 Goebel, K. v., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Zentralbl., 1904, Bd. 24, S. 673.
 — Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.
 — Entfaltungsbewegungen, 2. Aufl., Jena 1924.
 — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Jena 1928, Bd. 1.
 Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft, 5. Aufl., Berlin 1928.
 — Experimentelle Mutation usw. Biol. Zentralblatt, 1929, Bd. 49, S. 437.
 — Das Mutationsproblem. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererb.-Lehre, 1923, Bd. 30, S. 260.
 Goldschmidt, V., Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes. Zeitschr. f. Bot., 1928/9, Bd. 21, S. 1.
 Goodrich, E. S., Some Problems in Evolution. Science 1921, Vol. 54, p. 530.
 Goodspeed, F. H., The Effects of X Rays and Radium on Species of the Genus *Nicotiana*. Journ. of Hered., 1929, Vol. 20, p. 243.
 Hagedoorn, A. L., The Relative Value of the Processes Causing Evolution. Haag 1921.

- Haldane, J. B. A., *Mathematical Theory of Natural Selection*. Verh. d. 5. Intern. Kongr. f. Vererbungsw. Berlin 1927; *Zeitschr. f. Indukt., Abst. u. Vererbungsl.*, Suppl., Bd. II, 1927.
- Hämmerling, J., *Dauermodifikationen*. Handb. d. Vererbungsw., Berlin 1929, Bd. 1.
- Hanson, F. B. a. Winkelman, E., *Visible Mutations Following Radium Irradiation in Drosophila Melanogaster*. *Journ. of Hered.* 1929, Vol. 20, p. 277.
- Hayata, B., *An Interpretation of Goethes Blatt usw.* *Icones Plantarum Formosarum*, Taihoku 1920, p. 75.
- *The Natural Classification of Plants according to the Dynamic System*. Ebenda S. 97.
- *The Relation between the Succession and Participation Theories and their Bearings upon the Natural System*. *Proc. of the Third Pan-Pacific Sc. Congress*, Tokyo 1926, p. 1876.
- Heer, O., *Die tertiäre Flora der Schweiz, 1855–59*.
- *Die Umwelt der Schweiz* (vgl. vor allem das Schlußkapitel). Zürich 1866.
- Heidenhain, M., *Formen und Kräfte in der lebenden Natur*. *Vortr. u. Aufs. z. Entwicklungsmech.*, herausgeg. v. W. Roux, 1923, H. 32.
- Heinricher, E., *Selektionsversuche mit atavistischer Iris*. Jena 1928.
- Hennig, E., *Palaeontologische Beiträge zur Entwicklungslehre*. *Tübinger Naturw. Abh.*, 1922, 4. Heft.
- *Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit in organischer Entfaltung*. *Rektoratsrede Tübingen*. *Universitätssehr. Tübingen* Nr. 26, 1929.
- Heribert-Nilsson, N., *Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix*. *Lund Univ. Arsskr.* 1918, N. F. Afd. 14, Nr. 28.
- Hertwig, O., *Das Werden der Organismen*, 3. Aufl., 1922.
- R., *Abstammungslehre und neuere Biologie*, Jena 1922.
- Jaretsky, R., *Die Bedeutung der „Phytochemie“ für die Systematik*. *Arch. d. Pharm. u. Ber. d. D. Pharm. Ges.* 1928.
- Johannsen, W., *Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien*, Jena 1903.
- *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*, 3. Aufl., Jena 1926.
- Jordan, D. G., *Isolation with Segregation as a Factor in Organic Evolution*. *Ann. Rep. Smiths. Inst. for 1925*, ersch. 1926, S. 321.
- Ivanow, S., *Die Evolution des Stoffes in der Pflanzenwelt und das Grundgesetz des Biochemismus*. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1926, Bd. 44, S. 31.
- Klein, G., *Physiologische Entwicklung*. *Vortr. z. Verbr. naturw. Kemtn.*, 1926, Bd. 66, S. 35.
- Kniep, H., *Fortpflanzung und Artenstehung*. *Rede b. d. Reichsgründungsfeier d. Univ. Berlin* 1926.
- Küster, E., *Pathologische Pflanzenanatomie.*, 3. Aufl., 1925.
- Lamarck, s. *Zoologische Philosophie 1809*, übers. a. H. Lang, Leipzig 1903.
- Larbaud, M., *Modifications causées par le climat alpin usw.* *Ann. sc. nat. Bt.*, 10. sér., 1923, T. 5, p. 193.
- Leavitt, R. G., *A Vegetative Mutant and the Principle of Homoeosis in Plants*. *Bot. Gaz.* 1909, Vol. 47, p. 30.
- Lehmann, E., *Ueber Merkmalseinheiten in der Veronica-Section Alsinebe*. *Zeitschr. f. Bot.*, 1910, Bd. 2, S. 577.
- *Art, reine Linie, isogene Einheit*. *Biol. Zentralbl.*, 1914, Bd. 35, S. 285.
- *Reziprok verschiedene Bastarde usw.* *Tüb. Naturw. Abh.* 1928, 11. Heft.
- Lotsy, J. P., *Evolution by Means of Hybridisation*. *The Hague* 1916.
- *Fortschritte unserer Anschauung über Deszendenz seit Darwin usw.* *Progr. r. bot.*, 1913, Bd. 4, S. 361.
- Morgan, T. H., *Evolution and Genetics*. *Priceton Univ. Press*, 1925.
- Müller, H. J., *Artificial Transmutation of the Gene*. *Science* 1927, Vol. 66, p. 84.
- Nilsson-Ehle, H., *Rassen-Kreuzungen aus allgemein biologischen Gesichtspunkten*. *Genetics* 1928, Bd. 11, S. 313.
- Nilsson, Heribert, s. Heribert-Nilsson.
- Oehlkers, F., *Beitrag zur Geschichte und Kritik des Lamarckismus in der Botanik*. *Diss. München* 1917.
- *Erblichkeitsforschung an Pflanzen*. *Wiss. Forschungsberichte*, 1927, Bd. 18.
- Pauly, A., *Darwinismus und Lamarckismus*. *München* 1905.
- Penzig, O., *Pflanzen-Teratologie*, 1921/22, 3 Bde., 2. Aufl.
- Peter, K., *Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte*. *Berlin* 1920.
- Philippschenko, *Variabilität und Variation*, *Berlin* 1927.
- Planck, M., *Erwiderung*. *Naturwissensch.*, 1929, Bd. 17, S. 732.
- Plate, L. H., *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung*. *Leipzig* 1908, 4. Aufl., 1913.
- *Die Abstammungslehre*. 2. Aufl., *Jena* 1925.
- *Lamarckismus und Erbstockhypothese*. *Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungslehre*, 1927, Bd. 43, S. 88.
- Rensch, B., *Das Prinzip geogr. Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. *Berlin* 1929.
- Rosen, F., *Das komplikatorische Prinzip*. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 1920, Bd. 14, S. 149.
- Sachs, J., *Physiologische Notizen V, VIII und X*. *Flora*, 1893, 1894 1896, Bd. 77. 78 und 82, S. 173.
- Salomon, W., *Einführung in die Geologie*, Bd. I, *Stuttgart* 1924.

- Schiffner, V., Der Neo-Darwinismus metaphysisch begründet usw. Jena 1926.
- Semon, R., Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Leipzig 1912.
- Shull, Harper usw., The Species Concept usw. Am. Journ. of Bot., 1923, Vol. 10, p. 221.
- Spencer, H., The Inadequacy of „Natural Selection“. Contemp. Rev., May 1893.
- The Principles of Biology. Rev. edit. 1898/9, Bd. 1 und 2.
- Stein, E., Untersuchungen über die Radiomorphosen von Antirrhinum. Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererbungsl., 1926, Bd. 43, S. 1.
- Über experimentelle Umstimmung der Reaktionsnorm bei Antirrhinum (Radiomorphose). Biol. Zbl. 1927, Bd. 47, S. 705.
- Über Gewebeartung in Pflanzen als Folge von Radiumbestrahlung. Ebenda 1929, Bd. 49, S. 112.
- Stern, C., Über die additive Wirkung multipler Allele. Ebenda S. 261.
- Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 37, S. 477.
- Study, E., Eine lamarckistische Kritik des Darwinismus. Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungsl., 1920, Bd. 24, S. 33.
- Sukatschew, W., Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein usw. Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungsl., 1928, Bd. 47, S. 54.
- Tammes, T., Mutation and Evolution. Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungsl., 1925, Bd. 36, S. 417.
- Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Aus Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. 2, Berlin 1921/22.
- Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. Biol. Zentralbl., 1928, Bd. 48, S. 321.
- Tschulok, S., Descendenzlehre. Jena 1922.
- Turesson, G., Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Fedde Rep., 1926, Beih. 1.
- Uhlmann, E., Entwicklungsgedanke und Artbegriff usw. Jen. Zeitschr. f. Naturw., 1923, Bd. 59, S. 1.
- Ungerer, E., Die Regulationen der Pflanzen. Berlin, 2. Aufl., 1926.
- Vavilov, The Law of Homolog. Ser. in Variat. Journ. of Genetics, 1922, Vol. 12, p. 47.
- de Vries, H., Die Mutationstheorie I und II. Leipzig 1901 und 1903.
- Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Deutsch v. H. Klebahn Berlin 1906.
- Walter, H., Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Naturw. u. Landw., 1926, H. 9.
- Weidenreich, F., Das Evolutionsproblem und der individuelle Gestaltungsanteil am Entwicklungsgeschehen. Vortr. u. Aufs. über Entw. Mech. d. Organismen, 1921, H. 27.
- Weiss, P., Morphodynamik. Schaxels Abh. z. theor. Biol., 1926, H. 23.
- Weißmann, s. S. 19.
- Wettstein, Fr. v., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose usw. I. Zeitschr. f. Indukt., Abst. u. Vererbungsl., 1924, Bd. 33, S. 1. II. Bibl. Genetica, 1928, Bd. 10.
- Über plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung. Nachrichten Ges. Wiss. Göttingen, Math. phys. Kl., 1926.
- Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Ergebn. d. Biol., 1927, Bd. 2, S. 311.
- Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. Ber. d. D. Bot. Ges., 1928, Bd. 46, p. (32).
- Wettstein, R. v., Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse usw. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1900, Bd. 18, S. (184).
- Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte, Jena 1902.
- Darwin-Feier, Festrede. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1909, Bd. 59, S. 92.
- Das Problem der Evolution und die moderne Vererbungslehre. Zeitschr. f. Indukt., Abst. u. Vererbungsl., 1928, Suppl. I, S. 371. Verhandl. 5. Intern. Kongr. f. Vererbungsw., Berlin 1927.
- Willis, J., s. S. 369.
- Winkler, H., Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungsl., 1924, Bd. 33, S. 238.
- Wolff, G., Zur Frage der „fremddienlichen“ Zweckmäßigkeit. Arch. f. Entwicklungsmech., 1927, Bd. 111, S. 435.
- Yule, G. U. S., Mathematical Theory of Evolution usw. Phil. Trans. R. Soc. London 1924, Bd. 213, S. 21.
- Zimmermann, W., Kritische Bemerkungen zu einigen biologischen Problemen. II. Zweckmäßige Eigenschaften und Phylogenie. Biol. Zentralbl., 1928a, Bd. 48, S. 203.
- Eiweißverwandtschaft und Stammesverwandtschaft in der botanischen Serologie. Süddeutsche Apotheker-Zeitung, 1928b, Bd. 68, S. 196.

Schlußwort.

Welche Stellung nimmt nun die Phylogenetik innerhalb der Biologie und überhaupt in unserem geistigen Leben ein? Nachdem uns bisher vorzugsweise Einzelheiten des phylogenetischen Tatsachenmaterials beschäftigt haben, mag diese Frage zu einer gleichzeitigen Rück- und Vorwärtsschau auf das Arbeitsfeld der Phylogenetik dienen.

Tatsächlich befindet sich die Phylogenetik in einer sehr eigentümlichen Lage.

Auf der einen Seite zweifelt eigentlich heute kein Biologe mehr an der Tatsache großer phylogenetischer Wandlungen und auch nicht daran, daß wir nur auf diesem Wege phylogenetischer Forschung die großen Zusammenhänge der belebten Natur erfassen können. Ja, wer einmal sein Augenmerk darauf gelenkt hat, der merkt erst, in wieviel Einzelfragen der biologischen Tagesarbeit sich mehr oder weniger versteckte phylogenetische Gedankengänge einflechten.

Auf der anderen Seite ist unverkennbar, daß die phylogenetische Forschung, d. h. die bewußt-phylogenetische Arbeit, zumeist mit einer erheblichen Geringschätzung, ja Verachtung behandelt wird. Die Phylogenetik gilt vielfach geradezu als eine wissenschaftlich nicht ernst zu nehmende Betrachtungsweise.

Die Ursachen dieses Zwiespalts und auch seine Lösung finden wir, wenn wir möglichst scharf die Stellung der Phylogenetik zu andern Wissenschaften herauszuarbeiten versuchen. — Man kann die Einordnung einer Wissenschaft in das geistige Leben sowohl nach der behandelten Materie als auch nach der Arbeitsweise vornehmen. Beide Wege führen zu Einblicken in sehr verschiedene Beziehungen.

Nach ihrer Materie ist die Phylogenetik ein Teil der Morphologie im weitesten, im Goetheschen Sinne. Sie behandelt ja praktisch genommen nur die Wandlungen der äußeren und inneren (anatomischen usw.) Gestalt.

Die Hauptgruppen der phylogenetischen Forschung und ihre Beziehungen zu anderen Zweigen der Morphologie im weitesten Sinne ergeben sich am einfachsten aus folgendem tabellarischen Überblick über die Gesamtmorphologie:

| | Heutige Organismen (Ontogenetische Reihe) | Organismen der Vergangenheit (Phylogenetische Reihe) |
|---|--|---|
| Beschreibung und Systematik des jeweiligen Zustands | Beschreibende Morphologie im engeren Sinne | Paläobotanik |
| Beschreibung des Entwicklungsablaufes | Entwicklungsgeschichte („Ontogenetik“) | Historische Phylogenetik |
| Kausalanalyse des Entwicklungsablaufes | Entwicklungsphysiologie | Kausalanalysierende Phylogenetik |

Wie eine jede derartige Einteilung ist auch diese nicht ganz scharf. Gerade die Phylogenetik hat ja gelehrt, daß wir keinen scharfen Schnitt zwischen den heutigen Organismen und den Organismen der Vergangenheit machen können. Die kleinen Änderungen der Erbanlagen, die wir zwischen Ahnen und Nachkommen gelegentlich auch heute beobachten können, die Mutationen, vermitteln zwischen der ontogenetischen und der phylogenetischen Reihe. Nur wegen der verschiedenartigen Arbeitsmethode pflegen wir hier in der Praxis einen scharfen Schnitt zu machen.

Nach ihrer Arbeitsweise und nach ihrem allgemeinen Problemgehalt ist die Phylogenetik, vor allem die historische Phylogenetik, eine Gruppierungswissenschaft. Sie ist in der Biologie die einzige alles Lebende umfassende Gruppierungswissenschaft, welche nach naturgegebenen Beziehungen gruppiert. Das wird uns klar, wenn wir uns nochmals (vgl. S. 387) daran erinnern, daß es in der „vergleichenden“ Biologie drei und nur drei solcher Gruppierungsverfahren gibt:

1) Die Gruppierung nach einem praktischen oder jedenfalls außerhalb des Gruppierungszieles liegenden Zweck. So verfährt z. B. die „künstliche“ Systematik.

2) Die Gruppierung nach einem intuitiv erfaßten „Typus“, nach einer „Idee“ usw. und den darauf gegründeten bzw. „erschauten“ Verwandtschaftsbeziehungen.

3) Die Gruppierung nach den phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen. Wer also die phylogenetische Gruppierung ablehnt, muß sagen, wo und warum er die beiden anderen Gruppierungen vorzieht.

Jetzt, nachdem wir wiederholt in Einzelfällen diese 3 verschiedenen Gruppierungsverfahren kennen gelernt haben, ist es zweckmäßig, sie nochmals im Zusammenhang gegeneinander abzuwägen. Denn gerade die Beziehungen der Phylogenetik zu den beiden anderen Gruppierungsverfahren sind zum Verständnis der Stellung unserer Wissenschaft außerordentlich bedeutsam. Wir haben ja schon in der historischen Einleitung gesehen (S. 4 ff.), daß sich die Phylogenetik aus der Zweckgruppierung und aus der „Idealistischen“ Morphologie herausentwickelt hat. Es war meiner Ansicht nach für die Phylogenetik ein Verhängnis, daß dieser historische Prozeß des Selbständigwerdens nicht völlig zu Ende geführt wurde, und daß die heute übliche „Phylogenetik“ allzuoft durchsetzt ist von nicht-phylogenetischen, d. h. „idealistisch“-morphologischen und „systematischen“ Gedankengängen. Gerade diese nicht-phylogenetischen Zutaten sind es nämlich, welche die Phylogenetik in den heutigen schlechten Ruf gebracht haben.

Gewiß soll man nicht vergessen, wieviel Tatsachenmaterial die Phylogenetik dem ungeheueren Sammelfleiß der Systematiker und der genialen Schaukraft der „idealistischen“ Morphologen verdankt. Gewiß ist auch für den heutigen Phylogenetiker die Intuition nach Art der „Idealistischen“ Morphologie unentbehrlich, wenn es gilt, Arbeitshypothesen aufzustellen. Gewiß kommen wir in der Praxis der Gruppierung sehr oft ohne eine „künstliche“ Systematik, welche die Lücken in unseren phylogenetischen Kenntnissen überbrückt, unter gar keinen Umständen aus.

Aber es wäre eine falsch angebrachte Pietät, wollte die Phylogenetik deshalb den Nachteil übersehen, den eine Systematik und eine „Idealistische“ Morphologie in phylogenetischem Gewande bringen kann. Wir müssen uns ganz klar sein, bis zu welchem Punkte wir die Früchte der anderen Wissenschaften nutzbringend verwerten können.

Die „Systematik“ (Taxonomie) ist heute nach ihren Aufgaben in allererster Linie eine praktische Wissenschaft¹⁾. Das kann, auch gerade im Interesse der Systematik, nicht scharf genug betont werden. Ihre Aufgabe ist es, alle Pflanzen der in Frage kommenden Gruppe in ein praktisch brauchbares und übersichtliches System zu bringen. Bei unseren heutigen Anschauungen wird die Systematik selbstverständlich auf die phylogenetischen Ergebnisse Rücksicht nehmen. Jedoch sind die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den Pflanzen selbst, wie wir des öfteren betont haben, erst in großen Umrissen

1) „Praktische Wissenschaft“ — das heißt auch vor allem: in der Anordnung und Nomenklatur so konservativ wie möglich sein!

gut bekannt. Die Systematik kann aber nicht warten, bis die Phylogenetik ihr Endziel, einen fertigen phylogenetischen Stammbaum, mit allen Wandlungen, erreicht hat. Sie muß sich also mit dem Kompromiß abfinden, dort, wo sichere phylogenetische Daten fehlen, auch hypothetische und künstliche Ergänzungen vorzunehmen, um ein fertiges Resultat zu erzielen. Das gilt auch für eine stark phylogenetisch orientierte Systematik bzw. Sippenphylogenetik, deren abgekürzte Darstellung der Sippenstammbaum ist; auch sie ist keine reine Wissenschaft, sondern die Ausnützung phylogenetischer Resultate für die Praxis der Pflanzengruppierung. Die hypothetischen und künstlichen Zusätze, welche die Sippenphylogenetik braucht, um ein der „künstlichen“ Systematik vergleichbares, gleich vollständiges System aufzustellen, sind nun die eine Ursache des Mißtrauens gegen die „Phylogenetik“. Sie haben zum Aberglauben verleitet, die Unsicherheit der Resultate sei eine unvermeidbare Eigentümlichkeit der Phylogenetik und nicht etwa nur eine Kinderkrankheit dieser noch jungen und unfertigen Wissenschaft.

Es wäre aber ganz falsch, wollte man die Phylogenetik allein nach dieser (praktisch orientierten) Stammbaumphylogenetik bewerten. Ich hoffe, daß aus meinem Buche deutlich genug hervorgeht, um wieviel sicherer die Merkmalsphylogenetik¹⁾ ist. Die phylogenetischen Abwandlungen der einzelnen Merkmale, wie die „Übergipfelung“ bei der Herausbildung der Fiederung aus der Gabelung (S. 61 ff.), die Grundzüge der Stelenumbildung (S. 74 ff.), die Herausbildung der Heterosporie und Gymnospermie aus der Isosporie (S. 89), die Verlagerung der Sporangien bei der Sporophyllbildung (S. 69) und vieles andere mehr, sind Beispiele einer Merkmalsphylogenie, welche heute schon mit praktisch hundertprozentiger Sicherheit feststehen. Die Merkmalsphylogenetik kann prinzipiell genau so zuverlässig arbeiten, wie irgendeine „exakte“ biologische Wissenschaft, wie etwa die Phytochemie oder die experimentelle Reizphysiologie.

Natürlich können die Resultate der Merkmalsphylogenetik, welche ja die phylogenetische Wissenschaft „von unten herauf“, Schritt für Schritt, aufbauen will, nur langsam gewonnen werden. Das, was ich in vorliegenden Buche darstellen konnte, ist eigentlich erst ein zaghaftes Vorfühlen in ein unermeßliches Gelände, das noch der Bearbeitung harret. Aber nur diese kleinen Bausteine der merkmalsphylogenetischen Forschung können die sichere Basis bilden, welche unsere Wissenschaft, wie jede andere, braucht.

Die Merkmalsphylogenie teilt nun den Stoff weitgehend mit der „Idealistischen“ Morphologie, die ja auch Merkmale bzw. Organe vergleicht und „ableitet“. Wir haben schon wiederholt betont, daß die Resultate der „Idealistischen“ Morphologie und der Phylogenetik übereinstimmen können. Kein Wunder drum, daß die beiden Gruppierungswissenschaften sehr oft unmerklich in einander übergehen und verwechselt werden.

Auch fast immer, wenn nach dem „morphologischen Wert“, nach der „Zugehörigkeit“ zu einem bestimmten Typus²⁾, Bauplan und dergleichen gefragt wird, und wenn es sich nicht um eine ausgesprochen praktische Gruppierungsfrage handelt, liegt eine solche Verquickung vor.

Benachteiligt durch diese Verwechslung ist heute, wie mir scheint, vor allem wiederum die Phylogenetik; denn in der „Idealistischen“ Morphologie spielt ja das subjektive Moment eine so starke Rolle, wie es zwar in Kunst und Religion, nicht aber innerhalb der Naturwissenschaft üblich ist. Kein

1) Wenn man den Wort-Bastard „Merkmalsphylogenie“ vermeiden will, könnte man diese Forschungsrichtung vielleicht als „semophyletisch“ (σσημα = das Merkmal) oder als „Semophyletik“ bezeichnen.

2) Über Typus und Typologie vgl. auch S. 431.

Wunder drum, daß eine derartige Gruppierung als unwissenschaftlich in Mißkredit kommt. Umgekehrt wäre m. E. die „idealistische“ Betrachtungsweise von Naturzusammenhängen schon längst auf ihr berechtigtes Arbeitsgebiet, auf die Aufstellung von Arbeitshypothesen eingeschränkt, wenn sie nicht durch ihre Verkoppelung mit der Phylogenetik eine gewisse Stützung erfahren hätte.

Die verschiedene Grundeinstellung zur Objekt-Subjekt-Frage schafft sogar eine tiefere Kluft zwischen der „Idealistischen“ Morphologie und der Phylogenetik als zwischen der Systematik und der Phylogenetik. Denn die beiden letztgenannten Wissenschaften stehen hier wenigstens prinzipiell auf dem gleichen Boden. Auch der Systematiker will ja nur Objekt- (d. h. in unserem Falle) Pflanzenforschung treiben, und der moderne Systematiker kennt seine subjektiven Zutaten, wie Art-, Gattungs- usw. Abgrenzung im Prinzip sehr wohl. Systematik und Phylogenetik ergänzen sich.

Kurz, die moderne Phylogenetik kann, wenn sie eine echte und exakte Naturwissenschaft sein will, von der Systematik die aufs Objekt gerichtete Einstellung und von der „Idealistischen“ Morphologie die vorzugsweise Beschäftigung mit den einzelnen Merkmalen bzw. Organen lernen. Sie wird aber die aus der systematischen Praxis sich notwendig ergebenden subjektiven „künstlichen“ Zutaten ebenso wie die von vornherein starke subjektive Färbung der „Idealistischen“ Morphologie ablehnen.

Die Phylogenetik ist aber auch nicht etwa nur Fossilienkunde. Es ist ferner ein Irrtum, zu glauben, allein die Erblichkeitsforschung, die Untersuchung der Ontogenie oder der Anatomie oder der Zytologie oder des Chemismus usw. reiche aus, um die Phylogenie aufzuhellen. Jedes dieser „Fächer“ liefert wertvolle Erkenntnisse für die phylogenetische Forschung (die übrigens üblicherweise nicht als „Fach“ gilt). Keine dieser Einzelwissenschaften ist entbehrlich, aber die Phylogenie selbst kann nur in einem Syntheseprozess erkannt werden; die Phylogenetik muß sich aus dem Banne jeder dieser Einzelwissenschaften lösen.

Wer das Wagnis auf sich nimmt, den phylogenetischen Gedanken aus so vielen Einzelgebieten aufzusuchen und zusammenzufassen, den wird leicht der Vorwurf treffen, er zersplittere sich und seine Kräfte. In diesem Vorwurf der „Zersplitterung“ steckt ein berechtigter Kern. Nur wird er sich an die richtige Adresse richten müssen. Er trifft nicht den Synthetiker, der der Zersplitterung in der Phylogenetik ein Ende machen möchte, sondern den Zustand seiner Wissenschaft, den er vorfindet. Die Schuld — wenn man hier überhaupt von „Schuld“ reden kann — liegt bei unserer durch das Schicksal der wachsenden Spezialisierung zersplitterten *scientia amabilis*. Die Phylogenetik ist heute zersplittert. Sie gleicht einem Trümmerfeld; sie gleicht einem zertrümmerten Geschmeide, dessen „Splitter“ in viele, viele Hände gelangt sind, die sich damit als kostbarem Edelstein bald schmücken, bald ihn in einer geheimen Schatzkammer bergen. Unsere Aufgabe aber will es sein, all die einzelnen „Splitter“ zu sammeln und sie zusammenzufügen zu einem neuen Geschmeide. Denn dies scheint mir gewiß: der Glanz der Edelsteine in der Krone der Phylogenetik kommt erst dann ganz zur Geltung, wenn einmal all die Steine zusammenstrahlen und so ihre schimmernde Pracht im wechselnden Widerspiel vielfach erhöhen. — Ja, nur dann kommen wir den phylogenetischen Fragen in ihrer ganzen Bedeutung nahe, wenn wir sie aus ihrer Vereinsamung herausholen, wenn wir sie im Rahmen der Gesamtphylogenie betrachten, und vor allem, wenn wir Phylogenetik als Phylogenetik betreiben!

Sachregister.

A. Erläuterungen zu einigen nicht allgemein bekannten oder in mehrfacher Bedeutung gebräuchlichen Ausdrücken.

Art hat eine Doppelbedeutung:

1. im konkreten Sinne: die Summe aller (abgesehen von sexuellen Differenzen) einigermaßen gleichveranlagten Individuen, die sich durch deutlich erkennbare Merkmale von anderen „Arten“ unterscheiden.
2. In einem mehr begrifflichen Sinne: die gemeinsamen Charakteristika der als „Art“ vereinigten Individuen.

Im vorliegenden Buche wurde, wohl in Uebereinstimmung mit den meisten Naturwissenschaftlern, „Art“ im konkreten Sinne verwendet. Namentlich von philosophischer Seite wird dagegen in der Regel die „Art“ vorzugsweise im rein begrifflichen Sinne verstanden, wodurch sich naturgemäß die Fragestellungen über „Arthildung“ usw. verschieben (s. unten, systematische Einheiten).

Darwinismus und Lamarckismus werden hier nicht zur Kennzeichnung der gesamten Auffassung der Lehren Darwins und Lamarcks verwendet. Es soll nur der spezifische Kern dieser Auffassungen darunter gemeint sein. Darwinismus heißt also: die Annahme, daß die fortschreitende Anhäufung von neuen zweckmäßigen Eigenschaften durch Naturauslese aus einer Fülle ungerichteter Mutationen zustande kam. Lamarckismus ist die entgegengesetzte Auffassung, daß im sich wandelnden Organismus ein diese Häufung bewirkender „richtender“ Faktor tätig gewesen sei.

Geologische Zeiten (nur soweit sie im Texte genannt sind):

| Perioden | Epochen | | | | |
|------------------------|--|--------------|-----------------------------|---------------|--|
| Känozoisches Zeitalter | | | | | |
| Quartär | | | | | |
| Tertiär | <table style="border: none;"> <tr> <td style="padding-right: 10px;">Jungtertiär</td> <td>{ Pliozän Miozän</td> </tr> <tr> <td>Alttertiär</td> <td>{ Oligozän Eozän</td> </tr> </table> | Jungtertiär | { Pliozän Miozän | Alttertiär | { Oligozän Eozän |
| Jungtertiär | { Pliozän Miozän | | | | |
| Alttertiär | { Oligozän Eozän | | | | |
| Mesozoisches Zeitalter | | | | | |
| Kreide | <table style="border: none;"> <tr> <td style="padding-right: 10px;">Obere Kreide</td> <td>{ Senon Turon Cenoman</td> </tr> <tr> <td>Untere Kreide</td> <td>{ Gault Neokom (Wealden = Grenzzeit gegen Jura)</td> </tr> </table> | Obere Kreide | { Senon Turon Cenoman | Untere Kreide | { Gault Neokom (Wealden = Grenzzeit gegen Jura) |
| Obere Kreide | { Senon Turon Cenoman | | | | |
| Untere Kreide | { Gault Neokom (Wealden = Grenzzeit gegen Jura) | | | | |
| Jura | Malm Dogger Lias | | | | |
| Trias | Keuper (Rhät = Grenzzeit gegen Jura) Muschelkalk Buntsandstein | | | | |

| Perioden | Epochen |
|-------------|---|
| | Paläozoisches Zeitalter |
| Perm | Zechstein Rotliegendes |
| Karbon | Oberkarbon, Produktives Karbon Unterkarbon (als Landfazies oder landnahe Fazies = Kulm) |
| Devon | Oberdevon Mitteldevon Unterdevon |
| Silur | Obersilur (Ordovicium) Untersilur |
| Kambrium | |
| Präkambrium | |

Gonidien. Hier im Sinne von de Bary für äußerlich abgeschnürte Keimzellen der Pilze verwendet. Die weitverbreitete Schreibweise „Konidien“ ist wohl entbehrlich geworden, seit allgemein anerkannt ist, daß die früher fälschlich auch „Gonidien“ genannten Flechtenalgen nichts mit Keimzellen zu tun haben.

Homologe Organe. Hier im Sinne von „homogenetischen“ Organen nach Ray Lankester und Spemann verstanden, also für Organe, die sich von derselben Grundform her phylogenetisch ableiten. Für denjenigen, der die allgemeine Ueberzeugung teilt, daß die Organismen sich von sehr einfachen, z. B. einzelligen Wesen, ableiten, bedarf diese Definition einer gewissen Einschränkung. Wir müssen nämlich durch eine mehr oder weniger willkürliche Wahl diejenige Ahnenpflanze charakterisieren, auf die wir mit unserer „Grundform“ zurückgehen wollen. Sonst wären ja (bei einer monophyletischen Auffassung) schließlich alle Organe einander als homolog zu bezeichnen. Wenn wir z. B. die Frage stellen, ob irgendein Kormophytenorgan einem Sproß oder einem Blatt homolog ist, können wir nur bis zu den bereits mit Sprossen ausgestatteten Ahnenpflanzen zurückgehen. Diese Unsicherheit in der Definierung von „homolog“, die verstärkt wird durch einen vielfach noch üblichen „idealistischen“ Einschlag, hat mich zu einer sparsamen Verwendung des Wortes „homolog“ veranlaßt.

Homoplasie ist nach Spemann, der hierin gleichfalls auf Ray Lankester zurückgreift, ein Unterbegriff von „Homologie“ im älteren Sinne. „Homoplastisch“ werden danach solche Organe genannt, die eine gewisse Gleichartigkeit oder Ähnlichkeit deshalb zeigen, weil die gleichen inneren und äußeren Kräfte auf ein gleichartiges, noch wenig differenziertes Material einwirkten. Diese Erweiterung des (zunächst „homogenetisch“ eingegengten) Homologie-Begriffes dürfte vor allem für diejenigen Fälle fruchtbar werden können, in denen die phylogenetische Grundform, auf die wir beim Vergleich zurückgehen wollen, noch einen wenig differenzierten Charakter trägt.

Kausalität. Die Tatsache, daß bei einer gegebenen Konstellation der wirksamen Faktoren ein bestimmtes Ergebnis eindeutig festgelegt ist. Die sich hierdurch ergebenden Beziehungen zwischen Faktoren und Ergebnis werden als kausale Beziehungen bezeichnet. Um weitreichende Erörterungen zu vermeiden, sei diese Definition lediglich auf die in diesem Buche und in der Biologie (exkl. psychologischer Probleme) angegriffenen Probleme eingeschränkt.

Kladodien. Blattlose Flachsprosse, die kein rasch begrenztes Wachstum (s. Phyllokladien) besitzen. Beispiel die einzelnen Glieder einer Opuntie.

Ontogenie s. Phylogenie.

Orthogenesis (= Geradlinige phylogenetische Entwicklung). Wird üblicherweise in zwei Bedeutungen gebraucht.

1. Zur Kennzeichnung des Gesamtablaufs einer phylogenetischen Entwicklung, so wie sie etwa in der großen Linie der paläontologischen Ueberlieferung erkennbar ist. In diesem Sinne ist die Orthogenesis erwiesen (vgl. S. 374).
2. Zur Kennzeichnung des phylogenetischen Detailprozesses, also der Umwandlung in der Erbstruktur von den Eltern zu den unmittelbaren Nachkommen. In diesem (lamarckistischen) Sinne ist die Orthogenesis nicht erwiesen.

Phyllocladien. Blattähnlich entwickelte Blattstiele.

Phyllokladien. Blattlose Flachsprosse, die u. a. auch durch ihr begrenztes Wachstum große Blattähnlichkeit besitzen (Gegensatz: Kladodien). Beispiel: die Scheinblätter von *Ruscus aculeatus*.

Phylogenetik. Die Wissenschaft zur Erforschung der Phylogenie.

Phylogenie¹⁾. Nach dem Vorschlag von E. Haeckel unterteilt man die Wandlungsprozesse der Organismen in die beiden Abschnitte Ontogenie und Phylogenie. Ontogenie ist die Wandlung, die sich am einzelnen Individuum abspielt, und die (teilweise) in einem Kreislauf wieder angenähert zur Ausgangsform zurückführt. Phylogenie ist die Wandlung, welche sich dadurch ergibt, daß die Nachkommen doch nicht völlig ihren Vorfahren — auch nicht in erblicher Beziehung — gleichen.

Die Phylogenie wird im allgemeinen erst deutlich, wenn wir miteinander verwandte Organismen vergleichen, die aber nicht unmittelbare Deszendenten sind, sondern die durch größere Zeitabschnitte bzw. dazwischen liegende Generationen getrennt sind. Daher pflegt man die Phylogenie auch als die stammesgeschichtliche Wandlung im Laufe der Vergangenheit zu bezeichnen.

Progressive Entwicklung. Eine Entwicklung, bei welcher Merkmale entstehen, welche früher noch nicht da waren.

Pyrenoide. Stärkeherde, d. h. eiweißhaltige Zentren, um welche sich Stärkekörner lagern. Sie finden sich vor allem in den Chromatophoren vieler Algen.

Rhachis (ῥάχις = Rückgrat). Die Hauptachse eines niedrig zusammengesetzten Blattes, insbesondere Farnblattes.

Scheinblätter: vgl. Kladodien, Phyllokladien und Phyllodien.

Sorus. Gruppe von Sporangien, welche einander sehr stark genähert stehen.

Sporangiophor. Hier, im rein beschreibenden Sinne, als eine Bezeichnung für einen gemeinsamen Stiel verwendet, der Sporangien und meist auch einige blattartigen Gebilde trägt. Solche Sporangiphoren finden sich ausgeprägt bei den *Psilolales* (S. 119), manchen primitiven Lycopsiden (S. 151), sowie in Ausnahmefällen bei anderen Gruppen, z. B. manchen Koniferen (S. 294). Von Bower (1908) wurde der Begriff in etwas weiterem und phylogenetisch gefärbtem Sinne verwendet.

Stele (στελέκη = Säule) die zentrale (innerhalb der Rinde) gelegene Partie der Kormophytenorgane, welche das Leitbündelsystem enthält. Die Stele besitzt gegen die Rinde zu meist als deutliche Grenzschicht eine „Endodermis“. Ob diese Grenzschicht sich in allen Fällen streng homologisieren läßt, ist zweifelhaft. Abgesehen von dieser unscharfen Begrenzung lassen sich die einzelnen Stelentypen als Ganzes genommen homologisieren.

Stammlinie oder **Stammreihe** (= genealogische Reihe nach A. Meyer). Die Summe aller Individuen, von denen ein bestimmter Organismus in direkter Reihe abstammt.

Suspensor. Teil des Proembryos, der im allgemeinen nicht in den fertigen Embryo einbezogen wird, und der als Stemmorgan den eigentlichen Embryo tiefer in das Nährgewebe hineinschiebt (vgl. Abb. 32).

Systematische Einheiten (= „Sippen“). Im Interesse der Uebersichtlichkeit der Organismenreiche benutzt man folgende Rangstufen als systematische Einheiten (nach den z. B. auch von Wettstein 1924 S. 13 angenommenen internationalen Regeln, vgl. die ausführlichere Darstellung bei J. Briquet, *Régles intern. d. l. nomencl. bot.* 1912):

| | | |
|---------------------------|---|-------------------------|
| Stamm (Phyllum) | } | absteigende Rangordnung |
| Abteilung (Divisio) | | |
| Klasse (Classis) | | |
| Ordnung oder Reihe (Ordo) | | |
| Familie (Familia) | | |
| Gattung (Genus) | | |
| Art (Species) | | |
| Varietät (Varietas) | | |
| Form (Forma) | | |

Zwischenstufen werden als Unterabteilungen (subdivisio), Unterart (Subspecies) usw. je nach Bedarf eingeschaltet. Im übrigen gelten die oben (S. 330) für „Art“ gemachten Anmerkungen sinngemäß auch für die übrigen Sippen.

Typus. Doppelbedeutung:

1. Im Sinne eines praktischen Gruppierungsverfahrens = eine für die sinnliche Wahrnehmung existierende und nach praktischen Gesichtspunkten ausgewählte Mittelform, welche einen bestimmten Begriff charakterisiert und veranschaulicht.
2. Im Sinne der „Typologie“ (= „Idealistischen“ Morphologie) = eine nicht sinnlich wahrnehmbare Idee, auf welche eine Gruppe von Organen, Organismen usw. bezogen wird.

Sofern nicht ausdrücklich das Gegenteil betont ist, wird im vorliegenden Buch „Typus“, „typisch“ usw. stets im Sinne eines praktisch orientierten Gruppierungsver-

1) Entsprechend meiner Ansicht, daß Systematik und Phylogenetik zu trennen sind, weicht diese Definition durch den Ausschluß des systematischen Moments von den sonst üblichen Phylogenie-Definitionen ab.

fahrens verstanden. Im übrigen sind auch alle Ausdrücke, die sowohl in einem phylogenetischen Sinne wie idealistisch-morphologischen Sinne gebraucht werden, wie „ableiten“, „primitiv“ usw., hier stets im phylogenetischen Sinne zu verstehen, also im Sinne einer realen Wandlung, sofern nicht im Einzelfalle ausdrücklich etwas Gegenteiliges angegeben wird.

B. Laufendes Sachregister.

* bedeutet Abbildung.

Worte mit deutscher und lateinischer Endung (wie Familiennamen usw.) sind hier meist nur mit lateinischer Endung aufgeführt (z. B. Angiospermen unter *Angiospermae*).

A.

- Abies* 293*, 295, 305.
 — *alba* Mill. 5, 293*, 305*.
 — *excelsa* 5.
 — *Nordmanniana* 293*.
Abietaceae 308.
 abietinoide Tüpfelung 71*, 306.
 abnormes Dickenwachstum 254.
 absolute geologische Zeiten 16, 28*, 414.
Acacia (Akazien) 59, 343 f., 378, 384.
 — *pycnantha* 385*.
Acer 364, 405.
Acetabularia mediterranea Lam. 45*.
 Achsel sprosse }
 Achselverktettung } s. axilläre Verktettung.
Acithea Schimp. 205.
Acnopyle 290*, 294, 297.
Actinomycetaceae 36.
Adelophyton Bertr. (s. *Knorripteris* Hörich.) 341.
 Aderung der Blätter 68.
 —, Dikotylen 342.
 —, *Lonchopteris silesiaca* 200*.
 —, *Marathiales* 208.
 —, Monokotylen 342.
 —, *Ophioglossales* 204.
 —, Pteridophyllen 198 ff.
 — (s. auch Gabelung der Blattadern).
Adiantum polyphyllum Willd. 60.
 Aërogamen 224.
Agathis 306, 315.
 — *borneensis*, Schuppenanatomie 307*.
Aglaozonia 50*.
 Aktinostele 74, 75*, 76*, 77, 114*, 116, 119, 164*, 172, 189, 190*, 192, 195*, 217.
 aktive Anpassungen 402.
Alchemilla alpina L. 339*.
Alethopteris Sternberg 200.
 — *Serli* Brongn. 199*.
Algae 29, 32 f., 34—55, 104.
 —, Generationswechsel 46 f., 49 ff., 54 f., 83 ff.
 Alkaloide 297.
 Allelomorphe 411.
Allium (Blatt) 342.
 Alpen 363.
Alsinoideae 334.
Alsophila armata Treub. 221*.
 „Alteration Mutations“ s. Gen-Mutationen.
 Alter des Lebens auf der Erde 16, 28*.
 Alterserscheinungen (Bedeutung für Phylogenetik) 387—390.
Aloë 142.
Amaryllidaceae 379.
Amentiferae 320, 335.
 amphiphloisch 74, 75*, 80, 203, 216*.
 Anadromie 61*, 62.
 Anastomosen 198.
 Anatomie (vergleichende) V.
 —, Geschichte d. anatomisch. Forschung 8, 12.
 — der Kormophyten 70 ff.
 — des Phanerogamenblattes 341 ff.
 (Anatomie der übrigen Pflanzengruppen s. diese.)
 anatropes Sporangium 69, 296 f., 319*, 335, 339*.
 Androecium 268, 319, 324.
Aneimia 219.
 — *adiantifolia* 218*.
 — *radicans* 221*.
Anemone Pulsatilla L. 383, 415, 418, 419*.
Aneura eriocaulis 100*.
Aneurophyton germanicum Kräusel u. Weyland 113, 194, 256.
Angiopteris 205, 207, 209, 265, 375.
Angiospermae 7, 23, 28*, 29, 58, 72, 79, 87, 92, 182, 191, 198, 225*, 229, 230*, 231, 232*, 238, 251, 256, 314, 317—348, 355, 362 ff., 395 f.
 Angiospermenahnen 326, 327*, 328, 332.
 Angiospermenblüte, Entstehung 319—333, 322*, 323*, 325*, 338* f.
 Angiospermenzeit 28*, 362 ff.
 Angiospermie 89—93, 273 ff., 319 ff.
Ankyropteris Bertr. 192, 193*.
 — *bibractensis* Ren. 193*.
 — *Grayi* Wl. 192*.
 — *Williamsoni* P. Bertr. 193*.
Annularia 168, 172.
Annulus (Sporangien) 117, 118*, 190, 191*, 196, 220, 221*.
 anomale Bildungen s. Mißbildungen.
 Anpassung 13, 17, 254, 376, 397 ff., 400, 402 f., 406 ff., 420 f.
 — s. auch Kompensationsanpassung und zweckmäßige Eigenschaften.
 Anpassungsstruktur, ontogenetische 402.
 —, phylogenetische 399 f., 401, 403.
 Anthere 319*.
 Antheridien 83, 86*, 92 f., 121*, 204 (s. auch Gametangien).
 Anthrophor (*Ephedra*) 312.
Anthoceros 101.
 — *fusiformis* 102.
Anthocerotales 87, 102.
Antholithus 326.
 — *Arberi* 273*, 275, 282.
Anthophytæ 224.
Anthostema 325.
 Antipoden 319*.

Antirrhinum 16, 17, 401, 407 f., 412.
 antithetischer Generationswechsel 53.
Apetalae 317, **319** f., 325 ff., 334 ff., 345 ff.
 —, primitive Merkmale 347.
 apokarpe Fruchtknoten 320 f.
 Apogamie 337.
 Appendix der Lepidophytenwurzeln 147—149,
 147*, 172*.
Araceae 269.
Araucaria 284, 290*, 296, 303, 305 f., 362.
 — *brasiliiana* Rich. 305*.
 — *imbricata* Pav. 307.
Araucarioaceae 225, 237, 292, 295 f., 300, 304,
 306, 308, 315.
Araucarioxylon **284**, 306.
 araukarioide Tüpfelung **71***, 260, 284*, 285*,
 306, 310, 340*.
Archaeocalamites 177*.
Archaeopteridales 24, 183*, 184, 198, **200** f.,
 220, 270, 352.
Archaeopteris 198, **200** f., 352.
 — *hibernica* Forb. 199*, 200*.
Archaeosigillaria primaeva White 128*, 129,
 132, 143, 352.
Archangiopsis Christ u. Giesenhagen 205,
 208.
 Archegoniaten 10, 12, 87.
 Archegonien 83, 86*, 92 f., 121*, 204, 250,
 264*, 314*.
 —, Sterilisationsprozeß, s. auch Gametangien
 85.
 Archespor 202*, 235, 336, 339*.
 Archetypus der Spaltöffnungen 107.
 Archiblasten 33.
 Arillus 234, 290*, 295*, 313.
Aristolochiaceae 379.
 Art 16 ff., 364, 410, 414, 417 ff., 429.
 —, Abgrenzung 417.
 —, Aussterben 377.
Arthropitys 167, 170*.
Articulata 58, 60, 67, 68, 77, 80, 92, 113,
159—181, 187, 297, 353 ff.
Artisia 284.
 Artschritt, phylogenetischer 363, 415.
 Arzneipflanzen 4.
Ascomycetes 56.
Aspidium (Polystichum) aculeatum Schott 220.
 — *anomatum* Hk. 220.
Aspidium filix mas s. *Dryopteris filix mas*.
Asplenium laserpitifolium Lam. 217.
Asterocalamilaceae 165, **166**, **173**, 176.
Asterocalamites 160*, 166, 167, 169*, 172, 174,
 175, 178 f.
 — *serobiculatus* Schloth. 166*.
Asterochloa Corda 192.
Asterophyllites 168, **172**.
Asterophytia 58, 103 f., **114—118**.
Asteroiheca (Pecopteris) Presl. 205, 209.
 — *Milioni* (Artis) 199*.
Asteroxylaceae 77, 104, 114—118.
Asteroxylon 78, 108, 110, **114** ff., 120, 125,
 127, 137, 141, 157, 189, 352.
 — *elberfeldense* 118.
 — *Mackiei* Kidst. u. Lang 113*, 114*, 115*,
 116*, 117*, 118*.
Astromyelon 172*, 173*.
 Ataktostele 75*, 79, 254, 339, 342.
 Atavismus 388, 389.

atavistische Mißbildungen 388.
 Atemhöhlen bei *Marchantiiales* 101.
 Atmungsöffnungen der Lepidophyten s.
 Parichnos 140 f.
 atropes Sporangium 295, 297, 312, 335, 339*.
 Aufstieg der Pflanzengruppen 258, 373—377.
 autotrophe Organismen 351.
 axilläre Verketting der Organe **63** f., 282*,
 290*, 303*.

B.

Bacillariophyta 39.
Baiera 23, 24, 226, **277**, **282**, 299, 361, 362.
 — *digitata* 361.
 — *Münsteriana* (Presl.) 282*.
 Bakterien 30, 32*, 33, **34**.
 Bakteriophagen 30.
Bambusa 341.
Bangiiales 40.
Barrandeina Dusliana 130.
Basidiomycetes 56.
 Bastardierung 16, 419 f.
 Baumstamm, Typen 338—341.
 Bauplan 387.
 Befruchtung 92 f., 236 f.
 Begriffe und Begriffsprobleme 23 ff., 73,
 269, 392, 397 f., 404.
Benettitales 15, 26, 225, 228 f., 230*, 232*,
 237, 241, **258** f., 263, **267—272**, 286,
 298, 315, 318, 320, 328, 362 f., 376.
Benettites Caruth s. *Cyadeoidea* Buckl. 267
 —272.
 Bestäubung 91, 236 f., 266, 313, 319 ff.
Betulaceae 235, 317, 335, 337.
Bilignea 256.
 Binsen (*Juncus*) 342.
 Biogenetisches Grundgesetz 48, 101,
 162, 260, 296, **383** ff., 387 ff.
 Birke (Besiedelung) 365*.
 Blatt 22 ff., **65—68**, 112, 193—200, 306 f.,
 341—345.
 Blattbewegung 254.
 Blattfüße **192**, 208, 254, 268, 341.
 Blattlücke 79, 138, **183**, 212*, 300, 306.
 Blattnarbe **140** f., 142.
 Blattpolster, *Lepidodendron* 132*, 133*, 135*,
 139, **140** f.
 —, *Sigillaria* 142 ff.* 376.
 Blattspurstränge 78, 79, 116, 119, 145*, 146*.
 Blattstete s. Rhachis.
 Blattstellungstheorie 9.
 Blattwurzelstamm, Blattwurzelbaum 208,
 210*, 211, 341.
Blechnum spicant Roth, 221, 228*.
 — sp. 217*.
 — (*Lomaria*) *discolor* Kup. 220*.
 Blepharoplast 266*.
 Blumenblätter 320, 398.
 —, Uebergang der — in Mikrosporophylle
 333*.
 Blüte 227, 228*, 229, 230*—233.
 —, *Angiospermae* 317—336.
 —, *Articulata* 173—179.
 —, *Benettitales* 267*, **268—270**, 271.
 —, *Coniferae* 298—302.
 —, *Cordaitales* 286.
 —, *Cycadales* 263 ff.

Blüte, *Ginkgo* 21 ff., 278 ff.
 —, *Gnetales* 311 ff.
 —, *Lycopsidea* 149 ff., 155.
 —, *Phanerogamae* 226—233.
 Blütenhülle 228.
 —, *Angiospermae* 331—333.
 —, *Gnetales* 313.
 Blütenstände (*Angiospermae*) 336.
 Blütenstandstheorie (*Coniferae*) 298 ff., 303.
 Blüthenstheorie (*Coniferae*) 298 ff.
 Blütenzapfen, *Articulata* 173 ff.
 —, *Ceratozamia* 263*.
 —, *Cheirostrobis* 165.
 —, *Coniferae* 290 ff.
 —, *Lepidocarpon* 152.
 —, *Lepidodendron* 132, 149 ff.
Blyttia decipiens 100*.
Bothrodendron 128*, 144.
Botrychium (Sw.) 201 ff.
 —, *Lunaria* (Sw.) 202*, 203*, 204*.
 — *virginianum* Schrad. 202*, 203.
Botryopteris 190.
 — *cylindrica* 187*.
 — *forensis* Ren. 195*.
Bowenia Hook. 261 f.
 — *spectabilis* Hook. 253*.
 Brakteen (s. auch Deckschuppen) 165*, 174, 176, 326.
 — bei *Calamostachys* 175*, 176*, **177—179**.
 Bronzezeit (Pflanzenbesiedlung) 365*.
Bryophyta 28*, 33, 58, 85, 87, 96, **98—103**.
 Buche (Besiedlung) 365*.
Bucklandia 262.
 Buntsandstein 361.

C.

(s. auch K und Z.)

Cactus s. Kakteen.
 caenogenetische Abänderung 383, 386.
Calamitaceae 165, **166—179**, 180, 187, 258, 341, 353, 356, 361.
Calamites 126 f., 160*, **166—179**, 168*, 169*, 172*, 173*, 174*, 175*, 176*, 177*, 178—181.
 — *carinatus* 167*.
 — *communis* 170*.
Calamitina 166, 168.
Calanodendron 167, 171, 361.
 — *striatum* Brongn. 171*.
Calamophyton 160, 162.
Calamopitys 256.
Calamostachys 168, 174*, 175*, 176* ff.
 — *Binneyana* 175*, 176*, 179.
 — *Casheana* 177*, 179.
Callipteridium Pteridium Schloth. 197*, 198.
Callipteris Brongn. 199, 200, 356, 361.
 — *conferta* Brongn. 199*, 200, 361.
Calyceanthaceae 334.
 calycanthe Blüte 389, 395.
 Calyx 319.
Campanula 388.
Camplopteris spiralis 216.
Cantheliophorides 69, **151**, 294.
Capsella bursa pastoris 95*.
 — *Heegeri* 395.
 Carinalhöhle (*Calamites*) **170*** f., 180.
Caryophyllaceae 331, 334, 336.

Casuarina 122, 232, 235, 328.
Casuarinaceae 317, 320, 335 ff., 347.
Catalpa 364.
Caulopteris (Lindl. u. Hutt.) 205.
Caytonia Sewardi Thom. 273.
Caytoniales 91, 225*, 259, **272—275**, 282, 317, 326, 362.
Centricae 39.
Cephalotaxaceae 225, 293, 308.
Cephalotaxus Fortunei 233*.
Ceramiun centratum 55.
Ceratozamia 228*, 263, 265.
 — *mexicana* Brongn. 260*.
 — *Miqueliana* Wendl. 263*.
Chaetophoraceae 42 f.
Chalazogamie 337, 341*.
Chamaecrops humilis 367.
Chamaesiphon 36.
 Chance des Ueberlebens 409 f.
Characeae 55.
Charophyta 32, 40, **46** f.
Cheirostrobales 160, **165**.
Cheirostrobis petyeurensis Scott 160*, 165.
Chlamydomonas 41, 42, 83.
Chlorella 42.
Chlorobacteriaceae 36.
Chlorococcum 42.
Chlorophyceae 35, 39 f.
Chlorophyta 32*, 36, 39, **41** ff., 53, 55, 88.
Chorda tomentosa 101.
Choripetalae 334, 337.
 Christentum, Stellung zur Phylogenetik 13.
 Chromosomen 6, 393, 417.
 — Kombination 395.
Chrysanthemum 336, 412.
Cingularia 168, **175**, 176.
Cinnamomum 364 f., 405.
Cladophlebis Brongn. 213.
Cladophora 46.
Cladoxylales 24, 113, 183, **185** f., 192, 352.
Cladoxylon **185** f., 254.
 — *scoparium* Kräusel u. Weyland 186*.
Clathraria 144*.
Clepsydropsis antiqua 193*.
 — *australis* Osb. 192, 341.
Clyptostrobis 364.
 Coal-balls (Torfdolomite) 147.
Coccolithophorides 38, 55.
Codiaceae 46, 55.
Coenopteridales 24, 60, 68 f., 78, 183*, 185, **187—200**, 201, 203 f., 209, 211, 217 f., 352.
Coleochaete 40, 88.
Columella 88, 109*, 110*.
 Combination Mutations s. Genom-Mutationen.
Complicatae Goebel 183, 214, 219, 230*.
Compositae 235, 269, 335 f., 337, 388.
Coniferae 223*, 225*, 229, 288—308.
 — s. auch Koniferen.
Coniferales 225.
 Conjugaten 40, 46, 53.
Convolutaceae 337.
Corallinaceae 35, **54** f.
Cordaitanthus 285.
Cordaitales 225*, 229, 231, 232*, 233, 269, **283—287**, 288, 304, 385.
 Cordaiten 71*, 238, 244, 298, 306, 326 f., 328, 353, 384.

- Cordaites* 26, 56, 230*, **283** ff., 327, 356, 361.
 — *angulostriatus* 285*.
 — *Brandlingii* 284*.
 — *laccis* 286*.
 — *Penjoni* 287*.
 — *Williamsii* 287*.
 Corolla 310, 319.
Corybus 329.
Corynepteris 196*.
Crossotheca 243, 251, 280.
 — *Hoeninghausi* 250*, 251.
 Cruciferenblüte 371 f.
Cryptomeria 235.
Cryptozoom 38.
Cubicolia Urban 324.
Cupressaceae 225, 235, **292** f., 296, 308, 315.
Cupressus 290*, 296.
 — *Lindleyi* Klotzsch 294*.
 Cupula 234, 248, 249*, 279.
Cutleria multifida 50.
Cutleria-Typ des Generationswechsels 50*, 51, 53.
Cyanophyceae 29, 30, 32*, 33, **34** ff., 36*, 39, 56.
 Cyanophyceensinter 37*.
Cyatheaceae 214, 215, 219.
 Cyathium (*Euphorbia*) 325, 329.
Cycadales und *Cycadeen* 23, 92, 215, 225*, 229, 231, 235—238, 241, 244, 248, 250, 254, **258—267**, 290, 341.
Cycadeoidea 267—272.
 — *dacotensis* Wiel. 268*, 271*.
 — *ingens* 272.
 — *Wielandi* Ward 267*.
 Cycadeoids s. *Benettitales*.
Cycadofilices (= *Pteridospermeae*) 225, 241.
Cycadophyta 53, 137, 191, 200, 225, 233 f., 238, 240 f., 248, 256, **257—276**, 285, 300, 311, 361 f.
Cycas 227, 228*, 229, 230*, **258** ff.
 — *circinalis* 264*, 265*.
 — *Normanbyana* Muell. 264*.
 — *revoluta* Thunb. 259*, 264*.
 — *Rumphii* Miq. 249*.
Cyclocerineae 46.
Cyclostigma Haughton 90, 128*, 130.
Cystosira 48.
- D.**
- Dacrydium* 290*, 294, 306.
Dactylopora cylindracea Lam. 45*.
Dadoxylon Endl. (*Araucarioxylon* Kraus.) 284* f., 306.
Danaea **205**, 208, 209.
 — *alata* 184*.
 — *simplicifolia* 208.
Danaeides (Goeppert) 205.
Danaeopsis (Heer) 205, 208.
Darwinismus 17 f., 399, **400—404**, 405, 406, 421.
Dasycladaceae 35, **42** ff., 46, 49, 55.
Dasycladus 46.
Datura stramonium 378*, 379.
Davallia dissecta 219*.
 Deckschuppen 236.
 — der Koniferen 290 ff.
 —, Wülste 300.
- Dehiszenzstelle 117.
 Dekadenz 375 ff.
 dekussierte Blatt- und Schuppenstellung bei *Agathis* 315.
 — bei *Cupressaceen* 315.
 — bei *Gnetales* 312, 315.
Delesseria sanguinea 54*.
Delesserites salicifolia Ruedemann 54.
 Deszendenz 375.
 Deszendenztheorie 11.
 Devon 29, 34, 46, 55, 104, 128*, 160*, 183*, 225*, 352, 396, 429.
 —, Unter- 90, 104 ff.
 —, Mittel- 90, 103 ff., 130, 352.
 —, Ober- 90 ff., 130, 162, 201, 241, 352.
Dianthus 364.
 Diatomeen (= *Bacillariophyta*) 32*, 35, **39** ff., 55.
 Dichasien 63, 278.
 dichotomer Aufbau 48 (s. auch Gabelung).
 Dickenwachstum 261.
 —, abnormes 254.
Dielisniaceae 214, 219.
Dicotyledoneae 317 (s. auch Dikotylen).
Dieranophyllum 277.
 Dictyostele 184*, 212.
 Dictyotaceen 49.
Dictyota-Typ des Generationswechsels 49, 50*, 53, 85.
Dictyoxyylon Oldhamium Will. 242, 246 f.
 Differenzierung 87, 370—373.
 — der Fortpflanzungsorgane 370.
 — des Holzkörpers 72 ff., 370.
 — der Telome 64 ff., 370.
 — (s. auch Stelärdifferenzierung, Tracheiden-differenzierung, Zelldifferenzierung).
 Dikotylen 134, 139, 254, 317, 319, 336 ff., 338, 341, 345 ff., 379.
 Dikotylenblatt 342.
 Diluvium 14 (s. auch Eiszeit und Vereisung).
Dioon 228 f., 230*, 261, 264.
 — *edule* Lindl. 259*, 260*, 264, 266*.
Dioonites 272.
 diploid (Diplophase) 46, 50*, 51*, 54, 83 ff.
Diplolabis Roemeri Solms 193, 194*.
Diplopora annulata 45.
 — *phanerospora* 43*.
Diplomema adiantoides Schloth. = *Sphenopteris adiantoides* 199*.
 diploxyll 263.
Dipteridaceae **214**, 215 f., 362.
Dipteris 61.
 direkte Bewirkung 402 ff.
 Diskus (*Benettitales*-Blüte) 267*.
 Dollosches Irreversibilitätsgesetz 25, **377—379**.
 doppelte Befruchtung 238, 315.
 Dorsiventralität, Blattorgane 194, 217, 250, 299 ff., 343*.
Dracaena-Stammtyp 339 f.
Draparnaldia 43.
Drimys
 — *colorata* Raoul 340*.
 — *Winteri* Forst. 340*.
Drosophila 395, 401, 407.
Dryopteris (= *Aspidium*) *filix mas* Schott 82, 89, 182, 200, 215, 221*, 227, 270.

Dualismus, konsequenter VI (s. auch S. 427 f.).
Duisbergia mirabilis 130.
 durchgewachsene Blüten 227, 228*, 388.

E.

echte Farne s. isospore Farne.
Elocarpaceae 48*, 49.
Ectocarpus 52.
 — *granulosus* 48*.
 — *ovatus* 48*.
 — *paradoxus* 48*.
 Ei s. Eizelle.
 Eiche (*Quercus*) Besiedlung 365*.
 eingeschlechtige Blüten 315, **321**, 325 f., 336.
 — Entstehung 325 ff.
 Einzeller 30, 39.
 Eisenbakterien 36*.
 Eiszeit 363—367, 365* (s. auch Vereisung
 und Diluvium).
 Eiweißqualitäten 5, 320.
 Eiweißverwandtschaft 305 (s. auch Serologie).
 Eizelle 84*, 319*.
 ektophloisch 74, 75*, 80.
 Elementarreaktionen (phylogenetische) 370 ff.,
 378, 413.
 Embryonalentwicklung
 — *Benettitales* 270 f.
 — *Cycadales* 265—267.
 — *Pteridophyta* und *Phanerogamiae* 92 ff.,
 94* f.
Embryophyta (Engler) 224.
 Embryosack 295*, 319*, 333, 337.
 Emergenzen 66.
Encephalartos Lehm. 228*, 261, 266.
 — *Bastari* Carruth 261*.
 exarches Protoxylem **76**, 77*, 306.
 Endemismen 363 ff., 418.
 Endodermis 194*, 203.
 endoskopische Lage des Embryos 94*, 95—
 97, 210.
 Endosperm 271, 337.
 Endothecium 236, **280***, 287, 306*.
 Entelechie 3, 6. **397**.
 entwicklungsgeschichtliche Methode 386.
 Entwicklungsphysiologie V, 10, 387, 425.
 Eophytikum 351.
Eospermatopteris testilis Goldring 91, 249*,
 251, 252*, 352.
Eozoon canadense 35.
Ephedra 232, 310—314, 311*, 325, 329.
 — *altissima* 312*.
 — *distachya* L. var. *monostachya* 311*.
 — *fragilis* var. *campylopora* C. A. May 311,
 329.
 — *gerardiana* 311.
 — *trijurca* Torr. 314*.
 epigyne Blüte 338*.
 Epimatium 290*, 299—302.
Equisetaceae 165, 171, 173, **179—181**.
Equisetales 29, 79, 96, 159, **165—181**.
Equisetites 160*, 180 f.
Equisetum 67, 69, 90, 159, 160*, 166, 174,
 176, 178, 181, 280, 301, 362, 373, 375,
 388.
 — *arvense* 94*, 95.
 —, Blüte 179*.
 —, forma polystachya 176.

Equisetum maximum 175, 179*, 180*, 181*.
 Erbanlagen s. Gene.
 Erblichkeitsforschung V, 10, 17, 327, 393,
 407.
 Erbstockhypothese 414.
 Erdkarte fürs Karbon 354*.
Ericaceae 379.
Elapteridaceae 193*.
Elapteris diuysylon Will. 193*.
 — (*Zygopteris*) *Lacallei* Ren. 191*, 194, 196.
 Euanthientheorie 323*, 324 ff.
 —, modifizierte 323*, 326—328, 331.
Eucalamites 166, 168.
Eudorina elegans Ehrh. 84*.
Euphorbia 325, 329.
 —, sukkulente 382.
Euphorbiaceae 317, 324, 337.
Euphrasia 364, 380.
 — *borealis* 380.
 — *brevipila* 380.
 — *glabra* 380.
 — *stricta* 380.
 — *suecica* 380.
Eusigillaria **144**, 146.
 eusporangiate Farne s. *Filicinae eusporan-*
gatae.
 eusporangiatier Nucellus 337.
 Eustele 73, 75*, **78** ff., 137, 146, 169, 183,
 211, 212, 243, 244, 254, 260, 299, 300,
 310, 338, 342 f.
Euthallophyta 32, 41.
 exarches Protoxylem 76, 77*, 136*.
 Exine 85, 238, 266*.
 Exoskopische Lage des Embryos 94*,
 95 f., 205.
 Exospor s. Exine.
 Exothecium 90, 235, 265*, 287.

F.

Fadenalgen 30, 35 ff.
 Fadenalgenzeit 28*, 351.
Fagaceae 317, 335.
Fagales 320, 335.
Fagus sylvatica (Buche) 134, 365*.
 Faktormutationen s. Genmutationen.
Favularia 144*.
 Fichte (Besiedlung) 365*.
 Fieder s. Fiederung.
 Fiederaderung 342.
 — der Pteridophyllen 198, 199*.
 Fiederblätter s. Fiederung.
 Fiederung 59*, 60, 61*, 62.
 fiedrige Verzweigung s. Fiederung.
 Filament (Staubfaden) 319*.
Filices (= isospore Farne) 29, 123, 184,
185—221, 225*.
Filicinae 58, 90, 184, **185—222**.
 —, Stammbaum 183*.
 — *eusporangiate* 107, 183*, 185, **201—210**,
 235, 254.
 — *leptosporangiate* 96, 107, 182, 183*, 185,
 201, **214—221**.
 filtrierbare Vira 30.
Flagellatae 32*, 38 f., 41 f., 83.
 Flechten (*Lichenes*) 32, 56.
 Florenverbreitung (Karbon) 358*, 359*.
Florideae 40, 54, 55.

Formenmannigfaltigkeit und Phylogenie 374.
 Fortpflanzungsorgane, *Kormophyta* 82 ff.
 Fovea 156.
Fraxinus 320.
 fremddenliche Zweckmäßigkeit 397.
 Frucht 6, 91, 273*, 274*, 275, 319 (s. auch Makrosporophylle).
 — der *Benettitales* 271.
 — — *Coniferae* 289 ff.
 Fruchtknoten 91, 373* f., 319*, 326, 330*, 335.
 Fruchtschuppen 236, 290*, 291 ff.
 Fruchtschuppenwulst 308.
Fucales 47, 49, 52.
Fucales-Typ des Generationswechsels 51*, 52 f.
Fucus 52.
Fungi 32*, 55 f.
 Funiculus (Angiospermen-Samen) 319*.
 Funktionsanpassungen s. aktive Anpassungen.

G.

Gabeladerung s. Gabelung der Blattadern.
 Gabelblatt, allgemein 60, 67*, 384.
 —, *Asterocaulamitaceae* 166*, 174*.
 —, *Cladoxylales* 185, 186*.
 —, *Coenopteridales* 188*, 189 ff.
 —, *Filicinae* 216, 384.
 —, *Ginkgophyta* 281*, 282*.
 —, *Hyeniales* 161*.
 —, *Protolepidodendraceae* 130*.
 —, *Pseudoborniales* 162*.
 —, *Psilotales* 120*, 122*, 124.
 —, *Pteridospermeae* 244, 247*.
 —, *Sphenophyllales* 163.
 gabelig geteiltes Blatt s. Gabelblatt.
 Gabelung (Dichotomie) 46, 59 ff., 59*, 61*, 100*, 372.
 — der Blattadern bzw. Blattspurstränge, *Cordaites* 285.
 — — —, *Cycadales* 262*, 263.
 — — —, *Ginkgophyta* 277*, 279*, 281, 282*.
 — — —, Pteridophyllen (und Farnblätter) 198, 199*, 387.
 — — —, *Pteridospermeae* 244, 245*.
 — der Blätter s. Gabelblatt.
 — der Phylloide s. Gabelblatt.
 — der Rhizome, *Asteroxylon* 113*.
 — —, Lepidophyten 131*, 143*, 147.
 — —, *Psilotales* 118, 121*.
 — —, *Rhynia* 104, 105*.
 — der Sprosse (und undifferenzierten Lufttriebe), *Lycopsidea* 131*, 133, 138*, 143*, 157*.
 — —, *Psilophyta* 104, 105*, 108*, 109*, 110*, 111*, 112*, 113*, 114*.
 — —, *Psilotales* 118, 119*, 120*.
 — der Wurzeln bzw. Würzelchen 147, 149.
 Gametangien 85 ff., 92 f.
 Gameten 46, 49 ff., 83 ff., 84*, 92 f., 237 f., 266*, 314.
 Gametophyt 50*, 51* ff., 54 f., 83 ff., 86*.
Gangamopteris Mc Coy. 200, 353, 356.
 Gault 363.
 „Gebrauch und Nichtgebrauch“ 402.
 Gefäßbündel s. Leitbündel.
 Gefäße 71, 315, 336, 338.

Gefäße, Entstehung aus Tracheiden 70, 310.
 gefüllte Blüten 333*.
 gegenständige Seitenorgane 59*.
 Geißelbildner s. Blepharoplast.
 Geißelzahl (Bedeutung für Phylogenetik) 128.
 „gemischtes“ Mark 137*, 165, 212, 307.
 Gen (Erbanlage) 393, 407.
 — s. auch Gen-Mutation und Genotypus.
 Generationswechsel, allgemein 11.
 —, *Archegoniatae* 86*.
 —, *Chlorophyta* 46 f.
 —, Farne 11, 83 ff., 87.
 —, *Kormophyta* 82 ff.
 —, Moose (*Bryophyta*) 11, 86* 87.
 —, *Phaeophyta* 49, 50*, 51*.
 —, *Psilotales* 118.
 —, *Pteridophyta* 86*.
 —, *Rhodophyta* 54 f.
 —, *Selaginella* 156*.
 — s. auch antithetischer und homologer Generationswechsel.
 generative Kerne 93, 238.
 Gen-Mutation V, 10, 389, 393, 407, 415 f.
 Genom-Mutation 393, 395.
 Genotypus 10, 393, 395, 404—406, 407.
Gentiana 364.
 — *baltica* 366*, 367.
 — *campestris* 366*, 367.
Gentianaceae 379.
 geographische Verbreitung der Karbonflora 353 f.
Geraniaceae 387.
 Germinalselektion 401.
 Geschichte der phylogenetischen Forschung 1—8.
 — der bewußten Phylogenetik 15.
 —, Altertum 1 f.
 —, Anatomie 12.
 —, Mittelalter 1 f.
 —, Morphologie 7 f.
 —, analytische — 10 f.
 —, beschreibende — 8.
 —, idealistische — 3, 8 f.
 —, Paläobotanik 13 f.
 —, Pflanzengeographie 12 f.
 —, Physiologie 4.
 —, Systematik 4 f.
 Geschlechtsverteilung bei *Gnetales* 311 f.
 Gesetze 370 ff.
 Gestaltungsproblem V (s. auch Morphologie).
 Gewebeverband 49*.
 „Gigas“-Mutationen 393.
Ginkgo 21 ff., 60, 68, 108, 124, 184, 215, 230*, 235, 238, 250, 268, 277, 286 f., 299, 328, 362, 388.
 — *biloba* 22*, 276, 277*—282*.
 — *sibirica* 282*.
Ginkgoales 225*, 229.
Ginkgophyta 23 f., 58, 225 f., 229, 231, 234, 275—282, 288, 289, 298 f., 338, 361 f.
Girvanella 38.
 Glazialablagerungen (Karbon) 356.
Gleichenia 62, 254.
 — *pectinata* 216*.
Gleicheniaceae 214.
Glossopteridaceae 225, 254, 256 f.
Glossopteris Brongn. 199*, 256, 353.
 — *Browniana* Brongn. 199*.

Glossopteris-Flora 145, 353 ff.
Gnetales 58, 72, 91, 93, 225*, 229, 230*,
 231, 232*, 233—238, 261, 275, **310—317**,
 321, 325, 329.
Gnetum 232, **310—315**, 324*, 331.
 — *Gnemon* L. 310 f., 324.
 — *gnemonoides* Brongn. 314*.
Gomphostrobus 299.
 Gondwanaländer 199, 200, 353 ff.
Gradatae 214.
Gramineae 2, 341, 420.
Grammatopteris (Ren.) 211.
 Griffel 91, 237 f., 319*.
Grithorpha Nathorsti Thom. 273*.
 Grünalgen s. *Chlorophyta*.
 Gruppierungsverfahren (Zweckgruppierung,
 idealistische und phylogenetische Grup-
 pierung) 387, 426.
 Gummikanäle, *Cycadales* 262.
Gymnospermae 28*, 29, 58, 71, 79, 92, 122,
 134, 139, 184 f., 204, 228, 234, 235, 237,
240—315, 329, 396.
 Gymnospermenzeit 28*, 361 f.
 Gymnospermie mit Pollenschlauchbefruch-
 tung **89—93**, 241, 315, 322 f., 329, 380.
 — mit Spermatozoenbefruchtung **89—93**,
 234 ff.
 Gynaceum 268, 270, 271*, **319**, 320, 324.

H.

Halimeda Trona 45.
Haliseris 111.
Haliserites Dechenianus Goepf. 111*.
 haploid, Haplophase 46, 49, 50*, 51*, 54 f.,
 83 ff.
 Haplostele 74.
 Harzgänge 297.
 Hasel (Besiedlung) 365*.
 Hauptlinien der Kormophytenphylogenie
 97 f.
 Haustorium 94*, 95 f., 264*, 266.
Helminthostachys (Kaulf.) 201 ff., 204.
Hemiangiospermae Arber u. Parkin 347.
 Hemmungsbildungen 389.
Hepaticae 58, **99—103**.
Hepaticites Kidstoni Walt. 99*, 100.
 — *lobatus* Walt. 99*, 100.
 — *metzgerioides* Walt. 100.
 — *Willsi* Walt. 99*, 100.
 Herabsetzung des Verzweigungsgrades 372.
 Heraufsetzung des Verzweigungsgrades 372.
Heterangium 252 ff.
 — *Griecii* Will. 253*.
 Heterophyllie, *Sphenophyllum* 162, 163*.
 Heterosporie **89—92**, 252, 380 f., 416, 427 f.
 —, *Calomostachys* 179.
 —, *Farne* 184, 221 f.
 —, *Lycopsidea* 129, 148*, 150*, 152, 155*,
 156*.
 —, Phanerogamenahnen 322* f., 329.
 —, *Sphenophyllostachys* 165.
Hieracium 367, 396.
Histiopteris incisa Sm. 220*.
 historische Phylogenetik (allgemeine Fragen)
 23, 370—391, 425.
 — Zeit (Pflanzenbesiedlung) 365*.
 Hochblätter 228, 332 f.

Hofmeistersche Homologiereihe 89 (s. auch
 Generationswechsel).
 Hofstüpfel **71***, **72***, 139, 244, 260, 285*,
 306, 310, 311*, 315.
 Holzgruppe der Dikotylen 337, 346.
 — der *Ranales* 337, 346.
 Holzfasern 171*, 338.
 Holzkörper **70** ff.
 Holzstamm 338.
 Holzteil 77.
 homogenetisch 430 (s. auch Homologie).
 homologer Generationswechsel 53.
 Homologie 8, 25, 89, 372, 386, 430.
 — der Telome und Sprossachsen 64—66, 125,
 130, 178 f., 203, 227, 248, 264.
 Homoplasie 25, 333, 372, 430.
Hormosira 49.
Hornea Lignieri Kidst. u. Lang 107, 108*,
 109*, **109** f., 121.
Hostinella Stur. **110** f.
 — *hostimensis* Pot. u. Bertr. var. *typica*
 110*.
 — *pinnata* Lang 69, 110*, 111.
Hoya carnosa 244.
 Hydroiden 102*, 103.
Hydrolopathum (Delesseria) sanguinea 54*.
Hydropterides 89 f., 184, 215, **221** f., 235.
Hyenia **160**, **162**, 163, 178.
 — *elegans* Kräusel u. Weyland 161*.
Hyenales 24, 108, 113, **160***, **161** f., 164,
173, 176, 178, 187.
Hymenophyllaceae **214**, 216, 219 f.
 hypogyne Blüte 338*.

I. und J.

Jahresringe 139, 247, 340.
 Idealer Symmetriepan 8.
 Idealistische Biologie bzw. Morphologie 8 ff.,
 23, 101, 179, 218, 387, 397, 426 ff.
 Idee 8 ff., 387.
 Idioplasmahypothese 393.
 Jetztzeit s. Neozoikum.
 immergrünes Laub 336.
 Individuenzahl 374.
 Indusium (Farne) 152, 153, 215, 219* f.
 Initialzellen (Scheitelzellen) 49, 156, 201.
 Insektenbestäubung 237, **321**, 335, 382.
 Insektenfangorgane 343.
 Integument **233** f., 237, 248, 252, 264*, 265 f.,
 295*, 313, 315, 319*, 337.
 Interseminalschuppen **269**, 271.
 Intine 238, 266*.
 inverse Leitbündel 261 f., 300, 304, 311, 342,
 343,* 345.
Inversiateinales 218.
Iris 342, 388 f.
 irrationale Geistesströmungen V (s. auch
 Idealistische Biologie).
 Irreversibilitätsgesetz s. Dollosches Irre-
 versibilitätsgesetz.
Isoëtaceae 129, **155** f., 157.
Isoëtes 90, 96, 125*, 129, 154 f., 222, 235.
 — *echinospora* 154*, 155*.
 — *hystrix* 155.
 — *lacustris* 154*.
 — *Malinverniana* 154*.
 Isolierung und Artgrenzen 417.

Isosporie 83, 89—92, 109*, 122, 380 f.,
416, 427.
—, *Equisetales* 179.
—, *Filicinae* (u. *Pteridophyta* allg.) 84, 89,
184, **185—221**, 189.
—, *Lycopsidea* 129, 151 f., 157.
—, *Psilophyta* 89, 107.
—, *Psilotales* 122.
—, *Sphenophyllum* 165.
Juglandaceae 317, 335, 337.
Juglandales 320.
Juglans regia 318*.
Juncus 342.
Jungermanniales 101 f.
Juniperus 296, 306, 328, 384.
— *oxycedrus* L. 305.
— *sabina* 384.
Jura 276, 306, 362.

K.

(s. auch C.)

Kakteen 382.
Kalkabscheidungen 37 f.
Kalkmantel 44, 45*.
Kaloxylon Hookeri Will. 243.
Kambium 80, 138 f., 164.
—, *Benetitales* 272.
—, *Calamitaceae* 171.
—, *Cycadales* 261.
—, Dikotylen 338.
—, *Gnetales* 311.
—, *Gymnospermae* 139.
—, *Lepidophyta* 139.
—, *Medullosaceae* 254.
—, Monokotylen 339.
—, *Sphenophyllum* 164.
Kambrium 29, 38, 351.
Kampf ums Dasein 400, **409** f., 421.
Karbon 29, 34, 39, 91, 99, **126** f., 132, 144 f.,
159, 187, 193, 196, 198, 201, 241, 254,
352 ff., 396.
Karpell 298, 319.
Katadromie 61*, 62, 343.
Katastrophentheorie 14.
Kätzchen, Kätzchenträger (= *Amentiferae*)
7, 279, 320.
Kaulfussia Blume 205, 208 f.
kauliflor 143*, 268.
Kaulome 298, 299.
Kausalanalyse der Phylogenie 27, 388, 390,
392—424, 425.
Keimblätter (Kotyledonen) 238, 336, 343,
386.
Keimplasma 403.
Keimzellen 83—85, 84*, 89—93, 383.
Kelchblätter 228, **319**, 331 f.
— des Euphorbiaceen-Cyathiums 325.
Kernphasenwechsel 11, 33, 46, 49, 83 ff.
Keuper 362.
Kiefer (Besiedlung) 365* (s. auch *Pinus*).
Kieselgur 35.
Kladodien (Flachsprosse) 377, 384, 430.
Klein-Mutationen s. Mikro-Mutation.
Knorria 130.
Knorripteris Hörlich 341.
Knospen (*Hostimella*) 110*, 111.
Kohlenflöze s. Steinkohlen.

kollaterale Leitbündel 299.
koloniebildende *Cyanophyceae* 36 ff.
Kompensationsanpassung 281.
Kompositen s. *Compositae*.
Koniferen 23, 26, 58, 67, 69, 139, 141, 145,
164, 170, 182 f., 228, **231**, 232*, 234, 235,
237, 238, 241, 254, 277, 284, **288—310**,
317, 328, 338, 362 f., 385, 388.
Konkurrenz 145, 376 f., **409** f.
Konstanz der Art 2, 3, 10, 15, 17.
Kontinentalblock 357.
Kontinentalverschiebung 355—360, 364 f.
kontinuierliche Umbildung 393 ff.
Konvergenz 33, 55, 89, 108, 182, 241, 317,
382.
Kopulation 41*.
Korkkambium 261.
Kormophyta 22, 24, 31, 33, 41, 44, **58** ff.,
104, 227, 289.
Kormus 31 f., 58.
Korrelation und korrelative Entwicklung 26,
77, 291, 304, **321**, **382** f.
Kotyledonen s. Keimblätter.
Kräuterbücher 4 f.
Krautgruppe der *Ranales* 337, 346*.
krautige Dikotylen 337, 346*.
Kreide 29, 39, 181, 267, 306, 321, 327, 334,
361, 362.
—, Unter- 91, 362, 377, 396.
Kronblätter 228, **319**, 331 f., 371.
Kryptogamen 58, 224, 256.
Kulm 351.
Kupula s. Cupula.
Kurztriebe 307.

L.

Labiatae 6, 334 f., 379, 381.
Logenostoma Lomaxi 243, 249*, 250*.
— *Sinclairi* Arb. 249*.
Lake balls 37.
Lamarckismus 17, 18, 399, **400—408**,
415 ff.
—, verschiedene Strömungen **401—406**.
laminale Plazentierung 330 f.
Laminariaceae 49, 52.
Laminaria-Typ des Generationswechsels 51*,
52 f.
Landbrücken 359.
Landpflanzen 29, 35.
—, Vegetation 352.
Larix 228, 234.
Laubblätter 67 f.
— der Angiospermen 341—345.
— bei *Tmesipteris* 120 f.
Leguminosae 59, 253.
Lecodermaria 144*.
Leitbündel 73 ff., 244 (s. auch inverse Leit-
bündel und Stele).
—, marktständige 262.
Leitbündelsystem (Stele) 43, 73 f.
Lentizellen 141.
Lepidocarpaceae 89.
Lepidocarpon 129, **152** f.
— *Lomaxi* 151*, 152*.
— *westphalicum* 151*.
Lepidodendraceae 79, 126, 129, 130, **132—142**,
161, 307.

- Lepidodendron* 128*, 129, **132—141**, 131*, 132*, 133*, 136*, 141*, 142*, 165, 353, 356, 359*, 361, 375.
 — *pettycurensis* Kidst. 135, 137, 256.
 — *vascularis* Binney 134, 135*, 136*, 137*, 138*, 139.
 — *Velltheimi* Sternb. 137.
Lepidophloios 128*, 129, 134, **142**, 149.
 — *Harcourtii* 134, 136*.
Lepidophyta 80, **129—155**, 157, 165, 168, 170 f., 187, 208, 236, 258, 307, 341, 355, 375 f.
Lepidospermae 91, 128*, 145, **152—155**, 275, 304, 353.
Lepidostrobis 148*, 149, 152.
 — *Brownii* 149*, 150*.
 — *Velltheimianus* Sternbg. 150*.
 Leptoiden 102*.
Leptopteris Presl. 210.
 leptosporangiate Farne s. a. *Filicinae leptosporangiatae* 214 ff.
 leptosporangiate Nucellus 337.
 Lianen 261, 300.
 Lias 39, 256.
 Lichenes 56.
 Lichtdrucktheorie 30.
Ligula (Araucariaceae) 290*, 292, 299 f., 303.
 — (*Lycopsidea*) 111, **127**, 129, 132, **134 f.**, 142 f., 156 f., 361.
Liliaceae 317, 335, 379.
Lilium philadelphicum L. 339*.
 Linde (Besiedlung) 365*.
Linguiifolium Arber 200.
Limopteris 200.
Liriodendron 364.
 Lobium 2.
Lomatophloios 142.
Lonchopteris silesiaca 200*.
Loxsomaceae **214**, 219.
 Luftsäcke (Mikrosporen) 236.
 Luftwurzeln 340.
Lycopodiaceae 129, 153, **157 f.**
Lycopodiales 29, 60, 69, 96 f., 118, 124, 240.
Lycopodites 129.
 — *hostimensis* 352.
Lycopodium 67, 78, 90, 114, 124, 126, 128*, 129 f., **157 f.**, 375.
 — *clavatum* 151, 158*.
 — *complanatum* 157*.
 — *Hippuris* 142*.
 — *Selago* 151, 157*.
Lycopsidea 58, 60, 67, 69, 77 ff., 92, 107, 111, 115, 124 f., **126—159**, 182—189, 225*, 275, 294, 305, 375 f.
Lyginodendraceae 225, 242—254, 265.
Lyginodendron 79, 241, **242—251**, 256, 262, 263, 284.
 — *Oldhamium* Binn. 147*, 188, 236, 242*—250*.
Lyginopteris 242.
- M.**
- Macrocytis* 52.
 — *pyrifera* 48.
Macrozamia Miqu. 228*, 261, 264.
Macroglossum 205, 208.
Magnolia 320, 364.
 — *stellata* Maxim 318*.
Magnoliaceae 7, 317, 320 f., 328, 332, 334—338, 346 ff., 364.
 Makroevolution 17 f., 410.
 Makromutation 17, 396, 411.
 makrophyll Pflanzen- und Blattumbildung 67*, 79, 182, 196 ff., 352.
 Makroprothallien 314*.
 Makrosporangien 22 ff., **89 ff.**, 150*—153*, 233*, 234, 249*, 250*, 264*, 269*, 287*, 294*, 319*, 334 ff., 339*.
 Makrosporangienstände 221, 229, 230*, 273* 277*, 278*, 287* 289 ff., 290*, 291*, 292* 295*, 323* f. 327*.
 Makrosporen **89 ff.**, 148*, 150*, 151*, 152*, 177*, 222*, 234 f., 314, 319*, 334 ff.
 Makrosporophyll 90 ff., 230*, 231, 237, 249*, 264*, 270, 318*, 319*, 330*, 334 ff.
Mabaceae 335.
 Mannigfaltigkeit, abgestufte 4.
 — der Gestaltungsverhältnisse 420 ff.
 — der Lebensbedingungen 420 ff.
Marattia Swartz 205, 208.
 — *Douglasii* Bak. 94*, 95.
Marattiales 96 f., 137, 183*, 185, 200, **205—210**, 215, 241, 353, 361.
Marattiopsis Schimper 205, 208.
Marchantia 101.
Marchantiales 99, 101 f.
 marginale Plazentierung 330, 336.
 Mark 77—79, 134, 259*, 260, 306 (s. auch Medullation und gemischtes Mark).
 Markstrahlen 77 ff., 183, 211 f., 242, 260, 306.
Marpolia spissa Walcott 37*.
Marsilia 95 f., 275.
 Marsiliaceen 210, **221**, 273.
 Marsupien 101.
 Maschenaderung der Pteridophyllen 198, 199*.
Matonia 61.
 — *pectinata* R. Br. 217*.
Matoniaceae **214**, 362.
 Mechanismus 399.
 Medizin 4.
 Medullation 79, 195 f.
Medullosa 315.
 — *anglica* Scott 254, 255*.
 — *Leuckarti* Goepp. u. Stenz. 255*.
 — *Solmsi* Schenk 255*.
 — *stellata* Cotta 254, 255*.
Medullosaceae 185, 200, 225, 241, **254—256**, 255*, 261, 263, 311, 361.
Megaphyton (Artis) 205, 206*, 208.
 Megaspore usw. s. Makrospore usw.
Melandryum rubrum 321, 324, 328.
Mercurialis perennis 325.
 Merkmalskorrelation 321.
 Merkmalsphylogenetik (Semophyletik) VI, 11 f., 26 f., 427.
 mesarche Leitbündel, mesarches Protoxylem 76, 77*, 106*, 110, 115*, 116, 122*, 187*, 244, 252, 263 f., 274, 300, 311, 385.
Mesocalamites 160*, 170.
 Mesolithikum (Pflanzenbesiedlung) 365*.
Mesoxylon 284 f.
 — *poroxyloides* 285*.

Mesozoikum 91, 257 f., 261, 267, 321, 326, 351, 361.
Metacalamostachys 168, 175 f.
Metaclepsydropsis duplex Will. 193*.
 Metamorphose 9, 343.
 —, Laubblätter 332, 386, 389.
 —, Sporophylle 332.
 Metaxylem **76—80**, 106, 116, 139, 170, 244, 262, 307.
 Methodik der phylogenetischen Forschung V, 15 ff., 21 ff., 320 f., 387, 425 ff.
Metzgeria sp. 100*.
Miadesmia 129, 152, **153**.
 — *membranacea* E. C. Bertr. 153*.
Microcachrys 293.
Microcyas 228, 235, 237, **265** f.,
 — *calocoma* A. DC. 266*.
Microflorae Wieland 268—272.
 Mikro-Evolution 17, 410.
 Mikro-Mutation 395.
 mikrophylle Belaubung und Pflanzen 67*, 77 ff., 127, 352.
 Mikropyle 152, 153, 233, **234**, 236 f., 264*, 266, 269*, 270, 295*, 296, 311, 313, 315.
 Mikrosporangien **89** ff., 235 f., 265*, 271*, 280*, 282*, 287*, 319*.
 Mikrosporangienstände 231, 232*, 273*, 282, 296*, 335 ff.
 Mikrosporen **89** ff., 148*, 150*, 153*, 154*, 155*, 177*, 222, 234, 236—238, 264*, 266*, 311, 313, 365, 367.
 Mikrosporophylle 248, 250*, 265*, 268*, 271*, 296*, 303*, 305*, 312*, 318*, 319*, 333*, 334 ff.
Milleria 113.
 Miozän (miozäne Braunkohle) 363.
 Mißbildungen 125, 180*, 278*, 301, 303*, 320, 328, 331, 333, **337—390**.
Mistae Bow. 214.
 Modifikationen 393, 394*.
Monochlamydeae 324.
 Monokotylen 79, 254, 284, 317, 319, 336 f., **339**, 341, 345 ff., 379.
 — -blatt 342, 344.
 — -merkmale 347.
 Monophylie, monophyletisch 33, 381.
 Monopodium 338.
 monoxylem Typ Wielands (Cycadeenholz) 261.
 Moose 32, 33, 35, 70, 74, 88 f., **98—103**, 110, 353.
 —, Ableitung von den Pteridophyten 88.
 Morphologie V, 7 ff., 425 ff.
 morphologischer Wert 21, 274, 386, 427.
 Muschelkalk 362.
Musci (s. auch Moose) 58, **98—103**.
Muscites 103.
 Mutationen 10, 16, 17, 68, 332, 343, 378*, 382 f., **393—396**, 399, 400, 401, 417.
 —, pathologische 401, 403.
 —, s. auch Rückmutationen.
 Mutterzelle der Spermatozoen 266*.
Myeloxylon 254.
 Mykorrhiza 56, 202, 204, 209, 213, 285.
 —, *Lycopodium* 157*.
 —, *Psilotales* 123.
 Myxobacteriaceen 36.
Mycophyta IX.

N.

Nadelblatt 67*, 141, 306.
 Nährgewebe des Prothalliums 267.
 Narbe 91, 237, 273*, 274 f., 305, 319.
 Naturspiele 13.
Nauplius 386.
 Nebenfruktifikation 52.
 Nektar 311.
 Nektarien 228, 319*, 335.
 Neokom 362.
 Neolithikum (Pflanzenbesiedelung) 365*.
Neomeris sp. 43*.
 Neozoikum 182, 362 ff.
 Netzsaderung 204, 208, 281.
 Netztracheiden 70, 164.
 Neuendemismen 364.
 Neukombinationen von Merkmalen **393, 395**.
Neuropteridium validum 353, 356.
Neuropteris 200, 254.
 — *Schützei* Pot. 199*.
Nicotiana 407.
 Niedergang d. Pflanzengruppen 258, 373—377.
Nilssonia 272.
Nilssoniales 225, 259, **272**, 362.
Noeggerathia Sternb. 221.
Noeggerathiopsis 353, 356.
 nördliche Karbonflora 353.
Nostoc 36, 38.
 Nucellus 233 f., 237, 295*, 313 f., 319*, 337.
 — -Spitze 305.
Nymphaea alba L. 333*.
 — *dentata* hybr. hort. 333*.
Nymphaeaceae 334 f.

O.

Objekt (-Subjekt) VI, 8 ff., 427 f.
Oedogoniaceae 40.
 Oekologie der Karbonflora 353 ff.
Oenothera 395.
Oenothera Lamarckiana 16.
Oligoporella sp. 43*.
 Oligozän 363.
 Ontogenetik 425.
 Ontogenie 83, 425.
 Ontogenie und Phylogenie 383 ff., 390.
Ophioglossaceae 201.
Ophioglossales 96, 118, 122, 125, 183*, 185, 197, **201—205**, 209.
Ophioglossum (L.) 201 ff., **204**.
 — *simplex* Ridley 202.
 Opuntien 384.
Orchidaceae 334 f., 420.
Orchis morio 420.
 Ordnungswissenschaften V.
 Orthogenesis **402**, 430.
Osmunda L., 210, 213, 270.
 — *cinnamomea* L. 212.
 — *regalis* L. 211, 212*, 213*, 219, 221*.
Osmundaceae 192, 196, **210—214**, 260, 362, 385.
Osmundales 87, 96, 97, 183*, 185, 210—214, 215, 361.
Osmundites aucklandicus Marsh. 212.
 — *Carnieri* Schuster 212.
 — *Dunlopi* Kidst. u. Gw.-Vaugh. 211, 212*.
 — *Kolbei* Sew. 212*.

P.

- Palaeohepatica* 100.
Palaeomyces 56.
Palaeonitella 46.
Palaeopitys Milleri M:Nab 256, 352.
Palaeostachya 68, **175**, 175 f., 177*, 179.
 Paläobotanik V, 35, 321, 425.
 Paläolithikum (Pflanzenbesiedelung) 365*,
 paläothermale Anomalien 360.
 Paläozoikum 41, 126, 196, 241, 291, 297,
 306, 321, 326.
 Palisadenparenchym 189, 342.
Pallysia 299.
Palmae 365 ff.
 Palmenstamm 340.
Pandanales 347.
Pandanus-Stamm 340.
 Panspermie 30.
Papaver 228*, 229.
Papilionaceae 334.
Pappus 338.
 Parallelentwicklung 382.
 Parasiten 370, 376.
 — s. auch *Rafflesiaceae*.
Parichnos 132*, 140—143.
Parkeriaceae 214.
 passive Anpassungen 402.
Pavlinia L. 254.
Pecopteris Brongn. 199*, 200, 205, 208, 209.
 — -flora 359*.
 peltate Sporophylle 69*, 159, 174, 175*, 177*,
 179*, 251, 264, 265, 296*, 297, 305.
 Pendelsymmetrie 60.
Pennatae 39.
 Perianth (s. Blütenhülle).
 Perigon 228, 318*, 319*.
 perigyne Blüte 338*.
 Perikaulomtheorie 60.
 Perm 93, 361.
 Permokarbonflora 356.
 pessimistische Philosophie 375.
 Petala 320.
 Pferdestammbaum VII, 405.
 Pflanzengeographie V, 12 ff., 355 ff., 363 ff.,
 376 f., 418.
 Pflanzenwelt, Gesamtübersicht 32 f.
Phallus impudicus 236.
 Phanerogamen 24, 33, 49, 60, 70, 74, 85,
 95, 97, 107, 153, 210, **224—348**.
 Phänotypus **404—406**.
Phäophyla 32*, 44, **47—53**, 87.
 —, Generationswechsel 49 ff.
 Phellogen (Kork-Kambium) der Lepidoden-
 dren 39 f.
 Phloëm 139 (s. auch Siebteil).
 Phycomyceten 56.
Phyllocladus 290*, 293, 300.
 — *glauca* 292*.
 Phylloiden 344, 377, 384, 385*.
 Phylloidentheorie 342, 344.
Phylloglossum 157.
 Phylloide 65*, 66 ff.
 Phylloidestände 65*, 66 ff.
 Phyllokladien 67, 377, 384.
 Phylome 298, 299, **319**, 332.
 phylloperm, Phyllopermus 229 f.
Phyllothea 160*, 174*, 176, 177 ff., 356.
 Phylogenetik s. Methodik der phylogene-
 tischen Forschung.
 phylogenetische Anpassungsstruktur 399 f.,
 401, 403.
 phylogenetische Sackgasse 254.
 physiologische Natur der Phylogenie 392 f.
Physostoma elegans 233, 250.
Picea 140.
Picea excelsa Lam. u. D. C. (Fichte) 5, 134,
 140, 365.
 Pilze 31 f., **55** f.
Pinaceae 225, 230*, 236, 292 f., 295 f., 298 ff.,
 306.
Pinus 92, 239, 241, 290*, 291*, 295, 302,
 303*, 307 f., 320, 328.
 — *montana* 365.
 — *silvestris* 134.
 — *Strobus* 300.
Pitys 284.
Plagiochila asplenioides 100*.
Plagiogyraeae 214.
 Plasmontheorie 414.
Platanus 364.
 Plazentierung 330* f., 336.
 Pleiochasien 63.
 Plektostele 73, 75*, 77, **78**, 119, 122*, 130,
 157, 158*, 189.
 Pleomorphismus 2.
Pleuromeia 128*, **158***, 362.
Pleuromeraceae 129, **158**.
Plumbagella 337.
Podocarpaceae 225, 233 f., 237, 292—298,
 300, 306, 308.
Podocarpus 290* f., 294 f., 297 f., 306.
 — *spicatus* R. Br. 290*, 294.
 — *totara* Don. 292*.
 polare Differenzierung 93, 94*.
 Pollenanalyse 236, 365*, 367.
 Pollenkammer **91** ff., 153, 234, 236, 238,
 250, 264*, 266, 270, 278, 286, 305, 314 f.
 Pollenkörner (= Mikrosporen) 234, 250.
 Pollensäcke (= Mikrosporangien) 319*.
 Pollenschlauch 91, 93, 238, 319*, 341*.
 Pollenschlauchbefruchtung 91, 93, 274 f., 341*.
 Pollenschlauchkern 314.
 Pollinationstropfen 91, 233*, **236**, 238, 266,
 287, 313.
 Polyembryonie 239.
Polygonaceae 335.
 Polymorphismus 2.
 polyphyletische Merkmalsentwicklung 240,
 379, 416.
 — Stammesentwicklung und Sippenentwick-
 lung 240, 297, 379.
 Polyphylie 34, 347, **379**, 381*.
Polypodiaecae 214 f., 218.
Polypodium vulgare f. *trichomanoides* 378*.
 Polystele 75*, **80**, 183, 207, 212, 216, 217*,
 254, 261*.
Polystichum (= *Aspidium*) *aculeatum* und
anomalum 220.
Polytrichum formosum 102*.
 „polyxyler“ Typ Wielands (*Cycadales*-Holz)
 259*, 261 f.
Populus nigra var. *italica* 77.
 Porogamie 319*, 337, 341*.
Poroxyton 284.
 Potsdamschichten (Kambrium) 38.

Präkambrium 35, 36*, 39, 351.
 Primärholz 138*, **139**, 148, 164, 254, 285.
 primitive spindle 96.
Prinocorallina trentonensis Withf. 42*.
Primofilices 90, 108, 183*, **185—201**, 254, 287.
Primula 389, 404.
Primulaceae 335 ff., 379.
 Proembryo 266.
 Progressionen 401.
 Prothallium **83** ff., 92 f., 121*, 151*, 155*, 156*, 157*, 235—238, 250, 266*, 271, 314 f.
 Protisten 33, 38.
Protoangiospermae Engler 347.
Protoarticulatae 160.
Protoarticulatae 160.
Protocalamites 160*, 167, 171, 319.
 — *pettyurensis* 171.
Protococcales 42.
Protocyatheaceae 214.
Protolpidodendraceae **129** f.
Protolpidodendron 128*, 161.
 — *Dushiana* s. *Borrandeina Dushiana* 130.
 — *Scharyamum* Krejčí 130*.
Protomarattia 205, 208.
 Protophyteen 36.
 Protophyten 30.
Protosiphon botryoides Klebs. 84*.
 Protostele 73, **74** ff., 75*, 76*, 77*, 78, 103, 105*, 106*, 116, 119, 121, 142, 146, 187*, 207, 252, 260*, 311, 384.
 —, *Lepidodendron* 135 ff.
 —, *Ophioglossales* 202 f.
 —, *Osmundales* 211.
Prototaxites Dawson 47*.
 Protoxylem **74** ff., **76**, 78, 80, **116**, 136*, 139, 145*, 146*, 148, 170, 171, 172* f., 244, 262*, 306, 307*, 384 f.
Psaronii distichi 206*, 208.
 — *polystichi* 208.
 — *tetrastichi* 208.
Psaronius Cotta **205**, 208, 254, 361, 375.
 — *brasiliensis* 207*.
 Pseudanthien 325, 329.
 Pseudanthientheorie 322 ff.
 — nach Karsten 322*, **324** ff., 329.
 — nach Wettstein 322*, **325** ff., 329.
 Pseudoblätter 62.
Pseudobornia Ursina (Nathorst) 160*, **162***, 176.
Pseudoborniales 160, **162**, 165, 182, 352.
 Pseudodichotomie 278.
Pseudolarix 235, 236.
 — *Kaempferi* Gord. 306*.
Pseudosporochnaceae **111** ff., 352.
Pseudosporochnus 113, 161, 185.
 — *Krejčí* Pot. u. Bernard 111, 112*.
Psilophyta 15, 24, 29, 32, 33, 49, 54, 58, 70, 74, 77, 83, 89, **103—126**, 127, 137, 171, 174*, 183*, 185, 187, 190 f., 194, 201, 203, 209, 226, 230*, 232*, 287, 289, 352, 396.
Psilophytaceae **113** f.
 Psilophytenzeit 28*, 351, 381.
Psilotales 58, 60, 70, 77 f., 87, 90, 96 f., 103 f., **118—125**, 294.
Psilotum 26, 118 f., **120** ff., 125, 204.

Psilotum complanatum Sw. 120.
 — *triquetrum* Sw. 119*, 120, 121*, 122*.
 Psycholamarekismus **402**.
Psymmophyllum 277.
Pteridium aquilinum 72, 94*, 215.
 Pteridophyten 61, **196** ff., 199*, 254.
Pteridophyta 28*, 29, 33, 35, **53**, 70, 72, 74, 83, **85—89**, 95, 97, 104, 108, 125, 178, 234—236, 250, 310, 315, 328.
 Pteridophytenzeit 28*, 351.
Pteridospermeae 15, 58, 183*, 196, 200, 225*, 227, 230*, 231, 232*, 233, 236, 240, **241—257**, 263 f., 274, 279, 284, 288, 300, 396.
Pteris aquilina s. *Pteridium aquilinum*.
Pterophyllum 361.
 — *Jaegeri* 362.
Pteropsida 58, 77, 79, 89, 113, 127, 161, **182—348**, 184*.
 —, allgemeiner Aufbau 182 ff.
Ptychocarpus 205, 208 f.
Pulsatilla 343 (s. auch *Anemone Pulsatilla*).
 Pyrenoide 87, 101 f.
Pyrenomyces 56.
Pyxidicula 39.

Q.

Quercus 72, 364 (s. auch Eiche).
 —, Früchte 248.
 Querlage des Embryos 96.
 Quirlstellung (= Wirtelstellung) 42, 45, 59*, 62, 150 f., 159, 162, 334.

R.

Radiolarien 38, 55.
Rafflesiaceae 31 f., 102, 378.
Ranales, 7, 317, 319—321, 334 ff., 345 ff.
 Ranken 343.
Ranunculaceae 319, 335 f., 343, 420.
Ranunculus acer 420.
 Rassen 418 f.
Raveneria 272.
Ravenala 367.
 Regenerationsfähigkeit 371.
 Regenwald (Karbon) 355.
 Reizphysiologie 393.
 Rekapitulation der Phylogenie in der Ontogenie s. biogenetisches Grundgesetz.
 Reliktendemismen 363.
 Renaissance 4.
Rhachiopteris aspera Will. 243.
 Rhachis 212 f., 217.
 — bei *Coenopteridales* **188**, 190*, 193*, 194*, **195***.
 — bei *Cycadales* 264.
 — bei *Ophioglossales* 203.
 Rhät 362.
Rhetinangium Arberi 253.
Rhipidopsis 353, 356.
 Rhizoide 107.
 Rhizom 107, 116, 118 f., 147 f., 158.
 — der *Coenopteridales* 187, 192.
 — der *Glossopteridaceae* 256.
 — der *Polypodiaceae* 216.
Rhodophyceae 35.
Rhodophyta 32*, 39 f., **54** f., 87.

- Rhynia* 64, 68, 69 f., 83, 104 ff., 114 ff., 123, 188, 352.
 — *major* 23*, 74, 76, 78, 104, 105*, 106*.
 — *Guyana-Vaughani* Kidst. u. Lang 104, 105*, 106*, 114.
Rhyniaceae 58, 60, 64, 66, 68, 73 f., 87, **104—111**, 114, 116, 125, 136, 139, 151, 161, 178, 182 f., 197, 204, 207, 352.
Rhytidolepis 144*, 145*
 richtender Faktor in der Phylogenie 399 ff.
 Rinde, *Colamites* 168.
 —, *Lepidodendron* 134 f., 139 ff.
 —, *Sigillaria* 144*.
 Rindenbaum und Rindenstamm 143, 341.
 Ringtracheide 70, 116*.
Rivularia 36.
 Roggen 2.
 Röhrenstamm 341.
 Romantik 8 ff.
Rosa 396.
Rosaceae 235, 334 f.
Rosales 317, 345.
 Rotliegendes 24, 254, 352, 361.
Rubus 396.
 — *australis* Forst. var. *squarrosus* (Fritsch) 344*.
 Rückmutationen 379 (siehe auch Verlustmutationen und Rudimentierung).
 Rückschlagsbildungen 63.
 Rudimentierung 395.
 Rundblätter 342, 343*.
Ruscus 378.
- S.**
- Sabalpalme 340.
Sagenopteris Phillipsi Presl. 274*, 275.
Salicaceae 317.
Salix 321, 328, 331.
Salvia 398.
Salvinia notans Alb. 222*.
Salviniaceae 221 f.
 Samen 89, 93, 128, 152, 238, 251, 258, 266, 267*, 271, 295.
 Samenanlagen (Makrosporangien) **89—93**, 184, 233 ff. (s. auch Makrosporangien).
 —, *Angiospermae* 184.
 —, *Gymnospermae* 184.
 Samenpflanzen 29, 224, 258 (s. auch Phanerogamen).
Sargassum 48, 52.
 Saurier 258.
Saxegothaea conspicua Lindl. 234, 237, 293, 294*, 303, 305.
Saxifraga 364.
Saxifragaceae 317.
 Scheinstamm 192, 341.
 Scheitelzelle 48*, 49, 107, 116, 156, 221.
Schizaeaceae 214, 219.
Schizoneura 160*, 353, 356.
 Schizophyten 32, 36, 39, 380.
 Schlafbewegungen 222, 254.
 Schneegglisande 37, 38.
 Schopfbäume 142.
 Schöpfung 3.
Schuetzia 241.
 Schuppenkomplex (*Coniferae*) **289** ff., 290*, 291*, 320.
 Schwammparenchym 342.
 Schwärmer (Schwärmersporen) 41*, 83, 84*.
 Schwefelbakterien 31.
 Schwellparenchym 253.
 Schwesterzellen der Makrospore 234.
Scelopendrium vulgare Sm. 217, 218*.
Scrophulariaceae 335, 381.
Secale 2.
 seitenständige Verzweigung } 42, 59 ff.
 seitliche Verkettung der Organe }
 Sekretzellen (*Lyginodendron*) 241.
 sekundärer Embryosackkern 319*.
 sekundäres Dickenwachstum, Holz s. Sekundärholz,
 —, Rinde 139 f., 341.
 Sekundärholz **80**, 138*, **139**, 145*, 146*, 164*, 338.
 —, *Articulata* 164*, 170*, 171, 172*, 173*, 180.
 —, *Benettitales* 272.
 —, *Coniferae* 306.
 —, *Cycadales* 260 ff.
 —, Dikotylen 338, 340*.
 —, *Gnetales* 310.
 —, *Lycopsidea* 138*, 139, 145*, 146, 148, 155.
 —, Monokotylen 339 f.
 —, *Psilotales* 119.
 —, *Pteridospermae* 244, 245*, 253*, 254, 255*, 256.
Selaginella 62, 78, 89 f., 129, 153, 155*, 156*, 305.
 — *Mortensii* 94*.
 — *spinosa* 78
Selaginellaceae 115, 129, 134, **156** f., 275.
Selaginellites 129, 157.
 Selektion 400, 401.
 Selektionslehre 17 f.
 Selektionswert 410, 420.
 Semophyletiek 427 (s. auch Merkmalsphylogenetik).
 Senilität, Senilwerden 375 ff.
 Sepala 319.
Sequoia 255, 363, 364.
Serjania (Plum.) 254.
 Serologie V, 6, 305, 417.
 Sexualsystem 5 f.
 Sial 360.
 Siebteil (Phloem) 78, 106.
 —, *Coniferae* 290* f., 307*.
 —, *Cycadales* 261, 262.
 —, *Gnetales* 311.
 —, Monokotylen 339.
 —, *Ophioglossales* 203.
Sigillaria 128 f., 133, 141*, **142** ff., 144*, 145*, 149, 353, 356, 361.
 — *elegans* Sternb. 146.
 — *Menardi* 146.
Sigillariaceae 79, 126 f., 129, **142—152**.
Silene Elisabethae 363.
 — *inflata* 331.
Silenoideae 334.
 Silur 28*, 29, 38, 42, 46 f., 351, 396.
 Sima 360.
Simplices Bower 214 f., 219.
 Sintflut 13 f.
Siphonales 47.
Siphonaceae verticillatae 45.

- Siphonocladiales* 42, 47, 352.
Siphonostele 75*, 79, 80, 137, 142, 148, 203, 207, 211, 216, 278, 299 f., 384.
 Sippen 431.
 Sippenphylogenie (= Stammesgeschichte der ganzen Pflanze) 26 f., 58, 345 ff., 379, 427.
 Situationsvorteile 410.
 Sklerenchym 74, 119, 171, 247, 251.
Solenostele 202 f., 216*.
Soma, Somazellen 403—406.
 sommergrünes Laub 336.
Sorus 218 ff.
 Spaltöffnungen (Stomata) 101, 385.
 — bei *Coniiferae* 307.
 — — *Cycadales* 265*.
 — — *Dicotylen* 342.
 — — *Lycopsiden* 141*, 142*.
 — — *Ophioglossales* 204.
 — — *Psilophyta* 107*, 108, 115.
 — — *Psilotales* 122*, 123.
 — — *Pteridospermeae* 247*, 248.
 Spaltung 197, 371—373, 379.
 Speichertracheiden 137*, 138*.
Spencerites 236.
Spermatophyta Goebel, 224.
 Spermatozoen 84*, 85, 205, 250, 258, 264*, 266*.
 Spezialisationskreuzung 26, 99.
 Spezialisierung der Blätter 384.
Sphaecularia cirrhosa 53.
 — *furcigera* 48*.
 — *fusca* 48*.
Sphaeculariaceae 48*.
Sphaerocodium 35, 38*.
Sphagnum 103.
Sphenophyllales 77, 124 f., 159, 162—165, 182, 183, 194, 292, 352.
Sphenophyllostachys 64, 164 f.
Sphenophyllum 68, 124, 160*, 162 ff., 175, 256, 361.
 — *cuneifolium* 163*, 165*.
 — *insigne* 164*.
 — *majus* 165.
 — *tenerimum* Ettingh. 163.
 — *verticillatum* Schloth. 165.
Sphenopsida s. *Articulata*.
Sphenopteris Brongn. 199*, 361.
 — *adiantoides* 199*.
 — *elegans* 199*.
 — *Hoeninghausi* 243, 247*, 251.
 Spiralstellung 59*, 62, 334.
 Spiraltracheiden 70, 71*, 72*, 116*, 244, 384.
Splachnaceae 236.
 Sporangienstände 22 ff., 65, 68 ff.
 Sporangienstellung 60, 68, 69 f., 90 f., 219*, 220*, 384, 427.
 Sporangiochor 151, 173, 294, 431.
 Sporangium 22 ff., 45, 50*, 51*, 65*—70, 89—93 (s. auch Mikrosporangien, Makrosporangien).
 —, *Articulata* 159, 161*, 165*, 173, 179.
 —, *Asteroxylaceae* 113*, 116 f., 118*.
 —, *Lycopsida* 127*, 149 ff., 157*, 158.
 —, *Psilophyta* 23*, 24, 105*, 107, 108*, 109*, 110*, 111*, 112.
 —, *Psilotales* 119*, 120*, 121, 122*, 124 f.
 Sporangium, *Pteropsida* 183, 186*, 188*, 191*, 196*, 200*, 202*, 204*, 205, 209, 213*, 219*, 220*, 221*.
 —, atrope, anatrope Orientierung 69, 295 ff.
 Sporen 50*, 51*, 84*, 85, 89—93 (s. auch Heterosporie, Isosporie, Makrosporen und Mikrosporen).
 Sporokarp 221, 279 f.
 Sporophyll 23 ff., 64 f., 69, 111, 124, 150 ff., 165*, 176 ff., 183, 200*, 202, 213*, 219 f., 228*, 229 ff., 230*, 232*, 249*, 250*, 264*, 265*, 268*, 271*, 286, 289 ff., 305*, 318*, 319* ff., 334.
 Sporophyt 50*, 51* ff., 54 f., 83 ff., 86*, 89, 92 f.
 —, Embryonalentwicklung 92—97.
 Spreuschuppen 215.
 Sproß 58, 64.
 Sproßachse 66 ff.
 sprunghafte Umbildung 393 ff., 411.
 stachyosperm, Stachyosperms 229.
 Stamina (Mikrosporophylle) 319.
 Stammbaum: *Angiospermeae* 346*.
 —, *Articulata* 160*.
 —, *Filicinae* 183*.
 —, *Lycopsida* 128*.
 —, Pflanzenwelt 28*.
 —, *Phanerogamae* 225*.
 —, *Thallophyta* 32*.
 Stammbaumphylogenetik 426 (s. auch Sippenphylogenetik).
 stammeigene Bündel 79.
 Stammlinie, Stammreihe 375, 377, 431.
 Standortmodifikationen 394*, 403, 405.
Stangeria 228 f., 259, 262.
 — *paradoxa* 262*.
 — *schizodon* Bull. Cat. 265*.
Stapeha 382.
 Stalsteine 208, 361.
 Staubblätter (Mikrosporophylle) 319.
Stauropteridaceae 193*.
Stauropteris 192, 193*.
 — *Oldhamia* Binney 187—191, 188*, 189*.
 Steinkerne 168.
 Steinkohle, Kohlenflöze usw. 126, 159, 353, 354*, 368*.
 Steinkohlenzeit 353.
 Steinzellen 244.
 Stelärdifferenzierung 384.
 Stelärtheorie 12, 72 f.
 Stele 70 ff., 75* f., 79, 97, 116, 121, 135 ff., 211, 384, 427, 431.
Stephanospermum akenioides 250.
 Sterilisationsprozeß (Gametangien) 85.
Sterzolia Nindeli 130.
Stigeoclonium 43.
Stigmaria Brongn. 146 ff., 155, 158.
 — *ficoides* Brongn. 148.
Stigmariopsis Grd. 147.
Stratiotes 405.
 Strobilus 231, 268, 326.
Struthiopteris germanica 227, 228*, 229.
Stylocalamites 166, 168.
 Subjekt (Objekt) VI, 8 ff., 427 f.
 Subsiggillarien 144.
 südliche Karbonflora 353.
 sukkulente Pflanzen 382.
 Summierung der Mutationen 410—415.

Suspensor 94*, 95—97, 239, 267*.
 Symmetrie 95 ff.
Sympetalae 334, 337, 379.
 Sympetalie 379.
 Symphyloide 65.
 Sympodialer Stammaufbau 133, 262.
 Sympodium 339.
 Syngangium 65, 121, 204, 209, 251, 270.
 —, *Benettitales* 271*.
 —, *Corynepteris* 196*.
 —, *Gnetales* 312.
 —, *Marattiales* 209 f.
 Syngangiumbildung bei Angiospermen 327.
 Synergiden 319*.
 Synsporangien 65.
 Syntelome 65.
 System, künstliches 5, 7.
 —, natürliches 5, 7.
 Systematik V, 3—7, 387, 426.
 —, natürliche 6, 7.
 systemerhaltende Eigenschaften 397 ff.

T.

Taeniopteris 68, 199*, 200.
 — *jejunata* Gr. Eury 199*.
 — *vittata* Brongn. 271 f.
 Tange 29, 49, 60, 74, 83, 85.
 Tangzeit 28*, 351.
 Tapetum, Tapetenschicht 107, 191*, 202.
Taraxacum officinale Weber 394*.
Taxaceae 225, 231, 232, 295, 297, 308.
Taxales Sahni 225.
Taxin 297.
Taxodiaceae 225, 235, 293, 296, 300, 308, 398.
Taxodium 363, 364.
 — *distichum* 338.
 Taxonomik 426.
Taxus 70, 230*, 232*, 241, 280, 290*, 297, 305, 328.
 — *baccata* L. 233*, 295*, 296*.
 Teilsporangienstand 289, 295.
Telangium 243, 251.
 Telom 58, 65*, 66 f., 104, 190, 203, 291, 295, 312, 313.
 Telomstand 65*, 188, 269, 289, 313, 332.
 —, gemischte Telomstände 66, 289.
 Tempo der phylogenetischen Entwicklung 377, 396.
Tempskya 192.
 Teratologie s. Mißbildungen.
 Terminalstellung 59*, 60.
 Tertiär 39, 103, 306, 363 ff.
Thallophyta 11, 28*, 31—57, 32*, 36*, 351.
Thamnocladus Clarkei 54.
Thamnopteris Schlechtendahlii Eichw. 210*, 211*, 212*, 385.
Thorea 40.
Thouinia scandens Camb. 254.
Thursophyton 118, 352.
Thyrsopteris elegans Kze. 219.
 tierische Entwicklung im Verhältnis zur pflanzlichen 351.
Tirolea singularis Solms 192.
Tilia cordata 134.
Tmesipteris 78, 118, 125.
 — *tannensis* Bernh. 120*, 122*, 123*.

Tmesipteris Vieillardii Dang. 119, 120*, 125.
Todea Wild 210, 212*, 213.
Todites Sew. 213.
 Torfdomolite 141, 147, 168.
Torreya 297, 305, 364.
 Trabekulargewebe 115.
 Tracheiden 70 ff., 71*, 116*, 137*, 139, 146*, 164, 172, 244, 254, 310, 311*, 336, 384 f.
 —, *Magnoliaceae* 340*.
 Transfusionsgewebe 141*, 263, 281, 306, 307.
Trentepohliaceae 35.
 Treppentracheiden 70, 71*, 139.
Trias 361.
Trichomanes 62, 252.
 — *scandens* L. 216*.
Trichopitys 24, 290*, 277, 282, 289, 302, 304 f.
 — *heteromorpha* Sap. 282*.
 trichothallisches Wachstum 48*.
Trigonocarpus 254.
Triploporella Steinm. 43*, 44*.
Triticum 2.
 Trophophyll 334.
Tubicaulis Cotta 192.
Typhaceae 269.
 Typologie (Typuslehre) VI, 411, 413.
 Typus VI f., 8 ff., 127*, 184*, 411, 426 ff.

U.

Übergipfelung 60, 61*, 67 f., 78, 111, 116, 197*, 198, 384, 427.
 Überleben des Passendsten 2, 409 ff.
Ulex europaeus 384.
Ullmannia 361.
 Ulme (Besiedlung) 365*.
Ulodendron 129, 144.
Ulothrichales 46, 53.
Ulothrix 40, 41*, 42, 83, 85.
Uva 46.
Umbelliferae 335 f.
Umbilicus pendulinus 388.
 Umwandlung von Sporangiengruppen in Brakteen 177—179.
 Urform 8, 11, 25, 104.
 Urpflanze 9.
 Urphänomen 8.
 Ursachen der Phylogenie s. Kausalanalyse.
 Ursachenproblem 17, 406 (s. auch Kausalanalyse).
 ursprüngliche Merkmale und Pflanzengruppen 321.
 — an Wurzeln 173.
 Zeugung 2, 29 ff., 33 f.
Ustilago violacea 388.

V.

Variationen 10, 393.
 Vegetationspunkt (Scheitelzellen usw.), Angiospermenblüte 332.
 —, *Asteroxylon* 116, 117*.
 —, eusporangiate Farne 201.
 —, Palmen 340.
 —, *Pandanus* 340.
 —, Phylloidstand 197.
 —, *Rhynia* 107.

- Vereisung im Karbon 356, 360 (s. auch Eiszeit).
- Vererbung erworbener Eigenschaften **406** bis **408**.
- Vergleich der Anatomie V.
- der Eiweißqualitäten (siehe auch Serologie) 6.
- der Gewebe- und Zellarten 6.
- der Morphologie V, 6.
- der Ontogenie V, 387.
- der Organe 6.
- der Physiologie V.
- der zytologischen Daten 6.
- Vergleichende Biologie V.
- Vergrünungen 389.
- , *Angiospermae* 333, 389.
- , *Coniferae* 299, **301**, 302.
- , *Equisetum* 178, 179, 180*, 301.
- Verlustmutationen 395, 416.
- Versteinerungen 4.
- Vertebrariern 256.
- Vervollkommungsprinzip 3.
- verwachsene Blütenorgane 334, 338*.
- Verwachsung 197, 371,—373, 379.
- Verwandtschaft 4, 7, 345.
- Verzweigung 59*, **59—64**.
- bei *Coenopteridales* 189.
- bei *OphioGLOSSALES* 203 f.
- der Rhachis der Pteridophyllen 197 f.
- vikariierende Sippen 418.
- Virtus formativa* 13.
- Vitalismus 399.
- Volkelia* 185.
- Voltzia* 289, 292, 301 f., 306, 361.
- *heterophylla* 362.
- cf. *Laebana* Geinitz 291*.
- Voltziales* 225, 289, 291 f., 295, 299.
- Volvocales* 46, 53.
- vorkambrische Zeit 28 f. (s. auch Präkambrium).
- W.**
- Walchia* 291, 306, 361.
- Wanderungen der Pflanzen 358 ff., 364, 367.
- Wandzelle 266*.
- Wasserpflanzen 370, 378.
- Wealden 362.
- wechselständig 59.
- Wegenersche Theorie **357** ff.
- Welwitschia mirabilis* Hook 229, 310, 311, 312*, 314*, 315.
- Wenlockkalk 38.
- Wesen, wesentliche Merkmale 6, 386 f.
- Wielandiella* Nath. 268, **272**, 362.
- Williamsonia* 267.
- Blüten 270.
- Williamsoniella* Thoms. 268, **272**, 362.
- *coronata* Thom. 271*.
- Windbestäubung 321, 335.
- Windblütler **236**, **321**.
- Wulfenia carinthiaca* 363.
- Wurzeln 70, 95, **143** f., 254.
- , *Botrychium* 202*.
- , *Calamites* 172*.
- , *Isoetes* 155.
- , *Lyginodendron* 251.
- , *Marattiales* 207.
- , *Medullosaceae* 254.
- , Pteridophyten 95 f.
- , *Stigmoria* 148 f.
- X.**
- Xerophyten 258.
- Xylem 72 ff., 76, 106, 139.
- Y.**
- Yucca* 142.
- Blätter 285.
- Yuccites* 362.
- Z.**
- Zalesskya* 211.
- Zamia* 228*, 230*, 265.
- *floridana* A. DC. 267*.
- *integrifolia* Ait. 265*.
- Zamites* 272.
- Zapfen 231, 264 f., 266, 291 ff., 300, 312, 320.
- Zechstein 291, 361.
- Zeitalter der Angiospermen 14.
- der Gymnospermen 14.
- der Kryptogamen 14.
- Zelldifferenzierung 28*, 370, 383.
- Zellentstehung 30.
- Zellsorten, Zahl 28*, 29.
- zentrale Plazentierung 330 f., 336.
- zentralwinkelständige Plazentierung 330 f.
- Zentralzylinder **73**.
- zentrifugales Metaxylem **79**.
- zentripetales Metaxylem **79**, 307.
- Zoopsis* 102.
- Zweckgruppierung 23, 387, 426 f.
- zweckmäßige Eigenschaften 374 f., 397—400.
- , Häufung 397, 398 f.
- Zwerggeneration (*Laminaria*) 51*, 52.
- Zwitterblüte 229, 268, 303*, 311, 312*, 315, 317—331, 336, 382, 387.
- Zwitterblütenstände 311.
- Zygopteris (Etapteris) Lacattee* 191*, 194, 196.
- Zygote (*Ulothrix*) 41*.
- Zysten (*Dasycladaceae*) 43*, 44*, 45*.
- Zytologie 8.

Autorenregister.

A.

Aase, H., 290, 300, 308.
Abel, O., 18, 377, 378, 380 f. 390, 404, 405, 422.
Albertus Magnus, 13.
Alexandrov, W. G., 72, 80, 390.
Allen, J. J., 422.
Almquist, E., 422.
Alverdes, F., 416, 422.
Anaximander, 1.
Andersson, G., 364, 367.
Ankermann, F., 347, 348.
Antevs, E., 368.
Arber, A., 339, 344, 348, 368.
Arber, E. A. N., 18, 19, 125, 191, 222, 239, 240, 241, 249, 268, 275, 283, 287, 288, 316, 328, 347, 348, 352, 368.
Aristoteles, 2, 3, 4, 5.
Arltdt, 368.
Arrhenius, Sv., 30, 31.
Ascherson, T. F. A., 414.
Atkinson, G. F., 56.

B.

Bailey, J. W., 71, 80, 241, 308, 337, 340, 343, 348, 350.
Bancroft, N., 80, 348.
Barrels, K. A., 181.
Bary, de 12, 73, 80.
Bassler, H. A., 151, 159.
Bateson, W., 390, 420, 422.
Baur, E., 10, 16, 17, 18, 19, 393, 395, 401, 408, 411, 413, 415, 422.
Becher, C., 397, 422.
Bělař, K., 33, 56.
Benson, M., 80, 233, 239, 316.
Bentham, G., 5, 19.
Bernard, Ch., 307, 308.
Berridge, E. M., 316.
Berry, E. W., 18, 19, 144, 241, 287, 288, 348, 356, 365, 367, 368, 369, 390.
Berry, J., 369.
Bertalanffy, L., 422.
Berthold, G., 43, 56.
Bertrand, C. E., 125, 288.
Bertrand, Ch., 110, 112, 126, 130, 159.
Bertrand, P., 79, 80, 187, 190, 192, 210, 211, 217, 222.
Bertsch, K., 365, 368.
Bessey, C. E., 239, 324, 334, 348, 368.
Bessey, E. A., 348.
Bitter, G., 223.
Blakeslee, A. F., 422.
Bliss, M. C., 316, 348.
Bock, H., 4, 19.
Boodle, L. A., 119, 125, 216.
Boesch, K., 18, 19.
Born 414, 422.
Börner, C., 390.

Bornhöffer 2, 19.
Borzi, A., 2, 19.
Bouvrain, G., 81.
Bower, F. O., 12, 19, 35, 53, 61, 62, 70, 80, 81, 85, 87, 88, 96, 98, 118, 122, 124, 125, 157, 159, 184, 187, 203, 204, 214, 215, 216, 218, 220, 222, 223, 239, 382, 422.
Bowie, W., 369.
Braun, A., 5, 9, 19.
Braun-Blanquet, J., 135, 159, 368, 409, 422.
Brebner, G., 74, 81, 223.
Brongniart, A. Th., 14, 19, 80, 259, 275.
Brooks, C. E. P., 355, 368.
Brotherus, V. F., 103.
Brown, F. B. G., 81, 348.
Brown, S., 81.
Browne, J. M., 81, 175, 177, 178, 181.
Bruchmann, 95, 98, 157.
Brunfels, O., 4, 19.
Buchholz, M. T., 308.
Buder, J., 82, 98.
Bugnon, P., 81, 348.

C.

Caesalpinus, A. (Cesalpino) 5, 6, 20.
Cajander 409, 422.
Campbell, D. H., 81, 88, 89, 95, 98, 102, 103, 155, 156, 159, 223.
de Candolle, A., 5, 8, 20, 332, 342, 344, 348, 372, 390.
Carpentier, A., 257, 288.
Carter, M., 307, 308.
Cayeux, M. G., 38, 56.
Čelakovský, L., 10, 20, 22, 27, 81, 98, 224, 239, 241, 300, 308, 330, 332, 348, 390.
Cesalpino, A., s. Caesalpinus.
Chamberlain, Ch. J., 18, 19, 239, 241, 248, 257—260, 264, 275, 279, 280, 285, 302, 308, 316, 320, 338—340, 348, 349, 369.
Chandler, M. E., 369.
Charpentier, H., 288.
Chauveaud, G., 12, 81, 348.
Chick, 103.
Christ, H., 223, 363, 368.
Christensen, C., 223.
Chrysler, M. A., 275.
Church, A. H., 86, 98, 316.
Claussen, P., 98, 239.
Clements, F., 368.
Clint, C., 52, 56.
Conradi, A., 223.
Conwentz, H., 308.
Copeland, E. B., 204, 223.
Correns, C., 10, 20, 328, 331, 348, 387, 390, 422.
Coulter, J. M., 18, 19, 20, 98, 239, 241, 257, 259, 260, 275, 279, 280, 285, 302, 305, 308, 316, 320, 336, 338, 339, 348, 349.
Cuvier, G., 14, 410.
Czapek, Fr., 18.

D.

Dacqué, E., 422.
 Dahlgren, B. C., 275.
 Dahlgrün, F., 29, 31, 125.
 Mc Daniels 73, 81, 348.
 Darwin, Ch., 11, 16, 17, 19, 393, 401, 403,
 409, 412, 414, 422.
 Davis, B. M., 98.
 Deecke, W., 368.
 Deïnega, V., 348.
 Delaunay, L. N., 422.
 Delpino, F., 22, 27, 308.
 Detto, K., 394, 397, 400, 422.
 Diels, L., 223, 348, 363, 365, 367, 368, 390.
 Dodel 41.
 Dohrn, A., 422.
 Dollo 378.
 Domin, K., 110, 126.
 Döpp, W., 221, 223.
 Dorety, H. A., 260, 275.
 Douliot, H., 82.
 Doyle, J., 232, 239, 305, 307, 308.
 Driesch, H., 422.
 Drude, O., 348.
 McDuffie, R. C., 81, 348.
 Dürken 409, 422.

E.

Eames, A. J., 18, 20, 73, 81, 348.
 East, E. M., 422.
 Eckhold, W., 81, 308.
 Edwards, W., 126, 275, 368.
 Eichler, A. W., 10, 20, 22, 27, 239, 241, 308, 348.
 Eimer 402.
 Einhorn, H., 422.
 Eisenträger, O., 308.
 Empedokles 1, 2.
 Engler, A., 5, 6, 13, 19, 20, 239, 258, 276,
 283, 309, 316, 347, 348, 367, 368, 390.
 Erdmann, Rh., 422.
 Ernst, A., 239, 266, 267, 275, 389, 422.

F.

Fechner, G. Th., 30.
 Fischer, R. A., 422.
 Fisher, M. J., 321, 349.
 Fitting, H., 19, 158, 159, 385.
 Florin, R., 257, 288, 292, 309, 368.
 Ford, S. O., 126.
 Föyn 46, 56.
 Franz, V., 19, 31, 34, 42, 286, 383, 390, 422.
 Frentzen, K., 414.
 Fritsch, F. E., 98.
 Fuchs, L., 4, 20.
 Fusill, W. B., 422.

G.

Gager, C. S., 156, 159.
 Gaidukov, N., 349, 422.
 Gaisberg, E. v., 344, 349.
 Gams, H., 368.
 Gates, R. R., 390, 422.
 Gäumann, E., 56.
 Gegenbaur, C., 390.
 Gibson, R. J. H., 78, 81, 156, 159.
 Giesenhagen, K., 19.
 Gilg, E., 5, 20.
 Glück, H., 223, 332, 343, 349.

Goby, Chr., 349.

Goebel, K. v., 10, 11, 19, 60, 62, 67, 68, 70,
 81, 86, 87, 96—98, 100, 101, 103, 107,
 118, 122, 124, 125, 156, 174, 175, 178,
 180, 198, 201—204, 214, 219, 220, 222,
 223, 228, 234, 235, 239, 241, 265, 280,
 281, 283, 296, 300, 302, 303, 320, 330,
 331, 332, 335, 339, 342—344, 349, 371 f.,
 378, 385, 388—390, 420, 422.
 Goethe, W. v., 8, 9, 20, 333, 349, 389.
 Goldring, W., 249, 251, 252, 257.
 Goldschmidt, R., 407, 412, 415, 416, 422.
 Goldschmidt V., 422.
 Good, R. D' O., 349, 368.
 Goodrich 422.
 Goodspeed, 407, 416, 422.
 Göppert, H. R., 14, 20.
 Gordon, W. T., 223, 253, 257.
 Gothan, W., 13, 15, 19, 81, 130, 155, 158, 159,
 163, 166, 168, 181, 199, 200, 223, 239,
 241, 242, 251, 257, 309, 349, 351, 353,
 355, 356, 357, 358, 360, 364, 368, 369.
 Gowan, J., 283.
 Gräbner, P., 414.
 Graham, R. J. D., 316.
 Grand' Eury, C., 286, 288.
 Gravis, A., 81.
 Green, J. R., 20.
 Gregory, J. W., 369.
 Grisebach, A., 12, 20.
 Groom, P., 72, 81, 309.
 Grover, J., 56.
 Gruber, E., 49, 57.
 Gruner, J. W., 30, 31, 34, 35, 36, 57.
 Gurlie 242.
 Gutenberg 422.
 Gutmann 305, 309.
 Gwynne-Vaughan, D. T., 72, 79, 108, 187,
 192, 193, 210, 211, 223.

H.

Haan, H. R. M. de, 233, 239, 309, 349.
 Haeckel, E., 9, 20, 383.
 Hagedoorn, A. L., 422.
 Haldane, S. B. A., 423.
 Halft 72, 81.
 Halle, F. G., 110, 172, 181, 368.
 Hallier, H., 268, 276, 323, 324, 326, 329,
 346, 347, 349.
 Hämmerling, J., 417, 423.
 Hansen, A., 9, 20, 386, 389, 390.
 Hanson, F. B., 407, 416, 423.
 Hanstein, J., 79, 81, 95, 380, 390.
 Harder, R., 19, 38, 41, 52, 57, 100, 151,
 155, 157, 221, 222, 243, 247.
 Harper 424.
 Hawley, J. C., 35, 57.
 Hayata, B., 349, 390, 423.
 Hayek, A., 367, 368.
 Heard, P., 126.
 Heer, O., 275, 368, 414, 423.
 Hegel 8.
 Hegi 349, 350, 418.
 Heidenhain 14, 423.
 Heinricher 388, 389, 390, 423.
 Hennig, E., 377 f., 390, 414, 423.
 Heribert-Nilsson 413, 423.
 Herrig, Fr., 349.

Hertwig, R., 19, 31, 401, 423.
 Herzfeld, St., 309, 316.
 Hickling, F., 175, 176, 181.
 Hirasé, S., 283.
 Hirmer, M., 11, 15, 19, 39, 81, 103, 141—143,
 148, 165, 167—170, 175, 178, 179, 182,
 188, 201, 206, 207, 214, 223, 355.
 Hofmeister, W., 10, 11, 20, 89, 95, 98, 222,
 235, 239, 390.
 Hooker, J. D., 5, 19.
 Hörich, O., 257.
 Hoskins, J. H., 255, 257, 349.
 Hovelacque, M., 137, 159.
 Humboldt, A. v., 12, 20.
 Hummel, K., 126.
 Hutchinson, J., 346, 349.

I. und J.

Jaczewski, A. A. v., 57.
 Janchen, E., 223.
 Jaretsky, R., 333, 371, 390, 417, 423.
 Jeffrey, E. C., 12, 18, 20, 71, 72, 77, 80, 81,
 127, 150, 159, 184, 223, 235, 237, 239, 280,
 283, 306, 307, 309, 341, 349, 368, 383, 390.
 Jenny, H., 135, 159.
 Jerosch, M., 363, 368.
 Ihering, H. v., 367, 368.
 Ikeno, S., 276, 283.
 Johannsen, W., 10, 18, 20, 411, 423.
 Johnson, T., 223, 283.
 Joly, J., 369.
 Jongmans, W. J., 56, 57, 67, 182.
 Jordan, D. G., 418, 423.
 Irmscher, E., 364, 367, 368.
 Jussieu, A. L. de, 5, 20.
 Ivanow, S., 417, 423.

K.

Kaiser, P., 349.
 Kammerer 401, 403.
 Kant, I., 397.
 Karny, H. H., 19, 377, 383, 390.
 Karsten, G., 19, 57, 264, 265, 276 f., 292,
 293, 295, 312, 314, 316, 318, 322, 323,
 324, 326, 329, 331, 349.
 Kegel 166.
 Kerner, A. von Marilaun, 296, 309, 344, 349.
 Kidston, R., 12, 15, 20, 23, 66, 81, 81, 104,
 108, 114, 115, 126, 128, 151, 187, 192,
 193, 196, 208, 210, 211, 223, 242, 250,
 251, 256, 257.
 KIRSTEIN, K., 241, 305, 309, 349.
 Klebs, G., 10, 20.
 Klein, G., 417, 423.
 Klein, L., 223.
 Kniep, H., 18, 20, 46, 52, 55, 56, 57, 423.
 Knight, M., 57.
 Knight, Th. A., 14.
 Knowlton, F. H., 19, 35, 36, 38, 252, 368.
 Koch, L., 223, 368.
 Köhler, E., 69, 81.
 Köppen 351, 354, 357, 359, 364, 369.
 Kostytschew 73, 81.
 Kousnetzow 349.
 Kraus 107, 306.
 Krause, K., 349.
 Kräusel, R., 11, 15, 20, 71, 81, 104, 108,
 118, 126, 130, 159—161, 182, 186, 194,
 223, 239, 257, 270, 273, 276, 283, 288,
 291, 309, 349, 369.

Kryshstofowitsch 272.
 Kubart, B., 349, 364, 369.
 Kuckuck 48.
 Kuhlbrodt 81, 103.
 Kühn, G., 233, 239, 349.
 Kurssanow, G. J., 47, 57.
 Küster 388, 390, 423.
 Kützing, F. F., 2, 20.
 Kylin, H., 52, 53, 57.

L.

Lamarck, J. B. de, 1, 8, 402, 414, 423.
 Lampa, E., 349.
 Land, W. J. G., 98, 305, 308, 314, 316, 336, 348.
 Lang, W. H., 15, 20, 23, 166, 69, 81, 104—108,
 110, 111, 114, 115, 118, 125, 126, 223, 256.
 Lange, L., 349.
 Lankester, E. R., 25, 27.
 Larbaud, M., 423.
 Laurent, L., 349.
 Lawson, A., 121, 126.
 Leavitt, R. G., 413.
 Lehmann, E., 414, 423.
 Leitgeb, H., 95, 98.
 Leslie, T., 356, 369.
 Lignier, O., 57, 65, 82, 86, 98, 223, 311, 316,
 317.
 Lindenbein, H., 36, 57.
 Linné, K. v., 2, 5, 6, 7, 15, 16, 20, 29, 224,
 410, 411.
 Linsbauer, K., 239, 240, 350.
 Lobelius, M., 6, 20.
 Lohwag, H., 57.
 Longwell, Ch. R., 369.
 Lotsy, J. P., 1, 16, 18, 19, 20, 79, 100, 128,
 154, 156, 162, 196, 212, 217, 253, 302,
 307, 309, 312, 314, 316, 423.
 Lück, H., 309.
 Luerssen, Chr., 223, 305, 309.
 Lundquist, G., 369.
 Luthalm 217.
 Lyell, Ch., 14.

M.

Malthus 377.
 Mansfeld, R., 349.
 Markgraf, Fr., 311, 316.
 Marshall, P., 223.
 Maslen, A. J., 286, 288.
 Massart, J., 385, 390.
 Masters, M. T., 309.
 Matte, H., 276.
 Mattfeld, F., 335, 349.
 Mattfeld, J., 369.
 Mendel, C., 10.
 Menzel, P., 349.
 Mettenius, G., 61, 82.
 van der Meulen 316.
 Meyer, A., 20, 34, 57, 381, 390.
 Meyer, E., 20.
 Meyer, F. J., 72, 73, 82, 157, 159, 182.
 Meyer, K. J., 86, 98.
 Mez, C., 20, 31, 34, 39, 57, 42, 241, 305,
 309, 346, 347, 349.
 Michaelis, P., 325, 349.
 Mische, H., 370, 390.
 Mielinski, K., 103.
 Milde, J., 223.
 Mischke, W., 305, 309.
 Molengraaff, G. A. F., 369.

Morgan, T. H., 401, 423.
 Müller, F., 386, 390.
 Müller, H. J., 407, 423.
 Murbeck, Sv., 366, 369.
 Murr, J., 369.
 Mutschler, O., 309.

N.

Naef, A., 383, 390.
 Nägeli, C. v., 1, 3, 10, 19, 31, 33, 40, 380 f.,
 392, 402.
 Nathorst, A. G., 15, 20, 162, 182, 223, 275,
 276, 369.
 Neeff, F., 262, 276.
 Nemejc, F., 221, 223.
 Neumayer, H., 239, 241, 350.
 Nilsson-Ehle 401, 423.
 Nilsson-Heribert s. Heribert-Nilsson.
 Nordenskiöld, E., 5, 20.
 Norén, W. O., 294, 309.
 Nordhagen, R., 368.

O.

Oehlkers, F., 10, 18, 20, 393, 402, 412, 413,
 414, 415, 423.
 Oliver, F. W., 15, 20, 241, 242, 249, 250, 257.
 Oltmanns, F., 38, 43, 48, 52, 54, 55, 57.
 Osborn, T. G. B., 288.

P.

Paegle, B., 350.
 Parkin, J., 268, 275, 324, 328, 347, 348, 350.
 Pasteur, L., 2.
 Pauly, P., 402, 423.
 Pax, F., 20, 82.
 Payer, J. B., 350.
 Pearson, H. H. W., 314, 316.
 Pelourde, F., 267, 268, 271, 272, 276.
 Penck, A., 369.
 Penhallow, D. P., 82, 309.
 Penzig, 331, 350, 388, 390, 423.
 Pérez, A. E., 215, 223.
 Peter, K., 389, 397 f., 422, 423.
 Peters, Th., 343, 350.
 Pfeiffer, H., 254, 257, 276, 350.
 Pflüger, E., 30, 31.
 Philipschenko 17, 20, 401, 410, 423.
 Pia 30, 31, 35, 38, 39, 42, 44, 45, 46, 57, 111,
 115, 126.
 Pilger, R., 22, 27, 239, 241, 262, 264, 276, 281,
 283, 288, 294, 297, 300, 302, 309, 336, 350.
 Planck, M., 392, 423.
 Plate, L., 390, 402 f., 414, 423.
 Plato 3.
 Pohl, F., 236, 239, 350.
 Poirault, G., 223.
 Pool, J. W., 309.
 Porsch, O., 82, 239, 309, 316, 348, 350,
 385, 390.
 Posthumus, O., 61, 82, 194, 212, 223, 224.
 Potonié, H. A., 13, 15, 19, 20, 60, 62, 110,
 112, 126, 130, 133, 141, 159, 163, 182,
 197—199, 224, 242, 247, 251, 281—283,
 349, 351, 355, 368, 369, 385, 388, 390 f.
 Prantl, K., 19, 20, 258, 332.
 Pringsheim, N., 40, 53, 57, 86, 98.
 Pritzel, E., 126.

R.

Radl, E., 5, 20.
 Rehfoos, L., 82, 385, 391.

Reid, E. M., 369.
 Reinke 380, 391.
 Renault, B., 15, 20, 82, 285, 288.
 Renner, O., 98, 303, 309.
 Rensch, B., 423.
 Riede, W., 18, 21.
 Ritter, C., 21.
 la Rivière, H. C. C., 316.
 Robertson, Ch., 350.
 Rosen, F., 423.
 Rudolph, K., 82, 126, 159, 224, 254, 257,
 263, 276.
 Ruhland, W., 103.

S.

Sachs, J., 5, 9, 10, 11, 14, 18, 21, 73, 82,
 319, 350, 391, 423.
 Sadebeck, R., 95, 98, 224.
 Sahni, B., 118—120, 125, 126, 192, 224, 229,
 231, 239, 241, 257, 290, 297, 309, 353,
 356, 358, 369, 383, 391.
 Sakisaka, M., 278, 283.
 Salomon, W., 383, 414, 423.
 Saunders, E. R., 335, 350.
 Saussure, H. B. de. 14.
 Sauvageau, C., 48.
 Schäffer, C., 391.
 Schaffner, J. H., 22, 27.
 Schelling, F. v., 8.
 Schemakanowa, N. M., 47, 57.
 Schenk, A., 19, 168.
 Scheuchzer, J., 13, 14.
 Schiffner, V., 98, 103, 423.
 Schiller, F. v., 9.
 Schimper, W. P., 9, 19, 200, 224.
 Schleiden, M., 10, 21.
 Schmidt, P., 57.
 Schnarf, K., 239, 337, 350.
 Schopenhauer, A., 397.
 Schoute, J. C., 73, 82, 224, 262, 276, 286,
 288, 304.
 Schrödinger, R., 62, 343, 350.
 Schröter, G., 363, 369.
 Schuchert, Ch., 369.
 Schumann, K., 309.
 Schürhoff, P. N., 239, 350.
 Schussnig, B., 33, 46, 47, 57.
 Schuster, J., 21, 241.
 Scott, D. H., 15, 19, 20, 64, 82, 148, 151,
 177, 182, 189, 191, 196, 208, 224, 239, 244,
 249, 250, 253, 254, 256—258, 262, 276,
 283—286, 288.
 Semon, R., 402, 424.
 Senn, G., 391.
 Seward, A. C., 19, 57, 132, 141, 155, 159,
 168, 255, 256, 258, 274, 283, 288, 304,
 309, 316, 356, 369.
 Seybold 82, 341, 343, 350.
 Shull 424.
 Sierp, H., 19.
 Sifton, H. B., 82, 276.
 Sigrianski, A., 316.
 Simon, S., 82.
 Singewald, J. T., 369.
 Sinnott, E. W., 156, 159, 290, 291, 296,
 298, 309, 337, 343, 348, 350.
 Skottsberg, C., 48, 57, 384, 391.
 Solms-Laubach, H., Graf zu, 14 f., 19, 118, 121,
 124, 126, 159, 192, 224, 263, 276, 286, 288.

Sommer, B., 239, 240, 347, 350.
 Spemann, H., 25, 27, 333, 350, 372.
 Spencer, H., 410, 420, 424.
 Spengler 374.
 Spieß, K. v., 309.
 Sprecher, A., 279, 281, 283.
 Staedler, G., 350.
 Stapf, O., 316.
 Stark, P., 369.
 Starr, A. M., 280.
 Stein, E., 407, 416 f., 424.
 Steiner, R., 9, 21.
 Steinmann, G., 373, 391.
 Stenzel, G., 301, 309, 350.
 Stern, C., 412, 424.
 Sterzel, J. T., 255, 257.
 Stiles, W., 309.
 Stokey, A. G., 149, 159.
 Stoller, J., 369.
 Stolley, E., 46, 57, 164, 126, 369.
 Stopes, M. C., 276, 288.
 Strasburger, E., 18, 21, 22, 27, 151, 155,
 221, 241, 309, 314, 316, 324, 350, 424.
 Strohl, J., 388, 391.
 Studt, L. W., 369.
 Study 424.
 Sukatschew, W., 409, 419, 424.
 Süßenguth, K., 347, 350.
 Svedelius, N., 55, 57.
 Sykes, M. G., 159, 316.

T.

Takeda, H., 307, 309, 316.
 Tammes, T., 424.
 Tansley, A. G., 18, 21, 67, 82, 103, 187,
 217, 224.
 Taylor, F. B., 369.
 Teichmann, E., 31.
 Tenison, Woods, J., 369.
 Theophrast 2, 5.
 Thoday, M. G., 316.
 Thomas, A. W., 126.
 Thomas, H. H., 182, 256, 271—276.
 Thompson, John M., 82, 224.
 Thompson, W. P., 82, 311, 316/17, 340, 348, 350.
 Thomson, R. B., 309.
 Tieghem, Ph. van, 12, 22, 27, 73, 82, 241,
 300, 309, 317.
 Tilden, J. E., 34, 57.
 Timmel, H., 262, 276.
 Tischler, G., 239, 240, 417, 424.
 Tison, A., 233, 240, 309, 317.
 Toit, A. du, 356, 369.
 Torrey, R., 235, 239, 283, 306, 309, 310, 349.
 Treviranus 14.
 Troll, W., 9, 10, 12, 17—21, 100, 103, 237,
 240, 330, 332, 335, 350, 366, 410.
 Tschulok, S., 19, 383, 424.
 Turesson, G., 419, 424.

U.

Uhlmann, E., 424.
 Uittien, H., 62, 82.
 Unger, F., 14, 21.
 Ungerer, E., 370, 391, 398, 424.
 Uphof, J. C. Th., 159.

V.

Vaughan s. Gwynne-Vaughan.
 Vavilov 416, 424.
 Velenovsky, J., 10, 19, 21, 120, 122, 303,
 310, 317, 330, 343, 388, 391.
 Vöchting, H., 10, 21.
 Vries, H. de, 10, 16, 393, 412, 424.

W.

Waenker von Dankenschweil, H., 103.
 Walcott, C. D., 30, 31, 34, 35, 37, 57.
 Walter, H., 369, 400, 416, 424.
 Walton, J., 57, 99, 100, 103, 257, 291, 310.
 Wand, A., 224.
 Wardlaw, C. W., 77, 82, 126, 157, 159.
 Warming, F., 337.
 Waterschoot van der Gracht, van, 369.
 Weber, O., 255, 257.
 Wegener, A., 351, 354, 355, 357, 359, 360,
 364, 365, 367, 369.
 Weidenreich, F., 404, 424.
 Weinreich, R., 88, 224.
 Weiss 351, 424.
 Weissmann, A., 19, 393, 401, 404, 424.
 Wetmore, R., 159.
 Wettstein, F. v., 98, 414, 417, 424.
 Wettstein, R. v., 5, 7, 13, 18, 19, 21, 22, 27, 40,
 88, 258, 278, 283, 297, 302, 305, 308, 310,
 317, 320—326, 329, 345—348, 350, 363,
 369, 380, 391, 418, 424.
 Weyland, H., 11, 20, 103, 110, 118, 126,
 130, 159—161, 182, 186, 194, 223, 257.
 White, D., 57, 369.
 Wieland, G. R., 15, 21, 248, 255, 257, 261,
 267, 268, 270—272, 276, 350.
 Wilkoewitz, K., 224.
 Williamson, W. C., 15, 21, 136, 182, 242, 257.
 Willis, J. C., 13, 21, 369, 424.
 Wilson, M. M., 46, 47, 57.
 Winkler, H., 370, 391, 414, 424.
 Windelband, W., 21.
 Winklemann 407, 416, 423.
 Wittin 62.
 Wodehouse, R., 236, 240, 350.
 Wolff, K. F., 126, 397, 424.
 Worsdell, W. C., 82, 255, 257, 261, 272,
 276, 307, 310, 317, 388, 391.
 Worseeck, E., 350.

X.

Xenophanes 2.

Y.

Yule, G. U. S., 424.

Z.

Zalesky, M. D., 356, 369.
 Zarns, A., 343, 350.
 Zeiller, R., 15, 19, 45, 136, 149 f., 159, 165,
 196, 207, 224, 276, 282, 288, 370.
 Ziegenspeck, H., 82, 103, 126, 240, 310, 346,
 349.
 Zimmermann, W., 8, 21, 34, 56, 57, 107, 115,
 118, 122, 123, 126, 142, 159, 204, 224, 323,
 325, 345, 349, 350, 395, 397, 399, 417, 424.

Anmerkungen.

S. 29. Ähnlich wie Dahlgrün hat auch Halle (Sv. Bot. Tidskr., Vol. 14, p. 258) unsichere Landpflanzenreste aus dem Ob.-Silur beschrieben.

S. 60. M. Heidenhain (Ein vorläufiger Bericht über die Spaltungsgesetze der Blätter, Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1929, Bd. 90, S. 154) hat kürzlich an rezentem Blattmaterial die der Potoniéschen Übergipfelungstheorie entsprechenden Tatsachen von einem nicht-phylogenetischen Standpunkt aus ausführlicher dargestellt. Auch die sich aus der Übergipfelungstheorie ergebenden Konsequenzen wie die Ursprünglichkeit der Wechsellständigkeit („Rechts-Links-Regel“) und der Katadromie („Übergangsregel“) sind hier eingehend behandelt.

S. 101. R. Orth hat kürzlich (Flora 1929, Bd. 124, S. 152) die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen eingehend untersucht. Es ergab sich dabei, daß auch an Keimlingen, z. B. von *Grimaldia dichotoma*, die relativ weitporigen und muldenförmigen Atemhöhlen durch Auseinanderweichen der Zellen zustande kommen. Dieser Entwicklungsgang entkräftet das ontogenetische Argument für unsere obige Hypothese einer oberflächigen Lagerung des Assimilationsgewebes bei den Marchantiaceen-Ahnen.

S. 151. Die „Cantheliophoriden“ Basslers sind ohne den sicheren Nachweis der zugehörigen vegetativen Organe natürlich nur als ein (durch das „Sporangiophor“) charakterisierter Blütentyp der Lepidophyten, nicht aber als eine direkt systematisch verwertbare Lepidophytengruppe zu betrachten. Die kritischen Anmerkungen von Benson (Ann. of Bot. 1920, Vol. 34, p. 137) und von Nathorst (Zur Kulmflora Spitzbergens, Stockholm 1920) betreffen diese systematische Detailfrage, zu welchen Lepidophyten (Sigillariaceen?) die „Cantheliophoriden“ Basslers gehören. Die Tatsache, daß es eine Gruppe sporangiophorentragender Lepidophyten gegeben hat, bleibt von dieser Kritik unberührt. Auch die systematisch gleichfalls noch nicht recht geklärte Lepidophyten-, Gattung“ *Spencerites* hat ja z. B. derartige Sporangiothore.

S. 310. Vgl. auch die Monographie von H. H. W. Pearson, Gnetales, Cambridge 1929.

S. 406. Zum Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften vergleiche auch die einander stark entgegengesetzten Ansichten bei der gemeinsamen Sitzung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft und der Paläontologischen Gesellschaft in Tübingen, September 1929. Referenten: Weidenreich, Federley und Diskussionen. Veröffentlicht im Bericht über die 7. Jahresversammlung d. Deutsch. Ges. f. Vererbungswissenschaft, Leipzig 1930, sowie in der Paläontologischen Zeitschr.

S. 409. Auch Correns (Ein Beispiel für die Konkurrenz unter nächstverwandten Pflanzensippen. Wilh. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organism.; Spemann-Festschr. 1929, Bd. 116, 1. Teil, S. 253) hat kürzlich einen derartigen Wettbewerb nahe verwandter Sippen experimentell untersucht und auf einige weitere derartige Untersuchungen (insbesondere von Lamprecht 1927) hingewiesen.

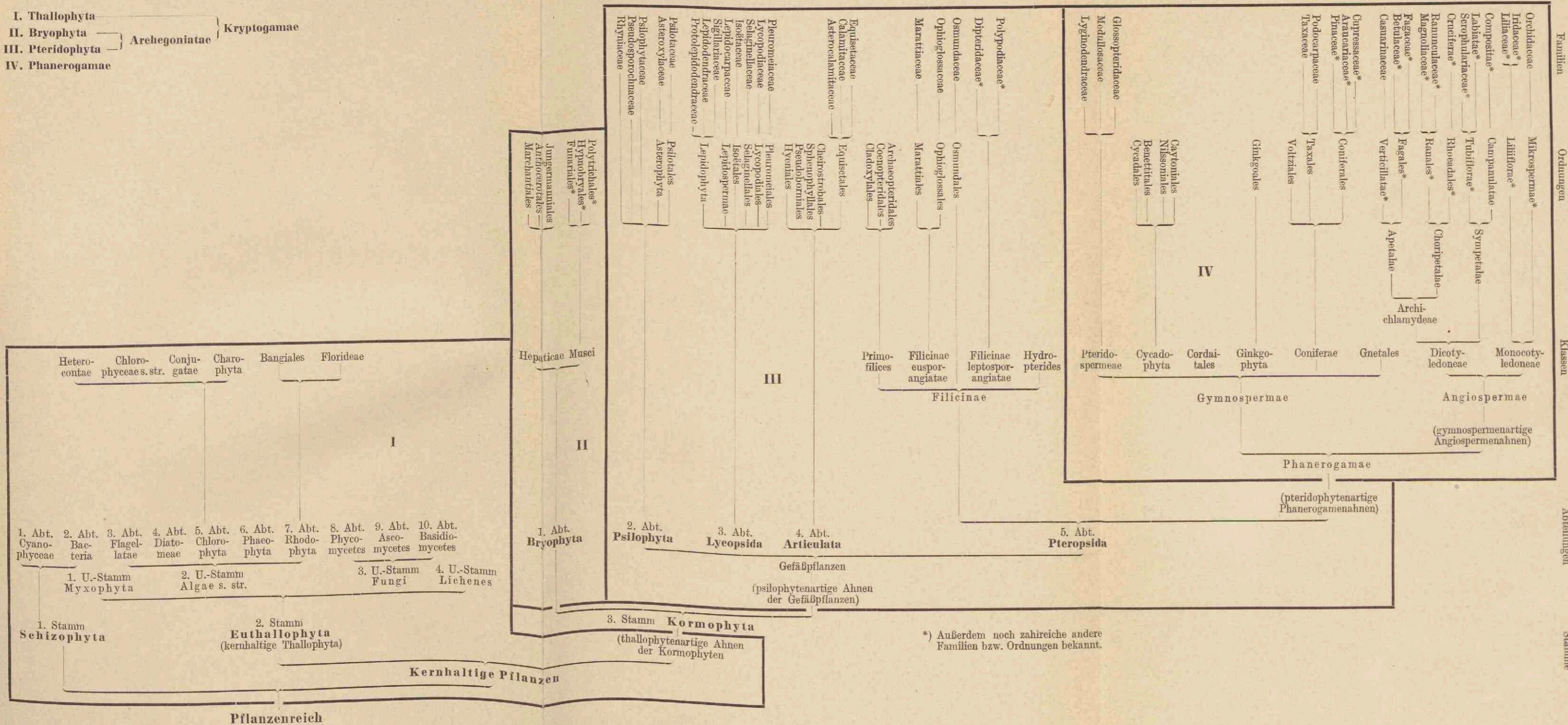
Berichtigungen.

- S. 10, Zeile 19 von unten „S. 16“ statt „S. 6“.
- S. 20, „Jeffrey . . . Chicago Press 1917, 2. Impress. 1922.“
- S. 24, Zeile 26 von oben „Cladoxyales“ statt „Cladoxydales“.
- S. 81, Zeile 3 von oben „Bower, F. O.“ statt „Bower, F. C.“.
- S. 81, Zeile 13 von unten „Chicago Press 1917, 2. Impress. 1922“.
- S. 95, 9. Zeile von oben „Campbell“ statt „Campbells“.
- S. 145, 3. Zeile von unten „Lepidophyten“ statt „Lepidhphyten“.
- S. 168, 2. Zeile von oben „Stylocalamites“ statt „Stylocalamitino“.
- S. 272, 19. Zeile von oben „komplizierte“ statt „homplizierte“.
- S. 316, 35. Zeile von unten „Lotsy, J. P., Life History“ usw. statt „Lotsy, J. P., Kife History“.
- S. 333, Abb. 232. „*N. dentata hybr. hort.*“ statt „. . . *hort.*“.
- S. 388, Zeile 21 von unten „anzulegenden“ statt „zu anzulegenden“.

Systematische Uebersicht

über einige wichtige Pflanzensippen auf Grund der hier vertretenen phylogenetischen Ansichten.

- I. Thallophyta
 - II. Bryophyta
 - III. Pteridophyta
 - IV. Phanerogamae
- } Kryptogamae
- } Archegoniatae



Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gehalten an der Reichs-
universität zu Leiden. Ein Lehrbuch für Pflanzensystematik. Von **J. B. Lotsy.**

I. Band: **Algen und Pilze.** Mit 430 Abbild. im Text. IV, 828 S. gr. 8°
1907 Rmk 20.—

II. Band: **Cormophyta zooidgamia.** Mit 553 Abbild. im Text. II, 902 S.
gr. 8° 1909 Rmk 24.—

III. Band: **Cormophyta siphonogamia.** Erster Teil. Mit 661 Abbild. im Text.
II, 1055 S. gr. 8° 1911 Rmk 30.—

Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen.
Versuch einer Ableitung der Rhizopoden. Von **Adolf Pascher**, Prag. Durch-
geführt mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien (Erträgnis
der Ponti-Widmung). Mit 65 Abbild. im Text. (Abdruck aus „Archiv f. Protisten-
kunde“, Bd. 38.) III, 87 S. gr. 8° 1917 Rmk 4.—

Die Naturwissenschaften. 1919, Heft 5: ... Ein großes Programm,
und in erfreuender Weise erfüllt! Die Klarheit der Darstellung macht
das Lesen dieser Abhandlung zu einem Vergnügen, das Gefühl, das
sich dem Leser dabei aufdringen muß, daß der Verf. hier aus der riesigen Fülle
seines Wissens das Beste, was er weiß, sagt, gibt ein festes Vertrauen zu der Dar-
stellung der Tatsachen und zu ihrer Auslegung. ... Es muß besonders dankbar an-
erkannt werden, in welcher hervorragender Weise es P. verstanden hat, mit Tafel-
sachenmaterial diese Anschauungen zu festigen und — was Haackel noch nicht
möglich war — zu begründen, und daß nichts in der Sache ist, den Wert der vorliegen-
den Abhandlung herabzusetzen.
Erwin Hirsch.

Die Theorien der Oenotheraforschung. Grundlagen zur experimentellen
Vererbungs- und Entwicklungslehre. Von **Ernst Lehmann**, Prof. der Botanik
an der Universität Tübingen. Mit 207 Abbild. im Text und einem Bildnis von
Hugo de Vries. XVIII, 526 S. gr. 8° 1922 Rmk 10.—, geb. 12.—

Seit de Vries steht die Oenotherenforschung im Mittelpunkt des biologischen
Problems der Artbildung durch Mutation und Bastardierung. Es ist von höchstem
Interesse zu sehen, wie neben der historischen auch die strukturelle Arbeitsrichtung
durchdringt und über das Stadium von Mutation und Bastardierung die strukturelle
Forschung immer mehr hervortritt und an Bedeutung gewinnt. Der für die allge-
meine Biologie der Gegenwart typische Uebergang von der historischen Forschung
zur strukturellen besitzt an Oenothera sein vorzüglichstes Paradigma. Diesen Vorgang
innerhalb der Gattung Oenothera zu verfolgen, ist die Aufgabe des vorliegenden
Buches. Es ist für Biologen jeder Richtung von größter Bedeutung.

Botanisches Zentralblatt. Bd. 143, Nr. 7: ... Das Werk ist einem starken
Bedürfnis entgegengekommen und Biologen der verschiedensten Richtungen, Zytolo-
gen, Systematiker, experimentelle Vererbungsforscher vom Studenten bis zum
Fachspezialisten werden es mit Nutzen lesen und mit Dank aus der Hand legen. ...
E. Schiemann, Potsdam.

Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Mit Grundzügen der bio-
logischen Variationsstatistik. Von **Dr. W. Johannsen**, ord. Prof. der Pflanzen-
physiologie an der Univers. Kopenhagen. Dritte deutsche, neubearbeitete
Auflage in dreißig Vorlesungen. Mit 21 Abbild. im Text. XI, 736 S. gr. 8°
1926 Rmk 32.—, geb. 34.—

Zoologischer Bericht. Bd. 11 (1927), Heft 9/11: ... Die neue Auflage
der „Elemente“ ist in jeder Hinsicht zu begrüßen und steht inhaltlich in keiner Weise
hinter der altbewährten 2. Auflage zurück, sondern übertrifft sie wesentlich. In dem
Werk besitzen wir einen umfassenden und unbedingt zuverlässigen
Führer auf allen die Vererbungslehre betreffenden Gebieten. Heberer.

Die Naturwissenschaften. 1927, Heft 5: Wohl kein Buch der modernen
Vererbungswissenschaft hat eine so große historische Rolle gespielt, wie Johannsens
„Elemente“...
J. Seiler, München.

Zur Phylogenie der Primulaceenblüte. Studien über den Gefäßbündelverlauf
in Blütenachse und Perianth. Von **Dr. Salvator Thenen**, botan. Institut der
Univers. in Wien. Mit 4 Abbild. und 9 Tafeln im Text. IV, 131 S. gr. 8° 1911
Rmk 8.—

Selektionsversuche mit atavistischer Iris 1880—1927. Von Prof. Dr. **Emil Heinricher**, Innsbruck. Mit 21 Abbild. im Text und 7 Tafeln. VI, 148 S. gr. 8° 1928 Rmk 15.—

Es ist nicht bekannt, daß von irgendeiner Seite Veröffentlichungen über Selektionsversuche vorliegen, die auf Grund atavistischer Erscheinungen vorgenommen wurden. Das berechtigte den Verfasser, über seine durch Dezzennien mit Iris geführten Versuche eine zusammenfassende Darstellung zu geben. Einige der wichtigsten Ergebnisse, vor allem die erreichte atavistische Blütenform *Abavia*, sind allgemeiner bekannt, aber über die von 1890 bis zur Gegenwart fortgesetzten Beobachtungen und Kulturen ist nichts weiter erschienen. Sie enthalten manches Lehrreiche und Bildungen, die ebenfalls als atavistische gedeutet werden können. Zu beurteilen, auf welcher Grundlage Heinrichers Deutung fußt, wird dem Leser mit der in gekürzter Form gegebenen Statistik ermöglicht.

Die intraindividuelle fluktuierende Variabilität. Eine Untersuchung über die Abänderung des Pflanzenindividuums und die Periodizität der Lebenserscheinungen. Von Prof. D. Dr. **E. Dennert**, Godesberg a. Rh. Mit 31 Abbild. im Text. (= „Botanische Abhandlungen“. Hrsg. von K. Goebel. Heft 9.) 149 S. gr. 8° 1926 Rmk 7.—

Erblichkeit und Chromosomen. Eine gemeinverständliche Darstellung. Von **Dr. Theo J. Stomps**, Prof. der Botanik an der Universität Amsterdam. Aus dem Holländischen ins Deutsche übersetzt von Dr. Paul von dall'Armi. Mit 24 Abbild. im Text (nach Zeichnungen des Verf.). VIII, 158 S. gr. 8° 1923 Rmk 3.50

Inhalt: Einleitung. — I. Chromosomen. 1. Der Bau des Protoplasten. 2. Die Zell- und Kernteilung. 3. Die Reduktionsteilung. — II. Erblichkeit. 1. Die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften. 2. Die Lokalisation der erblichen Eigenschaften. — III. Die Chromosomen, die stoffliche Basis der Erblichkeit. 1. Beobachtungen über die Bedeutung des Kernes im Leben der Zelle. 2. Die Untersuchungen von Th. Boveri über Bastardierung und Merogonie bei Seeigeln. 3. Die Versuche von C. Herbst über künstliche Parthenogenese, gepaart mit Bastardierung. 4. Die Untersuchungen von Th. Boveri über doppelte Befruchtung bei Seeigeln. 5. Chromosomen und Geschlecht. 6. Chromosomen und Mendels Regeln. — Schlußwort. Register.

Die Existenzgründe der Vorgänge der Zellbildung und Zellteilung, der Vererbung und Sexualität. Untersuchung aus dem Gebiete der exakten Biologie. Von Dr. **Victor Schiffner**, ao. Prof. der Botanik an der Universität Wien. V, 160 S. gr. 8° 1926 Rmk 7.50

Inhalt: Einleitung; Ueber die Tendenz und die leitenden Grundgedanken. — 1. Die Entstehung von Zellen aus ihren Ursprungszellen. 2. Die Arten der Zellteilung und ihre Gesetze. 3. Die Existenzgründe des Vorganges der Membranbildung. 4. Die Arten der Membranbildung. 5. Die Existenzgründe der Orientierung der Teilungsfläche, bzw. der Scheidewand bei Zweiteilung der Zelle. Die Segmentierung. 6. Die gesetzmäßige Teilungsfolge der Ursprungszelle vielzelliger Pflanzenkörper aus Grund ihres Aufbaues. Die Scheitelzelle. 7. Zellsprossung und Sproßzellbildung. (Die Existenzgründe der Exosporenbildung.) 8. Die Chlamydo-sporenbildung. 9. Die endotope Entstehung von Zellen, Endosporenbildung. 10. Die Existenzgründe der Vererbung, der Sexualität und der Kernteilung. — Rückblick und Uebersicht.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Dresden am 16. Sept. 1907 von Dr. **Otto Porsch**, Privatdoz. f. systemat. Botanik a. d. Univers. Wien. Mit 14 Abbild. im Text. V, 49 S. gr. 8° 1907 Rmk 1.50

Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur „phylogenetischen Pflanzenhistologie“. Von Dr. **Otto Porsch**, Assistent am botan. Institut der Univers. Wien. Mit 4 Abbild. im Text und 4 Tafeln. XV, 196 S. gr. 8° 1905 Rmk 8.—



POSTERIORI...
CROSSING...
B... ..