

Studie zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen auf Grund vergleichend-anatomischer und ökologischer Untersuchungen.

Von **Reinhold Schaede.**

(Mit Tafel I, II.)

In den folgenden Blättern ist der Versuch gemacht, durch Untersuchung eines primitiven Farnes Einblick in die Stammesgeschichte der höheren Pflanzen zu gewinnen. Dazu wählte ich eine Methode, die mir sichere Erfolge zu versprechen schien: die Kombination der vergleichenden Anatomie, deren Wert als heuristisches Prinzip die Zoologie so schlagend lehrt, und der ökologischen Betrachtungsweise. Ich beschränke mich also nicht auf die Registrierung und Vergleichung der anatomischen Befunde, wie das so häufig geschehen ist, sondern suche zu ermitteln, inwieweit die einzelnen Organe ihre Ausbildung ökologischen Einwirkungen verdanken können.

Hier muß ich gleich eines vorausschieken, das, wie mir scheint, eine grundlegende Verschiedenheit zwischen der Pflanzenzelle und der tierischen darstellt, und das wir zum Verständnis des Folgenden nicht aus dem Gedächtnis verlieren dürfen. In der höheren Pflanzenwelt ist die Spezialisierung und die Zentralisation der einzelnen Zellen weit weniger ausgebildet als bei den Tieren. Die Pflanzenzelle hat primitive Charaktere in höherem Maße bewahrt und ist deshalb noch lange Zeit zu weitgehender Umbildung und Regeneration befähigt. Als Beispiel nenne ich *Marchantia*, die ihre keineswegs niedere Stellung im System durch ihre weit durchgeführte Spezialisierung der Zellen beweist. Und doch vermögen, wie Vöchting¹⁾ gezeigt hat, wenige isolierte Marchantiazellen den ganzen Thallus zu regenerieren. Bei den Gefäßpflanzen freilich wird das Regenerationsvermögen eingeschränkt, auch gestaltet sich die Regeneration ganzer Organe, wie Wurzeln oder

¹⁾ Vöchting, *Jahrb. f. wiss. Bot.* 16. 1885.

Achsen, insofern komplizierter, als dabei ein besonderes Bildungsgewebe, der Callus, eingeschaltet wird.

Weiter legte ich mir die Frage vor, ob die an den Blütenpflanzen gebildeten Begriffe bezüglich der Organisation der Gewebe und der morphologischen Gliederung auch für die Pteridophyten, ihre Vorstufe, gelten. Ich glaube zeigen zu können, daß das nicht der Fall ist, und es war auch gar nicht zu erwarten. Der Weg vom Komplizierten rückschreitend zum Einfachen kann nur zu leicht zu Irrtümern führen. Darum habe ich versucht, die Begriffe an primitiven Pflanzen zu entwickeln und dann aufwärts zu den hochstehenden zu verfolgen.

Über *Ophioglossum vulgatum* ist schon soviel gearbeitet worden¹⁾, daß von einer erneuten Untersuchung zunächst wenig Erfolg zu erhoffen schien. Zu meiner Freude ist es mir nun geglückt, doch noch einiges zu ermitteln, das sich für die phylogenetische Forschung verwerten läßt. Dazu verhalf mir vor allem die Arbeit mit dem Mikrotom und die Färbung der Schnitte; denn ich konnte durch Anfertigung großer Schnittserien den Bau der einzelnen Organe und ihren Zusammenhang im Pflanzenkörper genau verfolgen, und die Färbung zeigte mir vieles, was an ungefärbten Freihandschnitten ganz unauffällig ist und darum übersehen werden kann. Es war vor allem mein Bestreben, die Stammesgeschichte der leitenden Elemente im Pflanzenkörper zu verfolgen und festzustellen, ob die Gefäßbündel, die wir konzentrisch, kollateral, bikollateral und radiär nennen, in ihrem Bau wirklich prinzipiell verschieden sind, oder ob sie nur spezielle Entwicklungstypen einer Grundform darstellen, und eventuell welches diese Form eigentlich ist? Aus der Beantwortung dieser Fragen ergaben sich dann ganz von selbst Rückschlüsse auf den Aufbau des ganzen Pflanzenkörpers und seine Stammesgeschichte.

Ist *Ophioglossum* denn aber überhaupt eine primitive Farnepflanze? Ganz gewiß. Die folgenden Seiten werden es beweisen. Wir können freilich nicht erwarten, daß alles an dieser Pflanze primitiv ist. Es wäre unbillig zu verlangen, die Natur müsse uns einen Typus in allen Teilen ohne nachträgliche Veränderung aufbewahrt haben. Jede Pflanze hat sich im Laufe der Jahrtausende in ihrer eigenen Art weiter entwickelt, und wir stehen heut nur den Endgliedern der Reihen gegenüber, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß die Entwicklung in unserer Zeit definitiv beendet sei; nur für uns ist sie abgeschlossen.

Ophioglossum ist bekanntlich eine Weidepflanze und zeigt dementsprechend mancherlei Anpassung an Standort und Umgebung. In dieser Beziehung ist diese Pflanze also nicht mehr primitiv. Aber gibt es

¹⁾ Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. 4. S. 449.

denn überhaupt ein Wesen, das frei und unabhängig von der umgebenden Welt dastände? — Auf die Ausbildung des Leit-systemes in Wurzel und Sproß von *Ophioglossum* dürfte die Anpassung kaum Einfluß gehabt haben, und auf diese beziehen sich hauptsächlich meine Untersuchungen.

Ich beginne mit der Wurzel von *Ophioglossum vulgatum*. Ihr Leitstrang wird von einigen Forschern *monarch* genannt¹⁾. Diese Bezeichnung, die sich eigentlich auf radiären Bau bezieht, möchte ich vermeiden, denn die Anordnung der Gefäßbündelelemente ist nicht radiär. Ich nenne das Bündel einen Leitstrang mit exzentrischem geoskopischen Hadrom (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Der Grund dafür wird aus dem Folgenden ersichtlich werden.

Nun soll zunächst geprüft werden, ob das übliche Schema des Leitbündelbaues bei unserem Objekte paßt. Wir stellen unsere Ansprüche sehr bescheiden und verlangen nur die Elemente des Leptoms (Siebröhren, Geleitzellen, eventuell noch Cambiform und Leptomparenchym) sowie des Hadroms (Gefäße, Tracheiden und Hadromparenchym), also die zur Leitung der plastischen Stoffe und des Wassers nach der herrschenden Lehre erforderlichen Elemente.

Hier stoßen wir gleich auf Schwierigkeiten. Alle unsere Kenntnis über Siebröhren ist von einigen wenigen Pflanzen abgeleitet, bei denen sie besonders auffallend ausgebildet und darum der Forschung am leichtesten zugänglich sind. Nun sind aber meist die Verhältnisse bei weitem nicht so klar, aber man hat unwillkürlich angenommen, daß die anderweitig gewonnenen Anschauungen auch hier Geltung haben. Daß aber eine solche Übertragung nicht zulässig ist, ergibt sich daraus, daß einzelne Untersuchungen abweichende Resultate erbrachten, zumal bei schwierigen Objekten wie *Ophioglossum*. Was de Bary, Russow und Rostowzew über die Siebröhren von *Ophioglossum* angeben²⁾, kann ich nur zum Teil bestätigen. Ich arbeitete mit Material, das nach Merkel fixiert war, und beobachtete Mikrotomsehnitte von 10 μ mit Fuchsin-Jodgrün gefärbt. Die auf der Oberseite des Gefäßbündels liegenden Zellen sind lang gestreckt wie alle anderen Zellen des Bündels, sie haben aber verdickte, mit Fuchsin stark färbare Wände, die nach allen Seiten eine sehr feine siebartige Tüpfelung zeigen. Die Tüpfelfelder entstehen in der Art, daß auf die getüpfelte Membran Aussteifungen aufgelagert werden, die an diejenigen eines Netz-

¹⁾ de Bary, Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877. S. 379. Russow, Vgl. Untersuchungen. Mémoires de l'Acad. imp. de St. Petersburg. XIX, 1. 1872.

²⁾ de Bary, l. c. S. 189 u. 380. Russow, l. c. S. 118. Rostowzew, Referat von Famintzin in: Übersicht über d. Leistungen a. d. Geb. d. Botanik i. Rußland während d. Jahres 1892. St. Petersburg 1894.

gefäßes erinnern. Dadurch wird die ursprünglich glatte Innenwand in einzelne getüpfelte Felder zerlegt. Mit den Siebplatten von *Cucurbita* und ähnlichen können diese Gebilde aber nicht verglichen werden. Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die Zellwand wirklich durchbrochen ist, oder ob noch eine äußerst feine Membran die Tüpfel verschließt; ich möchte aber das letztere annehmen. Aus Gestalt und Struktur der in Rede stehenden Zellen wären wir also berechtigt, sie für primitive Siebröhren anzusehen. Nun habe ich aber in den Parenchymzellen des Wedelstieles von *Osmunda regalis* bei geeigneter Färbung (Anilinblau-Essigsäure) und Beleuchtung eine ganz ähnliche Tüpfelung gefunden. Aus der Wandstruktur allein darf man natürlich nicht auf die Funktion einer Zelle schließen. Darum wurden die mutmaßlichen Siebröhren von *Ophioglossum* auf ihren Inhalt geprüft, vermittelt der Färbung mit Eosin¹⁾, und da ergab sich ein merkwürdiger Befund. Es zeigte sich nämlich, daß diese „Siebröhren“ in den Wurzeln sehr bald nach ihrer Entstehung ganz leer waren; sie stellen also lediglich große Safräume dar, nur dicht an den Wänden lagen kleine rotgefärbte Körnchen, die aber nur bei 1000facher Vergrößerung deutlich erkennbar waren. Solche Körnchen, nur etwas größer, fand ich auch fast immer in der die Vakuolen umgebenden Plasmasehicht der Parenchymzellen. Man kann danach gar nicht aussagen, was und ob überhaupt etwas in den sogenannten Siebröhren von *Ophioglossum* geleitet wird, größere Eiweißmassen jedenfalls nicht. Mit feineren Reaktionen, als sie uns zu Gebote stehen, ließe sich vielleicht etwas mehr über etwaige Wanderstoffe ermitteln. Immerhin können die besprochenen Elemente der *Ophioglossum*-Wurzel nicht ohne weiteres als Siebröhren bezeichnet werden, zumal sie auch derbe Wände haben. Vielleicht stellen die nahezu leeren Zellgehäuse eine Vorstufe echter Siebröhren dar (vgl. Taf. I, Fig. 1 u. 2).

Mit dem Nachweis der übrigen Elemente des Leptomys werden wir nun noch weniger Glück haben. Eine scharfe Trennung von denen des Hadroms ist zunächst unmöglich; die über den verholzten Elementen gelegenen Zellen gehen allmählich in die zartwandigen, engen Leptomzellen über. Und wie sollen wir diese dünnen, langgestreckten und dünne, wurmförmige Kerne enthaltenden Zellen nennen? Geleitzellen, Cambiform oder Leptomparenchym? Es paßt keines recht. Die Spezialisierung fehlt noch, die für die entsprechenden Zellen höherer Pflanzen durchgeführt ist, und dieser Mangel an Arbeitsteilung charakterisiert *Ophioglossum* als eine primitive Form, auf welche das von höheren Pflanzen entnommene Schema noch nicht paßt.

Im Hadromteil befinden sich nur Tracheiden, wie bereits öfters

¹⁾ Strasburger, Das botanische Praktikum. Aufl. 5. S. 140.

beschrieben ist. Vor dem halbmondförmigen Holzteil liegen Zellen, die den Tracheiden an Größe und Gestalt gleich sind; ihre Wände sind weder verdickt noch verholzt. Gegen die Mitte des Leitstranges nehmen sie an Größe ab und gehen ohne scharfe Trennung in das Leptom über (Taf. I, Fig. 1 u. 2). Diese Zellen sind sicherlich an der Leitung des Wassers stark beteiligt; denn je weiter wir uns der Wurzelspitze nähern, desto mehr nehmen die Tracheiden ab und liegen an der Peripherie, bis sie endlich in zwei Zellen endigen, während die unverdickten Zellen den übrigen Raum erfüllen. Über ihnen liegt dann ein sehr zartes, engzelliges Gewebe, das Russow sehr treffend als ein Cambium bezeichnet¹⁾. (Taf. I, Fig. 2.)

Die Leitungsbahnen für Wasser und für plastische Stoffe scheinen bei *Ophioglossum* überhaupt nicht streng geschieden zu sein. In den schon verholzten Tracheiden fanden sich häufig Zellkerne, und andere waren mit Stärkekörnern dicht vollgepfropft. Sie werden also wohl schwerlich Wasser befördert haben. Wir müssen uns von dem Gedanken losmachen, daß nur verholzte, tote Elemente der Wasserleitung dienen, denn die Verholzung hat ja, soweit wir wissen²⁾, mit dem Aufsteigen des Wassers an sich gar nichts zu tun. Verholzung erfolgt lediglich aus mechanischen Gründen.

Sehen wir uns einmal bei den Moosen um. Auch sie besitzen einen mehr oder weniger ausgebildeten Zentralstrang zur Leitung der Stoffe. Allerdings vergleiche ich hier den Sporophyten mit dem Gametophyten, also zwei prinzipiell verschiedene Dinge. Sie sind aber verschieden bezüglich der Generation, der Fortpflanzungsart, gleich dagegen oder wenigstens sehr ähnlich hinsichtlich ihrer Vegetation. Auch entnehme ich den Arbeiten von Haberlandt³⁾, daß der Zentralzylinder der Seta von dem des Moosgametophyten nur wenig verschieden ist. Viele Laubmoose sind äußerlich den Lycopodiaceen und Selaginellaceen recht ähnlich, so ähnlich, daß bei fossilen Arten eine Unterscheidung nur sehr schwer möglich ist⁴⁾. Diese Ähnlichkeit verschiedener Pflanzengruppen ist wenigstens teilweise die Folge gleicher Lebensweise. An Beispielen für solche Konvergenz ist kein Mangel, ich erinnere an die Formgleichheit gewisser Succulenten aus verschiedenen Familien. Äußere Gleichheit wird aber immer bis zu einem gewissen Grade auch innere, anatomische Gleichheit bedingen. Ich halte mich darum zu dem genannten Vergleich berechtigt.

¹⁾ Russow, l. c. S. 151.

²⁾ Jost, Pflanzenphysiologie. 1913. S. 91.

³⁾ Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Jahrb. f. wiss. Bot. 17. 1886. S. 372.

⁴⁾ Vgl. Potonié in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien. I. 4. S. 715.

Im Zentralzylinder der Moose finden sich die wasserleitenden und die mechanischen Elemente getrennt. Die Hadromzellen sind dünnwandig und unverholzt, und neben ihnen liegen die dickwandigen stützenden Zellen. Die Moose haben noch nicht die Fähigkeit, ihre wasserleitenden Zellen durch Aussteifung der Wände gleichzeitig für die Statik dienstbar zu machen. Wo aber die Wände Aussteifungen erhielten, war sofort die Möglichkeit gegeben, diese nunmehr statisch brauchbaren Zellen für die Stützung der Pflanze zu verwerten, gleichgültig aus welchen Gründen die Aussteifung ursprünglich erfolgt war, z. B. zur Aufnahme des Seitendruckes. Für den letzten Zweck würden aber auch vielleicht Zelluloseleisten genügen, sofern sie von genügender Mächtigkeit wären. Ökonomischer dürfte wohl die Imprägnation der Wand mit Lignin sein, welches die geschmeidige Zellulose in starre Masse verwandelt. Darum ist anzunehmen, daß Verholzung bei höheren Pflanzen im Leitbündel nur eintritt, weil es mechanisch beansprucht wird, und zunächst auch nur soweit, als es dem jeweiligen Bedürfnis genügt. Das beweisen namentlich die Hydrophyten mit ihrer teilweise fast fehlenden Verholzung. Hadromzellen sind deshalb für mich nicht verholzte, sondern wasserleitende Zellen, und dem entsprechend Leptomzellen nicht Siebröhren, sondern Zellen zur Leitung wandernder Assimilate.

In diesem physiologischen Sinne allein sollen in der vorliegenden Arbeit die Ausdrücke Leptom und Hadrom gebraucht werden, ohne Rücksicht auf die besonders bei niederen Gruppen teilweise stark abweichende Membranbeschaffenheit. Wir vermeiden damit den Fehler, den vollendeten Zustand der höheren Pflanzen als Maßstab für die Beurteilung der primitiven Verhältnisse bei niederen zu nehmen, was bei phylogenetischer Betrachtung unzulässig ist.

Bei *Ophioglossum* haben wir nun ein primitives Leitsystem vor uns, in dem die einzelnen Elemente noch keine streng abgegrenzte Funktion übernommen haben. Leitstränge dieser Art sollten in unseren anatomischen Lehrbüchern den in der typischen Weise differenzierten vorangestellt werden, statt, wie es der Fall ist¹⁾, als abweichend, gewissermaßen als merkwürdige Ausnahme, am Schluß des Kapitels geführt zu werden.

Die Herausbildung der einzelnen Leitbündelelemente können wir uns an dem Beispiel der *Ophioglossum*-Wurzel unschwer vorstellen. Im Procambiumstrang nahe der Wurzelspitze ist zunächst auch durch Tinktion nicht zu erkennen, wo Leptom und wo Hadrom auftreten wird. Alle Zellen sind noch gleichwertig und haben ähnliche Leit-

¹⁾ Vgl. z. B. de Bary, l. c. S. 379 ff.

funktion, da sie miteinander alle in osmotischem Austausch stehen; die ganze Wurzelspitze hat die Aufgabe zu wachsen und weiter im Erdreich vorzudringen, wozu der Turgor als allseitig gleichmäßig wirkende Kraft genügt, während eine wesentliche Beanspruchung auf Zugfestigkeit noch nicht in Frage kommt. Weiterhin tritt aber allmählich die Scheidung ein, indem dem zur Ableitung auf größere Strecken bestimmten Wasser eigene Bahnen zugewiesen werden. Es sondern sich gestreckte axile Zellen, die Anlage des Zentralzylinders, von isodiametrischen peripheren. Von den ersteren werden zunächst die am unteren Rande gelegenen weiträumiger und erhalten dickere Membranen, während die über ihnen gelegenen einstweilen im undifferenzierten Zustand beharren und ein Procambium darstellen. Dann treten die Tracheiden auf, erst zwei, dann immer mehr in der Peripherie, bis ein Kreissegment mit ihnen erfüllt ist, entsprechend der steigenden Zugfestigkeit der Wurzel. Indessen ist das Procambium durch Fertigstellung der Leitbündelelemente aufgebraucht. Die zarten Endpartien der Wurzel werden kaum auf Zugfestigkeit beansprucht und enthalten dementsprechend nur wenige verholzte Zellen, welche in der Phase der Streckung erhebliche Schwierigkeiten veranlassen würden. Der Beginn der Verholzung liegt nicht bei allen Wurzeln gleich weit von der Spitze entfernt, sondern der Abstand schwankt innerhalb weiter Grenzen, ohne Beziehung zur Dicke der Wurzel.

Wenn die zu innerst gelegenen Tracheiden mit Stärke gefüllt sind, so müssen sie eben andere Funktion haben als Wasserleitung.

Zwischen dem Leitbündel der Wurzel und dem des Stammes besteht kein wesentlicher Unterschied; wir finden alle Elemente hier sowohl wie da wieder. Daß die Casparische Scheide dem Stamme fehlt, kann nicht in Betracht kommen, denn sie ist kein integrierender Bestandteil der Wurzeln und wird auch in Stammorganen beobachtet, z. B. sehr deutlich bei *Psilotum triquetrum*. Der einzige Unterschied wäre der, daß der Querschnitt der Stammbündel elliptisch bis eiförmig ist gegenüber dem fast kreisrunden der Wurzelbündel. Hierin wird aber wohl niemand einen gründlegenden Unterschied sehen wollen.

Sollen wir aus der Übereinstimmung im anatomischen Bau folgern, daß die „Wurzeln“ von *Ophioglossum* gar keine Wurzeln seien, sondern nur Rhizome? Dieser Annahme stehen doch erhebliche Bedenken gegenüber. Aber auf die Unterschiede zwischen Sproß und Wurzel werde ich später noch eingehen. Vorläufig wollen wir die Grenzen zwischen beiden so scharf nicht ziehen, müssen wir doch stets im Auge behalten, daß auch die Wurzel ein erworbenes Organ ist, und daß wir nicht zu erstaunen brauchen, wenn wir bei niederen Formen noch keine ausgesprochene Verschiedenheit zwischen Wurzeln und Sprossen finden.

Nun ist die Frage, ob die Anordnung der Bündelteile bei *Ophioglossum* den primitiven Typus darstellt. Schon in dem Blattstiel von *Ophioglossum* geht häufig das kollaterale Bündel durch Herumfließen des Leptom um das Hadrom in ein konzentrisches über, oder mit anderen Worten, das Hadrom rückt in zentrische Stellung. Somit sind in derselben Pflanze zwei verschiedene Bautypen vertreten, und es ist nicht ohne weiteres zu sagen, welcher von beiden als der ursprünglichere angesehen werden muß. So mögen zunächst andere tiefstehende Pflanzen zum Vergleiche herangezogen werden.

Das Leitbündel in der Wurzel von *Phylloglossum Drummondii* ist dem von *Ophioglossum vulgatum* auffallend ähnlich gebaut, das Hadrom liegt gleichfalls exzentrisch¹⁾. Leider kann ich wegen Mangel an Literatur nicht genauer auf *Phylloglossum* eingehen, und so war es mir auch unmöglich, etwas über die Leitbündel der Protophylle dieser Pflanze in Erfahrung zu bringen. Ich vermute jedoch, daß sie, nach Analogie anderer Lycopodiales, sich von dem der Wurzel nicht sehr unterscheiden werden²⁾.

Die Wurzeln der Lycopodien sind im allgemeinen folgendermaßen gebaut³⁾. Die schwächsten zeigen nur einen Hadromstrang, der mit allen Übergängen bald zentrisch bald exzentrisch gelagert ist. Stärkere Wurzeln besitzen je nach ihrem Alter zwei bis acht plattige Stränge, die neben- und übereinander mit Leptom abwechselnd in dem Kreise der Schutzscheide liegen. Durch V-förmige Knickung (die Spitze nach dem Zentrum gerichtet) nähern sie sich oft radiärer Anordnung und werden darum ebenso wie die Leitstränge der Sprosse häufig unter die radiären Bündel gerechnet. Man sieht aber auf den ersten Blick den bedeutenden Unterschied zwischen dem Wurzelbündel einer Angiosperme und einer Lycopodiacee. Das letztere wird wohl besser plattig genannt werden.

Der Leitstrang im Sproß der Lycopodien ist nun wieder dem der Wurzel ähnlich. In jedem Lehrbuch findet sich eine Abbildung, die die plattige Anordnung des Hadroms zeigt. Nur einzelne Arten weichen davon ab. Eins aber hat wenig Beachtung gefunden, daß nämlich die Anordnung verschieden ist in den aufrechten und den kriechenden Teilen derselben Pflanze und in den stets aufrechten Pflanzen. Bei *Lycopodium clavatum* habe ich diese Erscheinung sehr gut feststellen können. In den aufrechten Teilen nahe unter dem

¹⁾ Vgl. Lotsy, Stammesgeschichte II. S. 441 u. 414, und Pritzel in Engler-Prantl, l. c. I. 4. S. 582.

²⁾ Vgl. Pritzel in Engler-Prantl, l. c. I. 4. S. 582.

³⁾ de Bary, l. c. S. 440.

Sproßscheitel ist das Hadrom radiär gebaut, tetrarch, wenn wir so sagen wollen. Aber der Unterschied zwischen diesem Bau und einem typisch radiären Wurzelbündel ist auch hier unverkennbar. Die Strahlen des Sternes erweitern sich nämlich stark nach der Peripherie, und die Figur wird einem Radkreuz ähnlich (Taf. II, Fig. 1). Das Hauptgewicht ist hier also auf den Ausban der Peripherie gelegt, während beim Wurzelbündel der höheren Pflanzen die Sternstrahlen mit scharfen Spitzen enden. Weiter nach unten wird die Kreuzstruktur immer mehr verwischt, es treten neue Hadromplatten hinzu (Taf. II, Fig. 2), bis in den kriechenden Teilen nur noch schwach wellige und manchmal V-förmige Platten vorhanden sind. Dasselbe ist auch bei anderen Lycopodien beobachtet worden¹⁾, und wir werden die Angaben über den Leitbündelbau der Lycopodien mit Vorsicht aufnehmen müssen, sobald wir nicht wissen, durch welchen Teil des Sprosses die Schnitte geführt sind. Bei den aufrechten Lycopodien findet eine mehr oder weniger ausgeprägte Auflösung der Platten statt, so liegen z. B. bei *L. cernuum* und in den jungen, aufrechten Sprossen von *L. Hippiuris* (Taf. II, Fig. 3) große und kleine Hadromgruppen ohne erkennbare Regel in dem Strange verteilt.

Es ist nicht zu verkennen, daß ein Unterschied besteht zwischen den Sproßteilen, die aufrecht sich selbst zu stützen haben, und denen, die am Boden oder dicht unter ihm kriechend die eigene Last nicht zu tragen brauchen. Es fiel mir auf, daß, wie bei *L. clavatum*, innerhalb des Bündels die Hadromteile, so bei *Pteridium aquilinum*, die Gesamtheit der Bündel eine ähnliche Anordnung zeigen; im kriechenden Teil resp. Rhizom herrscht die plattige Anordnung vor, im aufrechten resp. dem Blattstiel die radiäre mit Betonung der Peripherie.

Die Wurzeln von *Ophioglossum* werden also wohl auch durch ihr fast ausschließlich wagerechtes Wachstum beeinflußt sein. Merkwürdig ist, daß die verholzten Partien geoskopisch orientiert sind, wie bei *Phylloglossum Drummondii*. Wie das zu erklären ist, vermag ich vorläufig nicht zu sagen. Vielleicht ist es durch ähnliche Ursachen bedingt wie die stärkere Ausbildung des Holzes auf der geoskopischen Seite wagerechter Äste.

Großen Einfluß auf die Gestaltung hat ferner der dorsiventrale Bau eines Organes. Das tritt schon bei den Lycopodiaceen hervor insofern, als die Hadromplatten der Rücken- und Bauchseite des kriechenden Sprosses parallel gerichtet sind. Viel schärfer ist diese Erscheinung bei den Selaginellaceen ausgeprägt, z. B. bei *S. Martensii*,

¹⁾ Wiggelworth, The young sporophytes of *Lycopodium complanatum* and *L. clavatum*. Ann. of Bot. 1907; vgl. auch Lotsy, l. c. II. S. 433.

da hier der ganze Leitstrang elliptisch plattgedrückt ist (Taf. II Fig. 4 u. 5). Er unterscheidet sich, abgesehen von seinem eigenartigen Zusammenhang mit dem umliegenden Gewebe, von einem regelrecht-konzentrischen cylindrischen Strang nur dadurch, daß die Verholzung der Hadromelemente an den vom Zentrum am fernsten gelegenen Stellen der Ellipse beginnt. Die Belege hierfür werde ich an späterer Stelle bringen. In den Wurzelträgern und den Wurzeln selbst, die beide nicht mehr dorsiventral sind, ist auch der Strang wieder zylindrisch mit zentral beginnender Verholzung¹⁾.

Die eigenartigsten Verhältnisse aber finden sich bei *Psilotum triquetrum*. Das untersuchte Exemplar wuchs ganz aufrecht. Ein Querschnitt durch den oberirdischen Sproß könnte, wenn seine Herkunft nicht bekannt wäre, für ein Präparat aus einer Phanerogamenwurzel angesehen werden. Es läßt sich nicht bestreiten, daß der Leitstrang in der aufrechten Achse von *Psilotum* genau wie der einer Wurzel gebaut ist, und zwar besonders in den dickeren apikalen Teilen des Sprosses. In diesen oberen Teilen ist der Stern der verholzten Elemente sehr vielstrahlig und ziemlich regelmäßig ausgebildet. Gegen die basalen Teile zu werden die Strahlen immer spärlicher und schließlich ist in den untersten Teilen die Anordnung nicht mehr radiär (Taf. II, Fig. 6, 7, 8). Der unterirdisch kriechende Teil des Sprosses läßt für die Leitelemente kein bestimmtes Bauprinzip mehr erkennen, die verholzten Elemente sind regellos verteilt (Taf. II, Fig. 9). Mit einiger Phantasie könnte man vielleicht einen triarchen Strang in das Bündel hineinsehen; zu beweisen ist es aber nicht. Sicher erscheint mir aber, daß auch hier nicht alle wasserleitenden Zellen verholzt sind, denn neben den Tracheiden liegen in großer Anzahl Zellen, die in Gestalt diesen gleichen, aber unverholzt sind und an den Kanten schwache kollenchymatische Verdickungen zeigen (Taf. II, Fig. 9). Für die Aussteifung kommen sie in dem massigen und auf Biegungsfestigkeit kaum beanspruchten Organ nicht in Frage. In dem aufrechten Sproßteil wird das Zentrum von einem Sklerenchymstrang ausgefüllt²⁾. Die Casparische Scheide ist mit seltener Deutlichkeit ausgebildet.

Der Aufbau von *Psilotum* ist also aus dem üblichen Schema gar nicht zu verstehen. Die unterirdischen Teile mit Wurzelfunktion sind gar nicht wurzelähnlich, der oberirdische Sproß dagegen um so mehr, je höher wir schneiden. Diese Schwierigkeiten ergeben sich daraus,

¹⁾ de Bary, l. c. S. 380, und Goebel, Organographie der Pflanzen. Aufl. I. 1898. S. 437.

²⁾ de Bary, l. c. S. 362, und Pritzel in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien I. 4. S. 610.

daß die Normen für den Bündelbau von den höchsten Formen genommen sind. Sie lassen sich nur mit Mühe bei *Ophioglossum*, den *Lycopodiaceen* und den *Selaginellaceen* anwenden, versagen aber bei *Psilotum*.

Aber wir dürfen an die Frage nicht mit einseitig anatomisch-systematischen Gesichtspunkten herangehen, sondern haben auch die physiologischen zu berücksichtigen: Funktion und Verteilung sind ja für die Lösung der von Fall zu Fall verschiedenen Aufgaben von größter Bedeutung, und diese können daher sehr wohl formbestimmend sein. Bei den höheren Pflanzen wird das allerdings weniger hervortreten, weil ihre Organe durch die ausgeprägte Arbeitsteilung und Anpassung eine typische, nahezu starre Form gewonnen haben, wie sie niedrigere Pflanzen wohl noch nicht haben können.

Die Gliederung einer Pflanze in Wurzel und Sproß und dessen Teilung in Stamm und Blätter bedeutet eine ungemein praktische, aber keineswegs eine an sich gegebene Ausbildung des Vegetationskörpers: es gibt auch Gefäßpflanzen, denen nicht alle diese Grundbestandteile eigen sind, und gewisse Organe können wir nirgends unterbringen, z. B. die Wurzelträger der Selaginellen. Wir müßten vielmehr am Körper der höheren Landpflanzen unterscheiden: Absorptionssproß und Assimilationssproß. Diese Teile sind überall vorhanden mit Ausnahme ganz vereinzelter Fälle, in denen besondere Anpassungserscheinungen vorliegen, z. B. bei *Aldrovandia* und *Ceratophyllum*. Eine „Wurzel“ ist nur eine besondere und typische Ausbildung des Absorptionssprosses, dasselbe gilt vom Blatt bezüglich des Assimilationssprosses. Da nun diese Organe nur spezielle Entwicklungsgrade desselben Körpers darstellen, und nicht prinzipiell, sondern graduell verschieden sind, ist auch ein Übergang des einen in das andere ebenso erklärlich wie auch, daß das eine Organ vikariierend für das andere eintreten kann. Die Entscheidung, ob wir es mit einem Absorptions- oder mit einem Assimilationssproß zu tun haben, gibt die physiologische Funktion, nicht das ober- oder unterirdische Wachstum eines Organs und seine Morphologie allein¹⁾.

Versuchen wir einmal, ob wir mit dieser neuen Definition bei den besprochenen Pflanzen durchkommen, und denken wir immer dabei daran, daß für die Ausbildung des aus wesensgleichen Zellen bestehenden Procambiumstranges die physiologische und mechanische Funktion des entstehenden Leitstranges maßgebend ist.

Bei *Ophioglossum vulgatum* sind die Verhältnisse am einfachsten. Die Leitstränge des Absorptions- und des Assimilationssprosses sind so

¹⁾ Vgl. hierzu Goebel, l. c. Aufl. 2. 1913 S. 109.

gut wie gar nicht unterschieden, sondern nach demselben Prinzip gebaut, abgesehen von der Neigung zu zentrischer Anlage des Hadroms in den höheren oberirdischen Teilen. Ich bin jedoch geneigt, die typische exzentrische Lage des Hadroms auf Kosten des horizontalen Wachstums der Wurzeln zu setzen, denn bei den Lycopodiaceen, die nicht rein wagerecht wachsen, schwankt die Anordnung innerhalb des Stranges. Über Art und Verteilung der mechanischen Leistungen bei *Ophioglossum* orientiert schon der Versuch, die Pflanze auszureißen. Der oberirdische Teil reißt dabei stets ab, nie bekommt man die unteren Teile mit aus dem Boden. Über die große Bedeutung dieser Eigenschaft für das Leben unseres Farnes, das mit typischen Weidpflanzen Wohnort und Gefahren teilt, wird wohl kein Zweifel sein.

Eine typische „Wurzel“ möchte ich den Absorptionssproß von *Ophioglossum* noch nicht nennen, nicht etwa wegen des Fehlens der Wurzelhaare, das mit dem Vorhandensein einer Symbiose mit Mycorrhizenpilzen zusammenhängen dürfte, sondern wegen der Entstehungsweise der Adventivknospen. Sie werden nach den Beobachtungen von Rostowzew¹⁾ aus einem der jüngsten Segmente der Scheitelzelle unter gemeinsamem Wachstum des umliegenden Gewebes gebildet. Bei höheren Pflanzen entstehen Knospen aus den Wurzeln in ganz anderer Weise²⁾. Trotzdem werde ich auch bei *Ophioglossum* wegen Mangels an einem passenderen Ausdruck und der Kürze halber von einer Wurzel reden, aber stets mit diesem Vorbehalt.

Der Assimilationssproß von *Ophioglossum* wird in einem besonderen Abschnitt Behandlung finden.

Bei *Phylloglossum* liegen die Verhältnisse offenbar sehr ähnlich. Genauere Angaben kann ich jedoch aus den genannten Gründen nicht machen; auch glaube ich, daß bei dieser Pflanze einige Vorsicht geraten ist, weil sie durch Anpassung an ihren Standort modifiziert sein könnte.

Bei der Mehrzahl der anderen Lycopodiales können wir schon eher von Wurzeln reden. Wenn diese Wurzeln, je älter sie sind, um so mehr Hadromplatten enthalten, so bedeutet das natürlich die spätere, wohl durch den Bedarf regulierte Einschiebung solcher Platten, die durch den Bau der Leitbündel ermöglicht wird. Die Zellen, die hierzu das Material abgeben, sind freilich im voraus nicht zu erkennen; das erklärt sich aus der, wie wir gesehen haben, sehr geringen Spezialisierung der Zellen des Bündels. Nicht einmal eine bestimmte Stelle

¹⁾ Rostowzew, im genannten Referat von Famintzin.

²⁾ Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Referat in der Botan. Zeitung XLV. 1887.

im Bündel kommt diesem Bildungsgewebe zu, und daher sind die Platten unregelmäßig gelagert, bald verschmelzen sie miteinander, bald teilen sie sich wieder. Ich bemerke hierzu noch, daß die jungen Sproßteile von *Lycopodium* an Cambiform und Leptoparenchym (zwischen denen ein prinzipieller Unterschied wohl noch nicht sein wird) ungemein viel reicher sind als die ausgewachsenen, älteren Teile (Taf. II, Fig. 1—3). Wir hätten hier also ein sekundäres Dickenwachstum in bescheidenen Grenzen, und bei dieser Anordnung kann es auch nur ein sehr beschränktes sein.

Eine wichtige Fähigkeit fehlt den *Lycopodiales*, nämlich die neuen Leitbündelelemente in einem geschlossenen Kreise um ein Zentrum anzuordnen. Doch die ihnen nahestehenden *Lepidophyten* zeigen typisches Dickenwachstum durch Bildung neuer Kreise in der Peripherie.

Die Knickung der Platten in dem Wurzelbündel beweist eine Tendenz, die mechanischen wirksamen Teile in radiäre Anordnung zu bringen, deren Bedeutung ja bekannt ist und im folgenden noch Erwähnung finden wird. Bezüglich ihrer Zugfestigkeit läßt sich die Wurzel der *Lycopodiales* mit einem geflochtenen Strick vergleichen.

Dasselbe, was eben von der Wurzel gesagt worden ist, gilt natürlich auch in gewissem Sinne vom Assimilationssproß, den ich an dem Beispiele von *Lycopodium clavatum* besprechen möchte. Wir können hier im allgemeinen schon von Stamm und Blatt reden; wenn auch ihre Funktion noch nicht scharf geschieden ist, so ist doch das eine ein besonders für die Stoffleitung, das andere ein für die Assimilation bestimmtes Organ. Die aufrechten Teile des Stammes müssen nun für den Druck senkrecht zur Achse des Organes tragfähig gebaut sein, und dazu kommt bei ihnen die Nötigung, dem Seitendruck gegenüber biegungsfest oder genügend elastisch zu sein und in ähnlicher Art auch dem sich dabei gleichzeitig ergebenden drehenden Moment zu widerstehen. Die kriechenden Teile dagegen werden vorwiegend von ihrer Unterlage getragen und brauchen nur zugfest zu sein. In den dazwischen liegenden, von der vertikalen zur horizontalen Lage übergehenden Teilen müssen die Übergänge zu finden sein.

Biegnungs- und Druckfestigkeit wird bekanntermaßen durch Verlagerung der festen Elemente in die Peripherie eines Organes erzielt. Wir brauchen uns nur den radkreuzförmigen Querschnitt des aufrechten Teiles von *L. clavatum* zu betrachten, um auch hier dieses Bauprinzip wieder zu erkennen (Taf. II, Fig. 1). Die Schenkel des Kreuzes sind peripher stark verbreitert, und gerade hier liegen die engsten und festesten Elemente, die auch zuerst fertiggestellt werden. Im kriechenden Teile dagegen haben wir nur Platten gesehen, die sich vereinigen und verzweigen wie die in der Wurzel, und darum

auch ähnliche mechanische Funktionen haben. In der Krümmungszone zeigen sich allerlei merkwürdige Figuren; hier wird das Radkreuz allmählich aufgelöst in die Platten auf dem Wege V-förmiger Bildungen und gewellter Bänder unter Einschaltung von neuen Platten (Taf. II, Fig. 2). Im höheren Alter wird um das Bündel eine dicke Sklerenchym-schicht gebildet, die dann die mechanischen Aufgaben zum größten Teile übernehmen wird. Es sei jedoch ausdrücklich hervorgehoben, daß bei dem untersuchten Material diese Schicht noch nicht vorhanden war, wie auch aus den Figuren zu ersehen ist. In den aufrecht wachsenden Lycopodiales ist das Hadrom meist auch radkreuzförmig bis plattig, bei einzelnen Arten aber sind die Platten in unregelmäßige Einzelbündel aufgelöst, z. B. bei *L. cernuum* und *L. Hippuris* (Taf. II, Fig. 3)¹⁾. Doch gerade die letzteren Arten haben fleischig-dicke Achsen und neigen zum Überhängen. So genügt eine vom Standpunkt der Statik aus weniger ökonomische Verteilung der mechanischen Elemente. Eins aber kommt den Leitsträngen dieser ganzen Familie zu, die große Biegsamkeit, und sie wird dadurch erzielt, daß die verholzten Teile leicht gegeneinander verschieblich sind, wie die einzelnen Schnüre eines Strickes.

Der Assimilationsproß von *Selaginella Martensii*, an der wir auch Stamm und Blätter unterscheiden können, gewährt uns noch leichter einen Einblick in seine Konstruktion, weil in seinem Leitstrang nur ein Hadromteil vorhanden ist. Er hat, wie wir gesehen haben, in Zusammenhang mit der Dorsiventralität des Stammes elliptischen Querschnitt. Wie nun in einem radiär angeordnetem Hadrom, das druckfest sein soll, die festesten Elemente in die Peripherie verlegt werden, also in die vom Zentrum fernsten Punkte, so geschieht es auch bei *Selaginella*. An den vom Zentrum fernsten Punkten der Ellipse, den Enden der großen Achse, werden in der Tat die Tracheiden zuerst angelegt und am festesten gebaut (Taf. II, Fig. 4), die dazwischen gelegenen Partien werden später mit weitlumigen Hadrom-elementen ausgefüllt (Taf. II, Fig. 5). Mit dieser Konstruktion ist auch wieder große Biegsamkeit verbunden.

Wenn wir sehr häufig mehrere Leitstränge im Stamm der Selaginellaceen finden, beruht das bekanntlich auf der Eigentümlichkeit, daß die Verzweigung des Stammes im Inneren viel früher eintritt, als sie auch äußerlich durchgeführt wird. Ähnliches habe ich auch in einem noch nicht ausgewachsenen Sproß von *Lycopodium Hippuris* beobachten können.

Die Wurzelträger der Selaginellaceen hat man nach den bisher

¹⁾ Vgl. Pritzel in Eugler-Prantl, l. c. I, 4, S. 578 f.

üblichen Methoden nicht unterbringen können. Sie wurden als blattlose Sprosse, haubenlose Wurzeln und als Organe sui generis bezeichnet¹⁾. Wir haben keins von den dreien nötig, sondern können jetzt sagen: sie gehören zum Absorptionssproß. Dem scheint zu widersprechen, daß die Wurzelträger in beblätterte Sprosse übergehen können, und man sollte deswegen vielleicht auf Assimilationssprosse diagnostizieren. Aber die Entstehung von endogenen Wurzeln am Sproßscheitel ist mit der physiologischen Funktion der beiden Sproßsysteme nicht vereinbar, auch bei niederen Pflanzen nicht. Andererseits ist die Bildung von Blättern an einer Wurzel ebenso undenkbar. Doch die Blätter entstehen hier ja garnicht unmittelbar an einer echten Wurzel, sondern an einem metamorphosierten Teile des Absorptionssprosses, und diese beiden dürfen in keiner Weise gleichgesetzt werden. Wir haben in den Wurzelträgern ein Übergangsorgan vor uns, das Eigenschaften von zwei Sproßsystemen vereinigt, wie es wohl nur bei einer niederen Form vorkommen kann.

Der Bau des Leitbündels in den Wurzelträgern unterscheidet sich trotz des oberirdischen Wachstums von dem im Stamme wesentlich, zumal die Wurzelträger nicht druckfest zu sein brauchen, sondern hängend getragen werden und später die Pflanze am Boden festklammern sollen. Sie gleichen ungefähr Drahtseilen, zugfest und biegsam zugleich. Sie haben dagegen denselben Bau wie die Wurzeln, abgesehen von sehr geringen Unterschieden; denn es ist natürlich ein funktioneller Unterschied zwischen einem unter der Erde kriechenden Organ und einem, das die Verbindung zwischen Wurzel und Stamm herstellen soll. Der Leitstrang von Wurzelträger und Wurzel ist im allgemeinen zylindrisch mit zentrischer bis exzentrischer Lage des Hadroms. Die Verholzung beginnt in der Mitte, da es sich um zugfeste Organe handelt, im scharfen Gegensatz zu dem druck- und biegungsfesten Stamm²⁾. Es wäre sehr interessant zu ermitteln, wie die Leitbündel der in beblätterte Sprosse umgewandelten Wurzelträger gebaut sind, ob diese vielleicht denen des Stammes ähnlicher sind. Leider stand mir hierzu kein Material zur Verfügung.

Wie fügt sich nun das scheinbar so abweichend gebaute *Psilotum triquetrum* in das Bild ein, das ich zu entwerfen versuche? Wir müssen uns zum Verständnis seiner Bauart die Vegetationsverhältnisse und die mechanischen Aufgaben der einzelnen Teile von *Psilotum* vergegenwärtigen. Die unterirdischen Teile bilden ein wirres Knäuel in dem humösen Substrat. Sie wirken also festigend durch ihre

¹⁾ Goebel, l. c. Aufl. I, 1898, S. 437 und Aufl. II, 1913, S. 110.

²⁾ Vgl. de Bary, l. c. S. 379 f.

Gesamtmasse und dadurch, daß sie wagerecht vom oberirdischen Teil abzweigen. Auf Zugfestigkeit werden sie in ihrer Gesamtheit nicht stark, einzeln kaum merklich beansprucht, zumal die dünnen, rutenförmigen Assimilationssprosse weder dem Winde eine größere Angriffsfläche bieten, noch sonderlich schwer sind. Wenn man eine dünne Gerte nur wenig in den Boden steckt, so kann auch kräftiger Wind sie kaum umwerfen, weil sie ihm nur eine kleine Fläche darbietet und vermöge ihrer Biegsamkeit ausweichen kann. Befestigt man dagegen ein Blatt Papier an der Gerte, so belastet es diese ganz unwesentlich, aber schon ein geringes Anblasen bringt sie zu Falle, weil die Angriffsfläche ungleich größer ist, so daß auch die Elastizität nichts mehr helfen kann. Die kriechenden Absorptionssprosse von *Psilotum* bedürfen darum keiner wesentlichen Verstärkung ihres mechanischen Systems durch verholzte Hadromzellen. Der Assimilationsproß dagegen muß die eigene Last tragen, muß biegsam und in sich selbst zugfest sein, um nicht vom Winde geknickt zu werden. Die untersten Teile des Sprosses dicht über dem Boden scheinen nun gerade am wenigsten druckfest zu sein, denn von peripherer Anordnung der verholzten Hadromteile ist nicht die Rede, hingegen liegen die Tracheiden in einer unregelmäßigen Figur dicht um das Zentrum. Für die erforderliche Biegungsfestigkeit sorgt dagegen das umliegende Gewebe. In einem Kreise rings um den Strang sondern die Zellen eine harzartige, braune Masse ab, und diese wird an die Wände wie die Versteifungsleisten im Collenchym angelagert (Taf. II, Fig. 8). Beim Schneiden schon merkt man, wie fest der Sproß durch diese eigenartigen Wandverdickungen wird. Wir haben ferner gesehen, daß höher hinauf der Querschnitt der verholzten Hadromteile radiär, sternförmig ist, und zwar stoßen die Sternstrahlen in der Mitte selten, in den oberen Teilen nie mehr zusammen (Fig. 8, 9). Wir können also auch nach Analogie mit den Lycopodien von radiär gestellten Platten reden. Und damit wäre auch die Frage schon gelöst; denn *Psilotum* wird durch diese Anordnung der Platten noch viel elastischer sein als die Lycopodien, weil es nach allen Seiten hin gleichmäßig gebaut ist, und es wird zugleich hervorragend torsionsfähig. Druckfestigkeit ist aber in den Teilen mit radiärem Bau auch vorhanden; die Platten bilden einen Zylinder mit geschlitzten Wänden, doch können die einzelnen Teile nicht nach außen oder innen ausweichen, sonst wäre es mit der Tragfähigkeit allerdings schlecht bestellt. Daß der Sklerenchymstrang in der Mitte den Zug vor allem auf sich nimmt, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung. Es ist bekannt, daß z. B. Bast viel zugfester ist als Holz.

Ich möchte hier eine kurze Betrachtung über Bau und Zugfestig-

keit der Wurzeln bei höheren Pflanzen anfügen. Man sagt gewöhnlich, die Wurzel werde vorwiegend auf Zugfestigkeit beansprucht und werde diesen Anforderungen dadurch gerecht, daß sie ihre mechanischen Elemente in einen axilen Strang vereinigt führe. Doch dieser Strang selbst ist ja anfangs nicht geschlossen, sondern aus radiären Platten zusammengesetzt, und wird erst später durch sekundäre Bildungen wirklich zu einer funktionellen Einheit. Man darf eben nicht vergessen, daß die junge Wurzel in hohem Grade biegsam sein muß, da sie auf ihrem Wege im Erdboden Steine und andere Hindernisse durch scharfe Biegungen, manchmal wohl auch durch Torsionen, zu umgehen hat. Führt sie von Anfang an einen kompakten Kern mechanischer Elemente, so könnte sie das sicherlich nicht. Hat sie dann aber zur Arbeitsleistung ihre definitive Lage erreicht, dann bekommt sie einen Vollzylinder. Es ist nun auch zu verstehen, warum die Spitzen des Xylemsternes zuerst fertiggestellt werden und die festesten Elemente enthalten. Je weiter nämlich die festen Teile vom Zentrum des Zylinders entfernt sind, desto biegsamer und torsionsfähiger wird das Organ (vgl. Textfigur S. 130). Daß die zuletzt gebildeten, weithumigen Gefäße die Zugfestigkeit der Wurzel sehr wesentlich vergrößern, dürfte zu bezweifeln sein. Auch werden nicht allein in den Pflanzen mit Dickenwachstum, deren oberirdischer Teil also einen stets wachsenden Zug auf die Wurzeln ausübt, die Teile zwischen den Sternstrahlen mit mechanischem Gewebe ausgefüllt, sondern auch bei Pflanzen, die nur wenig oder garnicht in die Dicke wachsen, z. B. bei *Acorus calamus*. Erfolgt die Ausfüllung nicht, so genügen eben die Strahlen allein, und alles übrige wäre Materialverschwendung. Das zwischen die Strahlen gebettete Leptom aber genießt einen guten Schutz zwischen den Holzlamellen. Hat sich die Wurzel erst mit einer festen Rinde oder einem dicken Parenchymmantel umgeben, dann kann das Leptom unbeschadet nach der Peripherie verschoben werden. Durch solche Lagerung des Phloems wird auch eine bedeutende Raumsparnis erzielt, die in einem unter der Erde kriechenden Organ gewiß nicht zu unterschätzen ist.

Ich halte demnach die radiäre Ausbildung des Hadroms in der Wurzel für eine sekundäre Auflösung eines Vollzylinders, die in der Jugend aus Gründen der Zweckmäßigkeit erfolgt. In älteren Wurzeln dagegen wird der phylogenetisch ursprüngliche Vollzylinder wieder hergestellt. Desgleichen ist wohl auch die Verlagerung des Leptoms nur eine sekundäre Erscheinung. Bei der Besprechung des Stammes der höheren Pflanzen werde ich noch einmal darauf zurückkommen müssen.

Wenden wir uns nun dem Assimilationssproß von *Ophioglossum vulgatum* zu. Er ist gegliedert in einen oberirdischen und in einen

unterirdischen Teil, das Rhizom. Letzteres stellt ein echtes Stammorgan dar, und es scheint das Wort „Rhizom“ überhaupt unglücklich gewählt zu sein, denn es erweckt sofort den Gedanken an „Wurzel“, mit der es doch funktionell nichts zu tun hat. Ein Stamm bleibt doch immer ein Stamm, ob er nun über oder unter der Erde, aufrecht oder kriechend, lebt. Den oberirdischen Abschnitt möchte ich nicht ein „Blatt“ nennen, wie bisher geschehen ist, sondern einen Flachspieß. Ich tue das nicht, weil ich mit Janchen¹⁾ den Flachspieß von *Ophioglossum* mit einem abgeflachten Assimilationspöß einer *Lycopodiacee* gleichsetzte, sondern weil ich beide, Farnwedel und *Lycopodium*spieß, für wesensgleiche Organe halte. Sie scheinen uns nur so unähnlich, weil bei *Ophioglossum* die Dorsiventralität so scharf ausgeprägt ist, und es keine „Blätter“ hat wie *Lycopodium*.

Ein zweiter und nicht weniger triftiger Grund liegt für mich in der Entwicklung des Wedels aus dem Stamm. Der erste Spieß entsteht, wie Rostowzew richtig beobachtete, endogen in der Adventivknospe. Alle folgenden sollen exogen gebildet werden, und jeder soll nach seiner Auffassung von den Nebenblättern des vorausgehenden Sprosses eine schützende Kappe erhalten²⁾. Ob wir hier aber überhaupt von Nebenblättern sprechen dürfen, läßt sich anzweifeln, und es ist kaum statthaft, zur Bekräftigung Bildungen anzuführen, die sich bei weit höher gegliederten Pflanzen, z. B. bei *Liriodendron*, finden. Ob wir mit Bruchmann³⁾ die Kappe als eine Blattscheide des jeweilig vorausgehenden Sprosses auffassen dürfen, ist nicht weniger zweifelhaft. Jedenfalls hat bezüglich der Deutung noch keine Einigung erzielt werden können. Rückschlüsse von komplizierten Pflanzen auf einfache, vom Späteren auf das Frühere, wie Rostowzew sie macht, können sicherlich zu Irrtümern Anlaß geben. Wollen wir den Bau einer primitiven Pflanze verstehen, so dürfen wir zum Vergleich nur ihre Verwandten heranziehen, die ganze höhere Pflanzenwelt aber müssen wir uns als noch nicht entstanden denken.

Ich habe an ganz jungen Adventivknospen, bei denen der erste Spieß die Schutzhülle noch nicht durchbrochen hatte, beobachten können, daß auch der zweite Spieß endogen entstand. Es waren in diesen Knospen auch noch mehr Anlagen vorhanden, von denen zunächst nicht zu sagen ist, ob sie sich zu Sprossen oder Wurzeln entwickeln wollten, nur nach der Lage der Scheitelzelle in der Knospe nehme ich

1) Janchen, Mitteilungen d. naturwissenschaftl. Vereins a. d. Univ. Wien. IX. Jahrg., 1911.

2) Rostowzew im genannten Referat von Famintzin.

3) Bruchmann, Über die Prothallien und Keimpflanzen von *Ophioglossum vulgatum*. Botan. Ztg. 1904.

an, daß zwei von ihnen zu Sprossen bestimmt waren. Von einer Verbindung der einzelnen Anlagen unter einander durch Kanäle, wie sie in älteren Knospen vorhanden sind, war hier nichts zu finden. Ein circumscrippter Sproßscheidung konnte nicht beobachtet werden.

Das erscheint zunächst sehr eigenartig, aber ich habe die Adventivknospen mit dem Mikrotom zu lückenlosen Serien von einigen Hundert Schnitten zerlegt und tingiert, sodaß ich also den ganzen inneren Bau sozusagen plastisch vor mir sehen konnte, und ein Beobachtungsfehler ausgeschlossen ist.

Wie soll man nun diese Erscheinung auffassen? Sie kann eine ursprüngliche Eigenschaft sein, sie kann aber auch sekundär durch Anpassung erworben sein; denn *Ophioglossum* ist eine Weidepflanze, steckt tief im Boden und bedarf für seine Sproßanlagen eines wirkamen Schutzes. So wäre es denkbar, daß die Sproßbildung in das Innere verlegt worden ist. Aber wenn wir auch das letztere annehmen, so wäre es dennoch ein Beweis für den primitiven Charakter von *Ophioglossum*. Auch höhere Pflanzen sind in derselben Lage wie dieses Farn, aber sie haben andere Mittel zum Schutze der jungen Sprosse gefunden in Form von Niederblättern und ähnlichem. Bei *Ophioglossum* divergieren offenbar die beiden Sproßsysteme hinsichtlich der Spezialisierung noch nicht so weit, daß nicht der Assimilationsproß die Entwicklungsgeschichte des Absorptionssprosses sich zu eigen machen könnte. Doch auf diese Fragen komme ich noch zurück. Ich will zunächst einmal die Entwicklung eines Sprosses schildern, so wie ich sie beobachten konnte.

Inmitten des Grundgewebes der Adventivknospe wird an einer, bestimmter Anordnung nicht unterworfenen Stelle in den höheren Partien eine Zelle im Wachstum bedeutend gefördert und wird zur Scheitelzelle des neuen Organes. Durch ihre Teilungen entsteht ein Komplex kleiner, stark färbbarer Zellen, der mit dem Leitstrang durch einen Procambiumstrang in Verbindung steht; auch dieser hebt sich durch stärkere Tinktion von dem umliegenden Gewebe deutlich ab. Allmählich — es dauert nach Rostowzew einige Jahre — geht die Scheitelzelle in der Bildung neuer Zellen auf, und der entstandene Komplex nimmt Kegelgestalt an (Taf. I, Fig. 8 u. 9). Vor der nach oben gerichteten Spitze des Kegels werden die zunächst liegenden Zellen des Grundgewebes aufgelöst, um dem neuen Organ Platz zu schaffen. Man erkennt das deutlich an der unregelmäßigen Tinktion des Plasma sowie des Kernes, und häufig ragen dann ganz deformierte Zellen in den entstehenden Hohlraum hinein. In den etwas weiter entfernten Zellen aber treten Teilungen auf, die Schichten wachsen mit dem jungen Sproß und bilden um ihn eine schützende spitze Kappe. Diese ist also im vorliegenden Falle eine einheitliche Bildung

und kann nicht ohne weiteres als Verwachsungsprodukt der Nebenblätter oder als Blattscheide des ersten Sprosses gedeutet werden. Die Kappe kann häufig dem Wachstum des Sprosses nicht gleichen Schritt halten, denn dieser wächst auch in seinem Umfang, und so schnell kann die Umgebung durch Auflösung von Zellen, die ja auch nur bis zu einem gewissen Grade möglich ist, nicht folgen. Es entsteht dann eine Spannung im Gewebe, und die Kappe bekommt an der schwächsten Stelle einen Riß (Taf. I, Fig. 8 u. 9). Dieser kann natürlich bei fortgesetztem Wachstum des Sprosses bis in den Hohlraum des voraufgehenden durchbrechen. Ob der Riß mit dem in älteren Knospen von Sproß zu Sproß laufenden Kanal identisch ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen; möglich ist es immerhin. Vielleicht tritt auch eine Änderung der Bildungsweise ein, sobald sich erst ein bestimmter Sproßscheitel in der Adventivknospe differenziert hat. Es bleibt aber zu betonen, daß der in Rede stehende Sproß sich mitten im Grundgewebe bildete und mit der Außenwelt nicht in Verbindung stand. Darauf kommt es vor allen Dingen an.

An dem Sproßkegel tritt nun eine weitere Differenzierung ein. Er bekommt an der nach innen gelegenen Seite eine längs verlaufende Rille, und diese entwickelt sich später zur Oberseite des Flachsprosses. In der Tiefe der Rille liegt eine Längsreihe von Zellen — ihre Zahl ist nicht genau feststellbar, da sie je nach dem Stadium verschieden ist, — die, ähnlich wie zweiseitige Scheitelzellen nach rechts und links, sowie nach rückwärts Segmente abgeben. Die seitlich abgegliederten Zellen bilden die Wälle der Rille. Diese Zellen teilen sich wiederum, und so wird beim fortschreitenden Wachstum des Flachsprosses die Rille immer tiefer, während sich die Flügel spiralig über sie biegen (Taf. I, Fig. 3—5). Die ältesten Zellen, erkennbar an Größe und Tinktion, liegen in den äußeren Partien; sie bilden die Unterseite des Flachsprosses. Nach dem Stiel zu, dessen Streckung bekanntlich erst zuletzt erfolgt, wird die Rille wieder seichter. Hier geht das Organ in einen kompakten zylindrischen Körper über. Schon von der ganz jungen Anlage ab ist im Inneren des Sprosses der später sich verzweigende Procambiumstrang erkennbar (Taf. I, Fig. 8). Auf einem ungefärbten Freihandschnitt ist er allerdings kaum zu sehen, denn seine Zellen sind nur ein wenig mehr in die Länge gestreckt als die anderen. Auf mit Fuchsin tingierten Präparaten aber hebt er sich tief rot gefärbt im Längsschnitt als Band, im Querschnitt als Scheibe ab.

Mag man nun sagen: der Wedel von *Ophioglossum* entsteht endogen, oder: die Bildung des ursprünglich exogenen Wedels ist sekundär ins Innere verlegt worden, an der Tatsache, daß mindestens ein Wedel, im vorliegenden Falle zwei oder gar mehrere, aus der Adventivknospe endogen hervorgehen, wird dadurch nichts geändert.

Gleichzeitig ergibt sich aber, daß das sogenannte Blatt von *Ophioglossum* kein Blatt sein kann. Um nun biesem Gebilde, das ich vorläufig als Flachsproß bezeichnet habe, näher zu kommen, müssen wir die Definitionen von Blatt und Sproß revidieren.

Ein Blatt ist eine sekundäre Bildung zur Vergrößerung der assimilierenden Fläche des Sprosses, und diesem nicht wesensgleich; es ist seiner Entwicklungsgeschichte nach eine Wucherung der äußeren Gewebspartien und muß darum stets exogen sein. An sich bedarf das Blatt weder eigener Leitstränge noch des Anschlusses an das Leitsystem des Sprosses; erst bei entsprechender Größenzunahme und Leistungsfähigkeit wird beides zur Notwendigkeit. Dem gegenüber steht die Erweiterung des Pflanzenkörpers auf primärem Wege durch dem Sproß wesensgleiche Bildungen, also eine Verzweigung oder eine Entwicklung neuer Sprosse, mögen sie nun beblättert oder blattlos sein. Mit einer solchen Bildung haben wir es bei *Ophioglossum* zu tun. Ein oberirdischer Sproß trägt von vornherein die Aufgabe der Assimilation in sich. Da nun der *Ophioglossum*sproß nicht die Fähigkeit hat, seine Oberfläche zwecks besserer Lichtausnützung durch Blätter zu vergrößern, so flacht er sich ab, und deshalb gebührt ihm auch der Name Flachsproß.

Damit scheint wieder die endogene Entstehung nicht übereinzustimmen, denn Flachsprosse bilden sich allgemein exogen. Wir dürfen jedoch nicht vergessen, daß sie bei höheren Pflanzen sekundäre Bildungen sind, die im Zusammenhang mit einer Reduktion der Blattflächen entstehen. Davon ist bei *Ophioglossum* nicht die Rede; hier ist der Flachsproß etwas ursprüngliches. Es ist ja im Prinzip ganz gleichgültig, ob ein Sproß (im Sinne unserer Definition) endogen oder exogen entsteht. Entscheidend dafür dürfte sein, wo das Seitenglied am leichtesten mit dem Leitsystem des Traggliedes in Verbindung gesetzt werden kann. Das wird bei Wurzeln mit ihren axilen Leitbündeln mehr in der Tiefe der Fall sein, als bei Sprossen, die ihre Bündel der Peripherie genähert führen. Doch lassen sich auch Ausnahmen von dieser, wohl erst durch die Praxis fixierten Regel denken, und dann versagen unsere enggefaßten Definitionen wie bei den exogenen Wurzelträgern der Selaginellen¹⁾.

Nun wäre der Stamm von *Ophioglossum vulgatum*, das sogenannte Rhizom, zu besprechen. Es ist nicht ein einheitliches Organ, sondern ein Verwachsungsprodukt, gebildet aus den einzelnen Flachsprossen und der zu jedem gehörigen Wurzel. Das ist sehr leicht zu erkennen. Holle²⁾ hat beobachtet, daß zu jedem Flachsproß im Prinzip eine

¹⁾ Vgl. Goebel, l. c. Aufl. 2, 1913, S. 70.

²⁾ Holle, Über Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane von *Ophioglossum*. Botan. Ztg. 1875.

Wurzel gehört, und auf das Bauprinzip kommt es eigentlich nur an. Daß die Pflanze sich sklavisch daran binde und keine Abweichungen ihr gestattet seien, können wir nicht verlangen. Von der Keimpflanze an können wir diesen Bau bei *Ophioglossum* verfolgen. Dem ersten Flachsproß des Keimlings entspricht die erste Wurzel; entsteht dann der zweite, so folgt auch die zweite Wurzel, und so geht es fort. Jede folgende Anlage steht mit der voraufgehenden durch einen Leitstrang in Verbindung, und das ist auch durchaus notwendig, denn wie sollten sonst den jungen Sprossen, die sich noch nicht selbst ernähren können, die nötigen Baustoffe zugeleitet werden. Auf diese Weise entsteht jene bekannte netzförmige Anordnung der Leitstränge. Das Stück, in dem sich die Sprosse zum gemeinsamen Stammkörper verbinden, ist jedesmal recht kurz; die neuen Wurzeln zweigen zwischen und über den Ansatzstellen der alten Flachspresse ab. Jeder Flachsproß bildet mit seiner Wurzel eine Einheit, oder wenn ich so sagen darf, eine Pflanze für sich, und sie vereinigen sich zu dem Stamme, der mithin einen Verband von Einzelsprossen darstellt.

Bei einer Adventivknospe — und die Mehrzahl der zutage tretenden Flachspresse entstammen Adventivknospen — ist nur der Beginn der Stammbildung anders, später ist kein Unterschied mehr. Das verholzte Gewebe bildet hier in seinen untersten Teilen einen Körper in Form eines umgekehrten Hohlkegels, der mit der Spitze auf dem Holzteil der Wurzel aufsitzt und sich nach oben in einzelne Stränge auflöst. Dem Kegel liegt außen das Leptom an, sein Inneres ist mit Grundgewebe erfüllt. Der Kegelmantel ist vollkommen geschlossen, wie Holle und Hofmeister beschrieben haben¹⁾, und zwar schon in ganz jungen Knospen, deren erstes Blatt sich noch nicht vollständig entwickelt hatte und deren Hadrom noch nicht verholzt war (Taf. I, Fig. 6 u. 7). Rostowzew²⁾ behauptet zwar, daß die Tracheiden nie einen geschlossenen Ring bilden; er hat wahrscheinlich nicht nahe genug an der Stammwurzel der Knospe geschnitten und darum nur Querschnitte erhalten, auf denen der Ring bereits aufgelöst war. Ich gebe zu, daß sich im Ring manchmal auch eine unverholzte Zelle befinden kann.

Die Adventivknospenbildung wird wohl eine erworbene Eigenschaft von *Ophioglossum* sein, denn die eigentliche Fortpflanzung ist doch die auf generativem Wege, während die vegetative Verbreitung nur ein Hilfsmittel darstellt. Wenn wir deshalb die Stammbildung im Typus studieren wollen, müssen wir von der Keimpflanze ausgehen.

¹⁾ Holle, l. c., Hofmeister, Über die Ophioglosseen. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss. II, 1852.

²⁾ Rostowzew im genannten Referat.

Wenn ich nun noch einmal kurz zusammenfassen darf, so können wir sagen, daß es für den Bau der Leitstränge keine bestimmten Normen gibt. Es bestehen viele Bauprinzipien mit mancherlei Variationen; sie sind für eine Pflanzenart ausreichend hinsichtlich ihrer Vegetationsverhältnisse und werden darum in dieser einen Art typisch und immer stärker ausgeprägt. Das sind Arten, die feinste Spezialisierung ihrer Organe erhalten und eine feste, unveränderliche Form annehmen. Ihnen gegenüber aber gibt es sehr wenige, die anfänglich nur Variationen darstellen, die jedoch entwicklungsfähig sind und in denen die Möglichkeit für eine Umgestaltung des ganzen Pflanzenkörpers gegeben ist.

Was ich anstrebe, wird nun vor der Hand noch nicht durchweg klar sein. Denn ich habe bisher nur die alten Vorstellungen, die wir an der Hand des üblichen Schemas gewonnen hatten, als unhaltbar zu charakterisieren versucht. Nunmehr gilt es ein neues Bild zu entwerfen, und dazu soll der folgende Abschnitt beitragen.

Wir kommen zu der Frage, wie das Vorangegangene für die Stammesgeschichte zu verwerten ist. Ich gehe bei der Beantwortung von der Phylogenie der leitenden und stützenden Elemente aus; denn ohne eine ausreichende Fortbildung dieser Teile kann auch keine Weiterentwicklung der Landpflanzen erfolgen, gleichgültig, ob es sich nur um eine Vergrößerung oder auch um eine Ausgestaltung ihres ganzen Körpers handelt.

Die Gesamtheit der leitenden Elemente wollen wir wegen ihrer doppelten Funktion eine Leitsäule nennen. Dieser Ausdruck scheint zunächst mit der Stele ganz übereinzustimmen. Der Unterschied liegt darin, daß in die Stele auch die Scheiden der leitenden Teile eingerechnet sind; diese lassen wir dagegen unberücksichtigt, weil sie eine sekundäre Bildung darstellen, die zum Schutze des primären Hadroms und Leptoms erst geschaffen wurde, woher wohl auch ihre verschiedene Ausbildung in den einzelnen Gruppen stammt. Wenn wir aber irgendwo innere Zusammenhänge feststellen wollen, so müssen wir von dem ausgehen, was zuerst da war, und das ist in unserem Falle Hadrom und Leptom, die Leitsäule. Freilich ist auch die Stützung erst sekundär auf das Hadrom übergegangen — es sei auf die besprochenen Verhältnisse bei den Moosen verwiesen — es handelt sich hier aber um eine notwendige Folge des Baues, insofern als die ursprüngliche Funktion des Hadrom schon Wandaussteifungen unerläßlich machte, die, einmal vorhanden, auch zur Übernahme der Stützfunktion geeignet waren. Eine Scheide dagegen ist wohl sehr nützlich, aber nicht unbedingt notwendig.

Sind wir uns über den Begriff der Leitsäule klar geworden, dann fällt uns sofort ein grundlegender Unterschied im Stammbau der ein-

zelen Pteridophyten-Gruppen auf: die Lycopodiaceen haben im Stamm nur eine Leitsäule, Ophioglossum dagegen viele. Bei den Lycopodiaceen und ihren Verwandten zieht sich ein einziger leitender Strang von der äußersten Wurzelspitze bis zum Sproßscheidung, wenn er auch während dieses Laufes mannigfache Ausbildung erhält. Er macht alle Verzweigungen mit, bleibt aber dabei stets eine Einheit, die dem Strang im unverzweigten Körper wesensgleich ist. Ganz anders verhält sich Ophioglossum. In den Wurzeln ist nur ein Strang vorhanden, im Stamm eine Vielzahl und in den unteren Teilen der Flachsprosse wieder nur einer; das heißt: der Stamm ist ein zusammengesetztes Gebilde, die Sprosse vereinigen sich auf eine Strecke, um dann wieder selbständig zu werden. Der Stamm ist hier eine Vielheit von Leitsäulen, und das Leitsystem der Sprosse ist nach der Abzweigung dem des Stammes nicht wesensgleich. Im Flachsproß selbst findet wiederum eine Teilung der Leitsäule statt, der der Sproß äußerlich im Gegensatz zu den Lycopodiaceen nicht folgt, und die Verzweigung muß infolge der Abflachung eintreten, damit die Stoffzufuhr und Ableitung in ausreichender Weise vor sich gehen kann. Aber jedesmal ist die verzweigte Leitsäule der unverzweigten wesensgleich, es sind lauter gleichwertige Einheiten, nicht Teile einer Einheit oder Einzelstücke einer Vielheit.

Ophioglossum besitzt nicht die Fähigkeit einer direkten Stammbildung, wie Lycopodium sie hat, es baut seinen Stamm aus einzelnen Sproßstücken auf. Und wie Ophioglossum verhalten sich die Filicales insgesamt mit nur wenigen Ausnahmen. Es ist längst ausgesprochen worden, daß die Farne polystelisch sind, also viele Leitsäulen haben, aber sie sind es nicht darum, weil sich eine Leitsäule verzweigt hätte, sondern weil sich viele Sprosse mit ursprünglich je einer Leitsäule zu einem äußerlich einheitlichen Stamme vereinigt haben. Darauf werden wir an späterer Stelle noch näher eingehen müssen.

Wo ist nun die Verbindung zwischen den Farnen und den Lycopodiaceen? Es lohnt sich wohl, auf diese Frage einmal einzugehen. Sind die einen von den anderen irgendwie abzuleiten? Direkt freilich nicht. Ich glaube aber, daß uns der Protokorm der Lycopodiales in dieser Schwierigkeit helfen kann. Es ist nicht das erste Mal, daß er zur Verknüpfung der genannten Arten herangezogen wird, schon Treub¹⁾ hat es versucht. Er ist aber nicht durchgedrungen, sondern Goebel und Lotsy²⁾ haben versucht, diese Ansicht endgültig zu widerlegen, indem sie den Protokorm für ein sekundär durch An-

1) Vgl. Goebel, l. c. Anfl. 1, S. 439, u. Lotsy, l. c. II, S. 428.

2) Goebel, l. c. Anfl. 2, S. 332, u. Lotsy, l. c.

passung erworbenes Organ erklären. Ich bin zwar auch der Meinung, daß Anpassung den Protokorm schon umgestaltet hat, wie wir etwas Ursprüngliches vielleicht nirgends mehr besitzen, und ich habe das bei *Phylloglossum* schon selbst betont. Seine Knölchenbildung ist hier vor allen Dingen zu nennen, wenn ich mich auch nicht mit deren Vergleich mit den Knollen mancher Orchideen einverstanden erklären kann, der bei einigen Autoren zu finden ist¹⁾. Es gilt hier dasselbe, was ich über den Vergleich der Knospenhüllen von *Liriodendron* mit denen von *Ophioglossum* gesagt habe. Ein Nachweis der Anpassung für den Protokorm von *Lycopodium cernuum* ist auch nicht erbracht worden. Man kann im Protokorm sehr wohl ein primäres Gebilde sehen, aus dem durch bestimmte Entwicklung einzelner Teile einerseits die *Lycopodiales*, andererseits die *Filicales* hervorgegangen sein können. Und das können wir uns folgendermaßen vorstellen.

Der normale Vegetationskörper von *Phylloglossum* besteht nur aus dem Protokorm — die Knölchenbildung lassen wir als Anpassung ganz fort. Erst wenn die Pflanze zur Fortpflanzung reif ist, wird ein Sporenträger gebildet, der die Sporenkapseln und einige Blättchen trägt. Daß die Blättchen nicht als Sporophylle aufgefaßt werden müssen, ist längst nachgewiesen²⁾. Es sind reine Assimilationsorgane. Der Sporenträger ist einem *Lycopodium*-Pflänzchen sehr ähnlich, er ist gewissermaßen ein primitiver *Lycopodiums*proß. Wir brauchen uns nur den Protokorm fort zu denken, den Sporenträger sich dichotomisch verzweigen und noch mehr Blättchen treiben zu lassen, entsprechend der fortgefallenen Tätigkeit der Protophylle, um eine vollständige *Lycopodiacee* vor uns zu haben. Und dieser Vorgang ist nicht allein auf unsere Phantasie beschränkt, er ist tatsächlich vorhanden bei *Lycopodium cernuum*. Hier besteht der Protokorm nur in der Jugend. Aus ihm entwickelt sich der anfangs sehr einfache und wenig-blättrige *Lycopodiums*proß, und indem er größer wird und die Assimilation selbst übernimmt, verschwindet der Protokorm. Bei anderen *Lycopodiales* kommt er gar nicht mehr zur Entwicklung, weil die Pflanze, der ursprüngliche Sporenträger, selbständig genug geworden ist, um ihm entbehren zu können.

Wir hätten hier also eine geschlossene Reihe. Die erste Stufe nimmt *Phylloglossum* ein mit dauerndem Protokorm und Ansatz zur Selbständigkeit beim Sporenträger, ausgeprägt durch dessen wenige Blättchen. Auf der zweiten Stufe stehen die Formen, bei denen der Protokorm im Schwinden begriffen ist und nur in der Jugend noch den bereits selbständigen *Lycopodiums*proß ernährt. Die dritte Stufe

¹⁾ Goebel, l. c., u. Mettenius, *Botan. Ztg.* 1867, S. 97 ff.

²⁾ Lotsy, l. c. II, S. 414.

endlich nehmen die protokormlosen Lycopodiales ein, die infolge höchster Organisation des Protokorms nicht mehr bedürfen.

Diese Reihe ist ganz zwanglos. Für die Fortpflanzung zu sorgen, also im vorliegenden Falle Sporen zu bilden, ist die Aufgabe der Pflanze. Wenn nun ein bestimmter Teil von ihr für diesen Zweck besonders ausgestaltet wird, und wenn dieser so beschaffen ist, daß durch seine weitere Entwicklung die Pflanze Vorteil für die Fortpflanzung hat, so braucht schließlich nur noch der sporentragende Sproßteil zur Ausbildung zu gelangen und alles übrige kann fortfallen. Analoges Fällen, in denen überflüssig gewordene Glieder unterdrückt werden, begegnen wir häufig im Pflanzenreiche.

Nun lassen wir einmal die Bildung eines besonderen Sporenträgers am Protokorm unterbleiben. Das können wir ruhig tun, denn zwingende Gründe für die Entwicklung eines solchen sind nicht vorhanden. Dann bleibt den Assimilationssprossen des Protokorm — denn auch er steht noch auf viel zu niedriger Stufe, um echte Blätter zu haben — nichts weiter übrig, als selbst die Sporen zu bilden; und damit hätten wir schon ein primitives Farn.

Daraus würde nun folgen, daß die Wedel der Farne alle Flachsprosse seien. Und ich bin wirklich dieser Meinung; ich halte einen Flachsproß der Farne dem beblätterten Sproß der Lycopodiaceen für wesensgleich. Die ganzen Vegetationserscheinungen der Farnpflanzen lassen sich von dieser Auffassung aus viel leichter und ungezwungener erklären. Es sei nur erinnert an die mit dauerndem Wachstum begabten „Blätter“ von *Lygodium*, an die Knospenbildung an Farnblättern¹⁾, wie auch daran, daß bei einigen Formen der Wurzelscheitel direkt in einen Sproßscheitel übergeführt werden kann²⁾. Wucherungen der Oberfläche entsprechend den Blättchen der Lycopodiales besitzen die Farne aber auch, nur haben sie niemals die Assimilation übernommen; es sind die Schüppchen, die fast bei allen Farnen zu finden sind.

Von unserer hypothetischen primitiven Farnpflanze gehen wir jetzt weiter. Der Typus, bei dem der Flachsproß zugleich assimiliert und Sporen trägt, ist vorherrschend geblieben. Eine Modifikation erhielt der anfangs einfache, lanzettliche Flachsproß dadurch, daß er sich in einzelne Abschnitte teilte, wie z. B. bei *Botrychium*, oder daß er sich verzweigte und zwar zunächst dichotomisch, ähnlich wie die Lycopodiales. Mit der Verzweigung aber war gleichzeitig eine wahrscheinlich zweckmäßige Arbeitsteilung gegeben, indem der eine Teil des Flachsprozesses die Assimilation, der andere die Sporenproduktion übernahm. So

¹⁾ Lotsy, l. c. II, S. 610, u. Goebel, l. c. Anfl. 2, S. 118 u. 85.

²⁾ Sadebeck in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 63.

finden wir es in ziemlich einfacher Weise bei *Ophioglossum* und *Botrychium*; bei höheren Formen werden dann die Verhältnisse komplizierter und weniger klar. Bei ihnen werden nämlich viele Flachsprosse zur Assimilation gleichzeitig gebildet, sodaß einer in der Sporenbildung ganz aufgehen kann, und die dichotomische Verzweigung wird außerdem allmählich ganz verwischt¹⁾.

Es soll natürlich mit dem Vorausgegangenen nicht gesagt sein, *Phylloglossum* sei der Ursprung der ganzen höheren Pflanzenwelt, sondern irgend eine *Lycopodiophytenart* mit ähnlichen, vielleicht noch primitiveren Eigenschaften. Erhalten ist sie uns jedenfalls nicht. Bewußt bin ich mir immer, daß ich den bestehenden Hypothesen nur eine hinzugefügt habe, aber solange die Stammesgeschichte nicht einwandfrei festgestellt ist, bildet jeder neue, annehmbare Erklärungsversuch neben den alten einen Weg zur Erkenntnis.

Ich möchte nun im folgenden der Einfachheit und des besseren Verständnisses halber die ganze Reihe der von den Farnen abstammenden Pflanzen, die *Pteridognaten* und die auf die *Lycopodiales* sich gründenden, die *Lycopodiognaten*, nennen.

Wir wenden uns zuerst den *Pteridognaten* zu und beginnen bei den *Filicales*. Es sei mir jedoch erlaubt, hier und da einmal vergleichsweise *Lycopodiaceen* und ihre Verwandten anzuführen; das Verständnis wird dadurch bedeutend erleichtert.

Die Farne haben, wie gesagt, nicht die Fähigkeit, ihre Flachsprosse so auszugestalten, daß sie für sich allein größere Dimensionen annehmen, wie etwa die *Lepidophyten*, auch wenn sie bereits Dickenwachstum besitzen. Der Grund dafür ist in folgendem zu suchen. Die *Lycopodiophyten* haben durch die Entwicklung der kleinen Schuppenblätter ein neues Mittel zur Vergrößerung der Oberfläche gefunden. Die Blätter übernehmen die Assimilation, der Sproß die Stützung. Er wird durch die Blätter mechanisch nicht übermäßig in Anspruch genommen, zumal die Belastung allseitig ziemlich gleichmäßig ist, und so können mit diesem Bauprinzip größere Höhen ohne Gefahr erreicht werden. Die Farne dagegen können ihren Flachsproß immer nur in einer Ebene vergrößern. Zwar findet bei ihnen auch eine Gliederung in speziell assimilierende und stützende Teile statt, aber immer bewahrt das Organ seine Flächengestalt. Die Ausbreitung in diesem Sinne ist zwar durchaus möglich, — und es gibt sehr ansehnliche Farnwedel — aber sie hat ihre Grenzen; ein freistehender Wedel von mehreren Metern Länge und Breite ist unmöglich. Auch wenn wir ihm alle Hilfsmittel der Statik zubilligen, er würde beim

¹⁾ Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie, S. 99 ff.

ersten starken Winde, beim ersten heftigen Regenfall schweren Schaden erleiden. Man sieht, daß jedes Bauprinzip und jedes Material nur innerhalb gewisser Grenzen verwendbar ist.

Die Farne mußten also, um bei der Höhenkonkurrenz von ihren Mitgewächsen nicht überflügelt und unterdrückt zu werden, einen anderen Weg zum Höhenwachstum einschlagen. Und diesen haben sie gefunden in der Stammbildung aus Elementen der Flachsprosse nach dem Prinzip, das wir bei *Ophioglossum* in seinen Anfängen beobachtet haben. Allerdings nicht ohne Ausnahme; es gibt eine kleine Anzahl, die den Flachsproß nach dem Lycopodien-Typus vergrößert haben. Es sind die Farne, in deren Stamm nur eine Leitsäule zu finden ist. Aber wir müssen hier mit Vorsicht vorgehen, bedeutet es doch einen großen Unterschied, ob die Leitsäule primär einheitlich ist, oder ob sie ein Verschmelzungsprodukt von vielen Einzelsäulen darstellt. Die Farne mit nur einer Leitsäule haben sich nicht entwicklungsfähig erwiesen; sie sind sämtlich kleine Formen, die sich niemals zu Baumhöhe erheben. Der *Ophioglossum*-Typus ist herrschend geworden, von ihm aus kommen wir auch hinsichtlich der Phylogenese weiter.

Solange die Farne noch kein dauerndes Dickenwachstum besaßen, war es gleichgültig, ob das Hadrom zentrisch oder exzentrisch lag. An *Ophioglossum* haben wir gesehen, daß die eine Bauart in die andere übergehen kann. Die Leitsäule mit zentrischem Hadrom ist allerdings sehr bevorzugt worden. Den Grund dafür vermag ich nicht anzugeben, weil ich mich nicht näher mit der Lösung dieser Frage beschäftigt habe, denn ich glaube, daß daraus keine wesentliche Förderung für die Stammesgeschichte zu erwarten ist. Etwas anderes aber ist weit wichtiger. Schon bei *Ophioglossum* beginnt die Leitsäule sich zu teilen in den sich abflachenden Teilen des Sprosses. Bei größeren Formen nun geht die Spaltung viel tiefer herab, so daß schließlich die ursprüngliche Einzahl der Leitsäule gar nicht mehr in Erscheinung tritt. Es mag wohl praktischer so gewesen sein. Die Natur arbeitet überhaupt nach dem Prinzip, daß bei einer Vergrößerung des Pflanzenkörpers die leitenden Elemente nicht entsprechend größer und weiter werden, sondern nur bis zu einer gewissen Grenze, dann werden neue, kleine Elemente gebildet. Aber gleichviel, ob im Flachsproß eine einheitliche oder eine geteilte Leitsäule vorliegt, der Stammbau wird dadurch nicht beeinflusst. Mag er als Rhizom mit entsprechenden Sondereigenschaften unter der Erde kriechen oder sich frei in die Luft erheben, immer setzt er sich zusammen aus Sproßstücken, erkenntlich an den Ansatzstellen der Flachsprosse, den „Blattbasen“.

Die Länge des Stückes, für das sich die Sprosse vereinigen, kann

sehr schwankend sein, je nach der Art. Bei *Ophioglossum* z. B. ist es sehr kurz, bei einigen Baumfarne recht lang. Und wenn ein höherer Stamm entstehen sollte, mußte es auch so sein, daß nämlich Wurzelbildung vorzugsweise an das untere, die Entwicklung der Flachsprosse an das obere Stammende gebunden wurde, daß also bestimmte Bildungspole entstanden. Dadurch wird der anfänglich lose Zusammenhang der Sprosse immer fester und der Stamm immer einheitlicher. Hier ließen sich viele Beispiele anführen. Die unter der Erde wagerecht kriechenden Stämme brauchen auch längere Vereinigungsstücke, denn, säßen die Flachsprosse zu dicht beieinander, so würden sie sich gegenseitig stören. Man kann sich das leicht vorstellen, indem man sich ein ursprünglich aufrechtes Farn denkt, aber mit wagerechtem Stamm und lotrechten Wedeln. Ferner wird in solchen Fällen der Stamm meist dorsiventral, die Wedel rücken an die Seiten und entwickeln sich abwechselnd rechts und links.

Ein großer Mangel macht sich an einem sonst noch so vollkommenen Baumfarn doch sehr nachteilig geltend, das ist das Fehlen eines dauernden Dickenwachstums. Das wenig standhafte Grundgewebe fault aus, die Leitsäulen stehen nun in einem hohlen Raum als Maschenwerk, sie werden trotz der Schutzschicht doch endlich von der Fäulnis erreicht und auch ohne das mit der Zeit zur Leitung unbrauchbar. Da helfen sich denn die Baumfarne zum Teil so, daß an den Wedelbasen neue Wurzeln entstehen und an der Außenseite des Stammes herab zu Boden wachsen. Aber auch das ist nur ein Notbehelf, einmal tritt doch der Zeitpunkt ein, wo der stützende Stamm nicht mehr aushält, dann bricht das Baumfarn in sich zusammen und ist verloren.

Ihnen gegenüber haben andere Farne in dem dauernden Dickenwachstum eine sehr vorteilhafte Erfindung gemacht und sind damit die Stammeltern neuer Pflanzenarten geworden. Dickenwachstum für sich allein ist gar nichts so ungewöhnliches; wir haben in den Leitsäulen vieler Pflanzen, z. B. bei *Ophioglossum*, ein Meristem, das einerseits Leptom, andererseits Hadrom bildet. Aber der Vorgang dauert nur eine kurze Zeit, bis alle Meristemzellen sich spezialisiert haben. Der große Fortschritt liegt darin, daß das Meristem nicht erschöpft wird, daß fortgesetzt auch neue Meristemzellen entstehen, die sich während des ganzen Lebens der Pflanze in Elemente der Leitsäule umbilden.

Die um die Leitsäulen verlaufenden Scheiden müssen nun aber bis zu einem bestimmten Maße fortfallen, und so geht das geschlossene Gefäßbündel des Schemas in ein offenes über.

Das dauernde Dickenwachstum wird natürlich nicht plötzlich eingetreten sein, sondern die Tätigkeit der Meristemzellen wird bei der

einen Form kürzere, bei der anderen längere Zeit angehalten haben, bis es einmal für die ganze Dauer der Lebenszeit nicht mehr aufhörte. Man sollte einmal fossile Farne daraufhin untersuchen, soweit das möglich ist.

Bei dauerndem Dickenwachstum fällt es nun schon mehr ins Gewicht, ob wir es mit Leitbündeln mit zentrischem oder mit exzentrischem Hadrom zu tun haben. Von beiden Typen aus ist die Entwicklung weiter gegangen, und es zeigt sich das Bestreben, das Maschenwerk aus Einzelsäulen in einen festen Stammkörper umzuwandeln. Wie die Anlagerung neuer Elemente bei den zwei Bautypen erfolgt, ist ohne weiteres klar und an sich ziemlich belanglos, aber der Erfolg ist für den Stammbau ein wesentlich verschiedener. Die Formen mit exzentrischem Hadrom hatten es viel leichter, sich eine solide Stütze zu verschaffen; die anderen konnten nur auf Umwegen zum gleichen Ziel gelangen.

Wenn in einem Stamme die peripher in einem unterbrochenen Ring angeordneten Leitsäulen, deren Hadromteile sämtlich nach der Stamm-Mitte zu orientieren sind, anhaltend wachsen, so dauert es gar nicht lange, bis die Leitsäulen sich seitlich berühren und nur einen schmalen Streifen von Grundgewebe zwischen sich lassen. Denn die Umwandlung des Meristems erfolgt nicht lediglich auf der von Anfang an vorhandenen Basis — dann würde sie ja nur auf sehr kurze Kreisabschnitte beschränkt bleiben — sondern das Meristem nimmt auch seitlich an Ausdehnung zu und es tritt sogar in manchen Fällen eine Auffaserung der Zellreihen des Hadroms ein. Dieser Typus wird ungefähr von Lyginodendron vertreten. Wir finden hier schon einen der Einheitlichkeit sich stark nähernden Stamm und zugleich kommen wir auch in die Reihe der Pflanzen, die den Übergang von den Filices zu den Cycadeen bilden.

Bei den Formen mit konzentrisch gebauter Leitsäule tritt nun gleichfalls dauerndes Dickenwachstum ein nach außen, zugleich aber auch nach innen, und das ist dem Stammbau natürlich durchaus nicht förderlich. Doch auch diese Pflanzen gelangen ans Ziel, indem die Leitsäulen zunächst seitlich teilweise verschmelzen und dann das nach innen wachsende Meristem allmählich unterdrückt wird. Von diesem Typus sind uns fast alle Übergänge erhalten geblieben. Potonié hat diese Farnpflanzen eingehend auf die erwähnten Erscheinungen hin behandelt¹⁾.

Das Endresultat ist in beiden Fällen das gleiche, ein fester Holzring mit mehr oder weniger schmalen Markstrahlen zwischen den Zellreihen. Es ist ganz unmöglich, die ursprünglichen Leitsäulen noch

¹⁾ Potonié in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 781 ff.

wiederzuerkennen. So finden wir die Verhältnisse bei den Cycadaceen. Auf die polyxylen Formen unter ihnen brauche ich nicht weiter einzugehen, sie haben durch Potonié Erklärung gefunden¹⁾.

Waren um die ursprünglich getrennten Leitsäulen Scheiden vorhanden, so sind sie, wie erwähnt, durch das Einsetzen des Dickenwachstums zum Teil aufgelöst worden. Wenn die Leitsäulen miteinander verschmolzen, dann mußten die nach außen gelegenen Scheidenstücke dasselbe tun, wenn sie noch weiter ausreichend schützend wirken sollten. Stücke, die in das Stamminnere gerieten, waren hier natürlich unnötig und sind darum verschwunden. So ist die Entstehung des Perizykels bei den höheren Pteridognaten zu denken, falls er überhaupt vorhanden ist. Großen Wert messe ich diesen Bildungen aus den an früherer Stelle genannten Gründen nicht bei.

Eigenartig ist das Auftreten von Adventivleitsträngen im Grundgewebeskörper bei vielen Pteridognaten. Sie kommen bei den Filices in geringer Zahl vor, nehmen zu bei den Cycadofilices und sind bei den Cycadales in großer Menge vorhanden. Ob es sich um vollkommene Neubildungen oder nur um abgefaserete Stücke der Leitsäulen handelt, ist vorderhand noch nicht zu entscheiden. Das wird auch mit Schwierigkeiten verknüpft sein, denn selbst wenn es Neubildungen sind, müssen die Stränge doch immer mit den Leitsäulen in Verbindung stehen. Wie dem aber auch sei, die Tatsache bleibt bestehen, daß die Adventivstränge an der Stoffleitung stark beteiligt sind; so nehmen z. B. bei den Cycadeen die Blattbündel von ihnen den Ursprung und durchdringen den Holzkörper²⁾. Es scheint fast so, als ob hier eine Arbeitsteilung einträte, als ob das eine System vor allem die Stützung, das andere die Leitung übernehmen sollte.

Hier haben die Pteridognaten das Ende ihrer Entwicklung erreicht. Man sollte die Cycadales von den Gymnospermen ablösen und dieser Reihe zuweisen, und vielleicht werden auch noch andere Gruppen hierher gehören. Eine Untersuchung der Gymnospermen daraufhin wäre erwünscht.

Ganz anders verhalten sich die Lycopodiognaten, zu denen wir jetzt übergehen wollen. Es sei gleich zu Anfang noch einmal darauf hingewiesen, daß ihr prinzipieller Unterschied gegenüber den Pteridognaten in der durch den ganzen Körper verlaufenden einheitlichen Leitsäule beruht, mag diese nun einheitlich geblieben oder aus noch zu nennenden Gründen in Stränge aufgelöst worden sein.

¹⁾ Potonié, Grundlinien der Pflanzenmorphologie, S. 201.

²⁾ Lotsy, l. c II, S. 737 ff.

Zunächst ist die Frage, wie aus dem in Platten oder einzelnen Gruppen angeordneten Hadromteilen der Lycopodiales ein fester Zylinder geworden sein mag, denn ohne diesen, den wir ja bei einer großen Anzahl der Lepidophyten vorfinden, wären die Lycopodiales und ihre Verwandten ganz sicher in ähnliche Schwierigkeiten geraten wie die Pteridognaten. Da waren zwei Wege möglich. Der eine nimmt seinen Ursprung von der radkreuzförmigen Anordnung des Hadroms. Wenn nämlich hier die peripheren Teile immer stärkere Ausbildung erfahren und die zwischen den Kreuzschenkeln gelegenen Abschnitte mit Hadromelementen ausgefüllt werden, dann rückt das Leptom ganz an die Außenseite, und wir erhalten schließlich eine zylindrische Leitsäule mit konzentrischer Anordnung der Elemente. Mir erscheint dieser Weg zwar möglich, aber weniger wahrscheinlich als der andere. Wir haben in einigen aufrechten Lycopodien Leitsäulen gefunden mit zerstreuten Hadromgruppen. Die einzelnen Gruppen brauchen nur näher aneinander rücken, dann entsteht sofort ein kompakter Holzkern, und das Leptom wird an dessen Peripherie geschoben. In der Art, wie bei *Lepidodendron selaginoides* die Bildung des primären Holzes erfolgt, sehe ich eine Bestätigung dieser meiner Vermutung¹⁾. Die Entwicklung geht zentripetal vor sich, und zwar werden sehr häufig nicht alle Zellen des Procambiumstranges in Holzzellen verwandelt, sondern es bleiben markartige Zellen übrig, die also unfertiges Holz darstellen und den Zellen zwischen den Hadromgruppen der Lycopodiales entsprechen mögen. Die Zellen des Procambium haben von vornherein durchaus nicht die Bestimmung, sämtlich entweder Hadrom oder Leptom zu werden, sondern die Ausbildung erfolgt nach Bedarf, und lebende Zellen der einen Art können sicher eine Umwandlung in Zellen der anderen Art erfahren.

Nun tritt aber auch der grundlegende Unterschied zwischen dem Mark der Pteridognaten und dem der Lycopodiognaten hervor. Das Mark der Pteridognaten ist Grundgewebe, das der Lycopodiognaten dagegen unfertiges oder rückgebildetes Hadrom.

Selbstverständlich ist, daß die Bildung eines festen Stammzylinders nicht mit einem Schlage erfolgt ist. Darum finden sich unter den Lepidophyten auch solche mit nicht konzentrischer Anordnung der Elemente der Leitsäule. Dasselbe gilt auch vom Dickenwachstum. Ein temporäres, sehr beschränktes haben wir bei *Lycopodium clavatum* schon besprochen. Ähnlich mag es auch bei einigen Lepidophyten gewesen sein, und die Lebensdauer der meristematischen Zellen mag immer zugenommen haben, bis ein dauerndes Meristem entstand. Den

¹⁾ Potonié in Engler-Prantl, l. c. I. 4, S. 722, Lotsy, l. c. S. 451. Hovelague, Recherches sur *Lepidodendron selaginoides*. Mém. Soc. Linn. Normande, 17, 1892.

besten Erfolg hinsichtlich der Statik hatten natürlich die Formen mit ringförmig geschlossenem Meristem, dessen Voraussetzung eine konzentrische Leitsäule ist. Das wären also Formen, die nach dem Prinzip von *Lepidodendron selaginoides* gebaut waren.

Hinsichtlich der Stigmarien, die man sehr mit Recht mit den Wurzelträgern der Selaginellen verglichen hat, gilt dasselbe, was an früherer Stelle über die letzteren gesagt worden ist. Wir haben Teile des Absorptionssprosses vor uns, die die typische Wurzelform noch nicht angenommen haben.

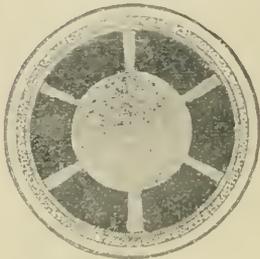
Von den Lepidophyten und ähnlichen Formen lassen sich die Gymnospermen (unter Ausschluß der zu den Pteridognaten zu rechnenden Familien) und über diese die Dikotyledonen und Monokotyledonen ableiten, womit natürlich nicht gesagt ist, daß alle drei eine zusammenhängende Reihe bilden müßten. Sie können sehr wohl ihren Ursprung von Seitenzweigen genommen haben, und das ist auch viel wahrscheinlicher als eine direkte Reihe. Auf die ins einzelne gehende Forschung kommt es mir hier aber nicht an.

Der Holzkörper der Gymnospermen und Dikotyledonen setzt sich aus einzelnen Bündeln zusammen, wie man an jungen Stämmen und Zweigen erkennt. Wie ist das zu erklären? Ist der Stamm dieser Pflanzen wirklich ein Verschmelzungsprodukt von Einzelsträngen ähnlich wie bei den Pteridognaten? Ich bin der Ansicht, daß wir es hier mit einer Auflösung der ursprünglich einheitlichen Leitsäule in einzelne Bündel zu tun haben, und zwar tritt diese Erscheinung vorwiegend in der Jugend der Pflanzen auf, während bei zunehmendem Alter die volle Leitsäule wieder hergestellt wird. Diese Hypothese ist in der fossilen Pflanzenwelt schon einmal verwirklicht, bei den Sigillariaceen. Bei den ältesten, den Eusigillarien, ist das primäre Holz ein geschlossener Ring, bei den späteren, den Subsigillarien, dagegen wird das Holz in Bündeln angelegt und geht dann durch Dickenwachstum in einen geschlossenen Ring über¹⁾. So ist es auch bei den Gymnospermen und Dicotyledonen mit verholztem Stamm.

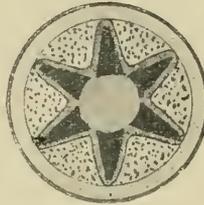
Die Lepidophyten zeigen teilweise schon eine Durchbrechung des Holzzylinders durch Markstrahlen. Und was sind Markstrahlen eigentlich anderes als Meristemzellen, die nicht in Holz, sondern in stoffleitende Elemente verwandelt worden sind, dem Ernährungsbedürfnis entsprechend? Die primären Markstrahlen brauchen nur größer und breiter zu werden, um den kompakten Zylinder in Einzelstränge zu zerlegen, besonders wenn noch im Inneren des Stammes die Holzzellen degeneriert sind und ein Mark bilden.

¹⁾ Vergl. Lotsy, l. c. II, S. 465.

So ist durch Markstrahlen der Vollzylinder der Gymnospermen und Dicotyledonen durch Längsschlitz in Streifen zerlegt worden, und zwar so, daß im Stamm keilförmige Holzsektoren entstehen, deren größte Ausdehnung in der Peripherie liegt (Textfigur); in der



Stamm.



- Wurzel.

-  Holz.
-  Cambium.
-  Leptom.
-  Mark-Gewebe.
-  Rinde.

jungen Wurzel dagegen — auch die Wurzel der Monocotyledonen ist hier zu nennen, denn sie besitzt gleichfalls eine einheitliche Leitsäule — ist das Holz sternförmig, die Sektoren haben also ihre geringste Ausdehnung in der Peripherie (Textfigur).

Es ist nun die Frage, warum die Auflösung des Vollzylinders in einzelne Bündel erfolgt sein mag: aus dem Bedürfnis, die jungen Pflanzen, Zweige und Wurzeln möglichst biegsam und torsionsfähig zu machen bei großer Belastungsfähigkeit, um sie vor Abknickung und Verdrehung zu schützen. Und diese Vorkehrung war um so notwendiger, je ausgedehnter die Verzweigung und je schwerer die Belaubung wurde, besonders aber bei Schlingpflanzen. Die Lepidophyten mit ihren kleinen Blättern hatten etwas ähnliches kaum nötig.

Der mechanische Erfolg einer Schlitzung des Zylinders läßt sich leicht einsehen. Der Stamm behält gleiche Tragfähigkeit, sobald dafür gesorgt ist, daß die einzelnen Streifen nicht nach außen ausbiegen können, und er wird bedeutend biegsamer und drehbar um die eigene Achse (man vergleiche hierzu das bei *Psilotum triquetrum* Gesagte). Gesteigert wird der Erfolg noch, wenn der Zylinder in seinen innersten Teilen aus elastischem Material besteht, wenn also die Bildung von festem Holz hier unterbleibt und die Stämme ein Mark bekommen. Die stützenden Elemente werden dann weiter in die Peripherie verlagert, und das wirkt wiederum günstig auf die Tragfähigkeit.

Es sei zunächst einmal der Stamm von *Sambucus nigra* als Beispiel genannt. Sein großer Markkörper erweist sich durch typische Holzreaktion als degeneriertes Holz. In jungen Zweigen schließt sich um ihn ein Ring von einzelnen Bündeln, durchbrochen von primären Markstrahlen, die wie die sekundären zur Stoffleitung umgewandeltes Meristem darstellen. Durch einen Versuch kann man sich leicht über-

zeugen, daß die jungen Zweige leicht biegsam und torsionsfähig sind, die grünen Sprosse tragen auch verhältnismäßig große und schwere Blätter. Später beginnt dann das Dickenwachstum, und die Bündel verschmelzen zu einem einheitlichen Holzring, womit der geschlossene Zylinder wieder hergestellt ist. Nach diesem Typus erfolgt der Vorgang bei fast allen Holzgewächsen aus der Reihe der Lycopodiognaten.

Deutlicher noch ist die Auflösung der Leitsäule bei Schlingpflanzen und bei rankenden Gewächsen, z. B. bei *Aristolochia*, *Vitis* und *Clematis*. Sie alle haben einen ziemlich großen Markkörper. Der Holzzylinder von *Vitis* ist in viele kleine Bündel aufgelöst; sie verleihen den Ranken ihre große Biegsamkeit. Bei *Clematis* und *Aristolochia* finden wir größere Bündel. Wer einmal gesehen hat, was für ein unentwirrbares Dickicht die Sprosse von *Clematis* zu bilden vermögen, wie sie durcheinander geflochten und gedreht sind und wie elastisch das Ganze trotzdem ist, der muß zugeben, daß die mechanischen Leistungen unserer Pflanze ganz erheblich sind. Schöner noch ist das Beispiel von *Aristolochia*. Wenn diese Pflanze sich trotz ihrer verholzten Bündel eng um die Stütze herumschlingt und sich dabei um die eigene Achse dreht, so muß sie biegsam sein wie ein Strick, und dazu verhelfen ihr die einzelnen Bündel, unterbrochen von breiten, durch ein ganzes Internodium parallel verlaufenden, leicht nachgebenden Markstrahlen. Ist das Winden aber vollendet, dann wird im älteren Stamm der geschlossene Zylinder gebildet. Die Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit ist dadurch bedeutend herabgesetzt und die Stütze fest umklammert.

Der Umstand, daß die einzelnen Bündel in der Mehrzahl in die Blätter ausbiegen, hat zu der Ansicht geführt, das Leitsystem der Dicotyledonen sei aus verschmolzenen Blattspursträngen entstanden. Nach der alten Auffassung war diese Theorie auch berechtigt. Es ist aber ganz selbstverständlich, daß, falls die geschlossene Leitsäule in Einzelstränge aufgelöst wird, diese in die Blätter ausbiegen. Das Blatt muß als assimilierendes Organ, das also das Leben der höheren Pflanzen bedingt, mit dem Stammkörper leitend verbunden sein. Darum bleiben bei der Auflösung der Leitsäule gerade die Teile bestehen, die in die Blätter münden. Eine andere Konstruktion wäre höchst unpraktisch.

Der Stamm der Lycopodiognaten ist demnach im Grunde, im Gegensatz zu den Pteridognaten, ein einheitliches Gebilde mit einer einzigen Leitsäule. Sie wird bei den höheren Lycopodiognaten in einzelne Stränge aufgelöst, die nur Teile einer Einheit sind. Das Leitsystem in den Verzweigungen und neuen Sprossen ist dem des Stammes wesensgleich.

Damit soll aber nicht gesagt sein, daß alle Dicotyledonen so

gebaut sein müßten. Die Auflösung der Leitsäule kann namentlich bei Schlingpflanzen und Lianen soweit gehen, daß die ursprüngliche Einheit ganz unterdrückt wird¹⁾. Andererseits können auch die Blattstiele mit in den Dienst der Stammbildung und Stützung gezogen werden, indem sie sich an den Stamm anlegen und mit ihm auf eine Strecke verwachsen. Schließlich können auch die Blattstiele die ganze Stammbildung übernehmen, während die Leitsäule nur noch andeutungsweise oder garnicht mehr zur Ausbildung kommt. Hierher dürften z. B. die krautartigen Dicotyledonen und wohl auch die Monocotyledonen gehören. Einen entscheidenden Aufschluß hierüber können aber nur genaue vergleichend-anatomische Untersuchungen geben²⁾.

Dabei nehme ich mit fast allen älteren Autoren als sicher an, daß die primitivsten Familien der Dicotyledonen Holzgewächse darstellen, wenn auch nicht gleich große Bäume. Neuerdings sind freilich ganz andere Anschauungen laut geworden, namentlich in Rücksicht auf die hypothetische Angliederung der Monocotyledonen, doch steht auch danach noch keineswegs fest, daß die seither als primitiv angesehenen Holzgewächse nicht an den Kopf der Dicotyledonen zu stellen sind.

Nun noch einiges über die Wurzel, von der ich schon im Vorangegangenen gesprochen habe. Ein Organ, das in die Erde eindringen soll, muß einen tunlichst kleinen Querschnitt haben. Zum Bohren in der Erde benutzen wir ja auch einen dünnen Gegenstand, weil dieser am wenigsten Erde zu verdrängen hat. Ein dünner Draht läßt sich tief in die Erde treiben; dagegen kann er aufrecht seine eigene Last nicht tragen. Zur Erreichung von bedeutenderen Dimensionen oberhalb des Erdbodens müssen die Gegenstände einen größeren Querschnitt haben. So ist es auch bei der Pflanze. Sie verjüngt sich im sogenannten Hypokotyl bedeutend, und die Wurzeln sind viel dünner als der Stamm. Die Reduktion des Querschnittes erfolgt also gerade da, wo die Leptomteile zwischen die Sternstrahlen des Holzes in der Wurzel rücken. Würden die Leptomstreifen an den Spitzen des Sternes liegen, so wäre man sicherlich zu der Ansicht gelangt, das Leitsystem der Wurzel setze sich aus collateralen Bündeln zusammen wie der Stamm. Wenn man das Leitsystem der Achse als ein Produkt von einzelnen Bündeln auffaßte, so hätte man auch das der Hauptwurzel für zusammengesetzt aus den Strängen der Nebenwurzeln erklären müssen, zumal diese sich ja immer an einen Xylemstrahl anschließen.

1) Vergl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 1896, S. 524.

2) Vergl. hierzu die Perikaulomtheorie von Potonié in „Grundlagen der Pflanzenmorphologie“, S. 171.

Die Leitsäule der Wurzel ist aber immer richtig als Einheit aufgefaßt worden.

Ist die Wurzel einmal in den Boden eingedrungen und hat sie ihre definitive Lage eingenommen, dann können durch Dickenwachstum — falls ein solches eintritt — die umliegenden Erdteilchen leicht beiseite gepreßt werden, und der Vollzylinder wird gebildet entsprechend dem im Stamm. Die mechanischen Aufgaben der Wurzel haben an früherer Stelle Erörterung gefunden.

Meine Arbeit ist zwar nur eine Skizze; ein fertiges Bild konnte ich nicht geben, denn dazu mangeln die notwendigen Vorarbeiten. Aber ich hoffe gezeigt zu haben, daß die angewandte Methode einen durchaus gangbaren und aussichtsreichen Weg für die phylogenetische Forschung eröffnet.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut.

Figurenerklärung.

Tafel I.

- Fig. 1 u. 2. *Ophioglossum vulgatum*. Querschnitt durch das Leitbündel einer älteren (1) und einer ganz jungen Wurzel (2).
- Fig. 3—5. dasselbe. Querschnitte durch einen jungen Sproß, noch von der Kappe umhüllt, in verschiedenen Höhen.
- Fig. 6. dasselbe. Längsschnitt durch den unteren Teil einer jungen Adventivknospe. Unten — etwas schräg getroffen — das Hadrom der Wurzel, darüber das scheinbar zwei Stränge bildende, in Wahrheit trichterförmige Procambium. In seinem Inneren auf das Hadrom aufstoßend das Grundgewebe (Mark).
- Fig. 7. dasselbe. Querschnitt durch den unteren Teil einer älteren Adventivknospe, die zum Ring vereinigten Bündel zeigend.
- Fig. 8. dasselbe. Längsschnitt durch den oberen Teil einer jungen Adventivknospe. Links der erste Sproß mit Procambiumstrang, in der Mitte die Anlage des zweiten Sprosses mit schon sichtbarem Procambiumstrang, rechts unten der Anfang des Leitstranges einer Wurzel. Der Kreis gibt den Umriss von Fig. 9 an.
- Fig. 9. dasselbe. Der auf Fig. 8 mit einem Kreis umgrenzte Teil in starker Vergrößerung. Der Riß im Grundgewebe um den zweiten Sproß ist nach dem Objekt mit scharfen Konturen in die Photographie eingezeichnet.

Tafel II.

- Fig. 1 u. 2. *Lycopodium clavatum*. Querschnitte durch den Leitstrang des Stammes in verschiedenen Höhen.
- Fig. 3. *Lycopodium Hippiuris*. Querschnitt durch den Leitstrang einer jungen, aufrechten Pflanze.
- Fig. 4 u. 5. *Selaginella Martensii*. Querschnitt durch den Leitstrang einer jungen (4) und einer älteren Pflanze (5).
- Fig. 6—8. *Psilotum triquetrum*. Querschnitte durch den Leitstrang des oberirdischen Sprosses in verschiedenen Höhen.
- Fig. 9. dasselbe. Querschnitt durch den Leitstrang des unterirdischen Sproßteiles

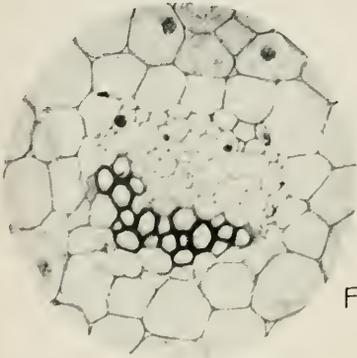


Fig.1

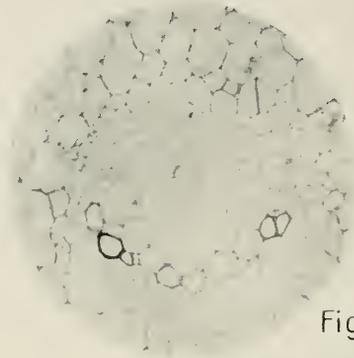


Fig.2

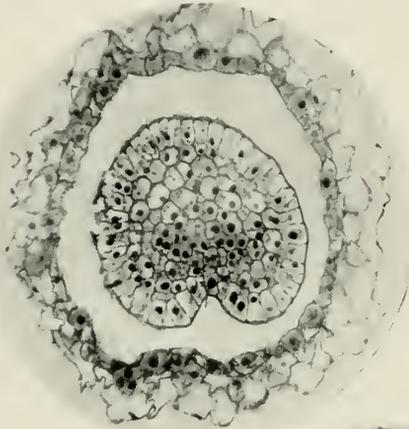


Fig.3



Fig.4

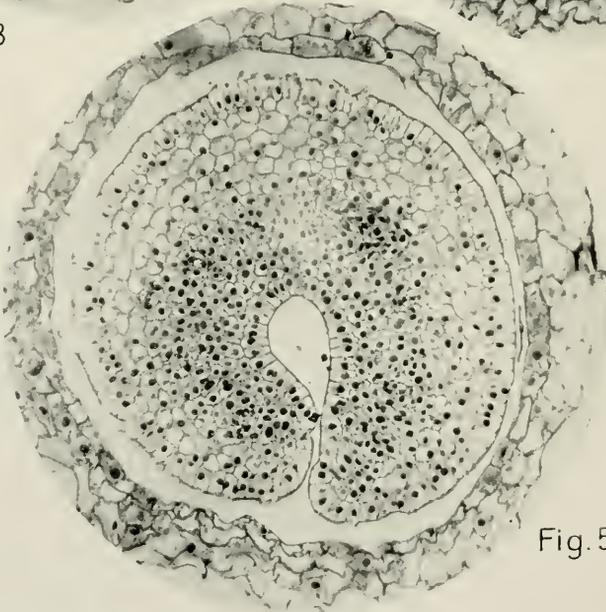


Fig.5

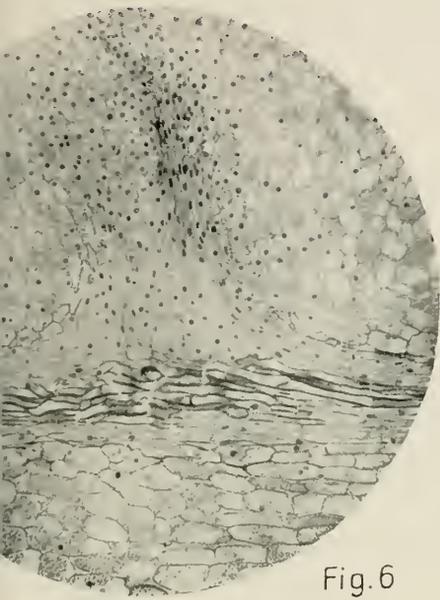


Fig. 6

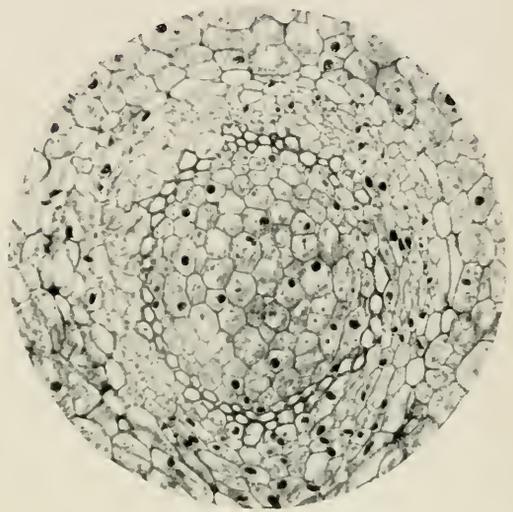


Fig. 7

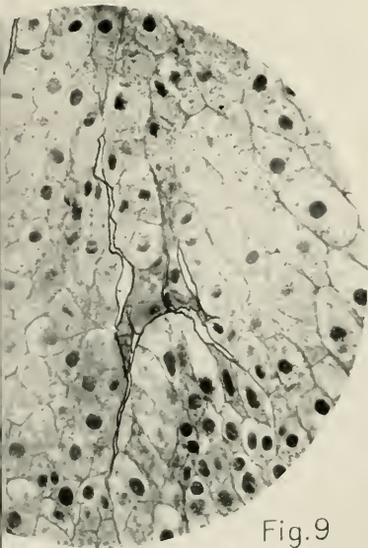


Fig. 9

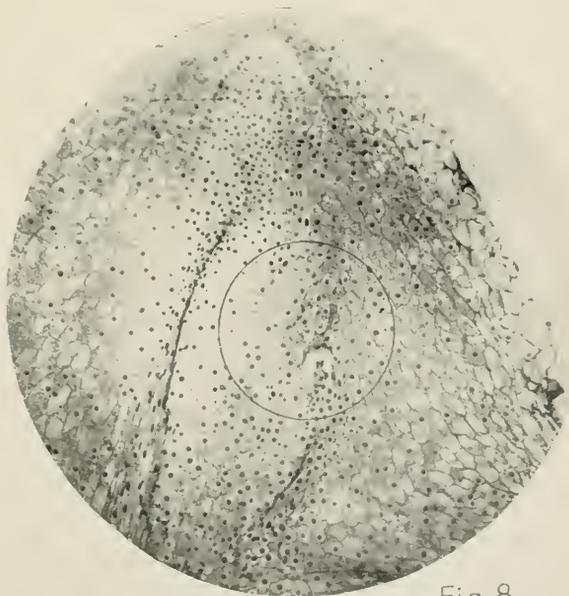


Fig. 8

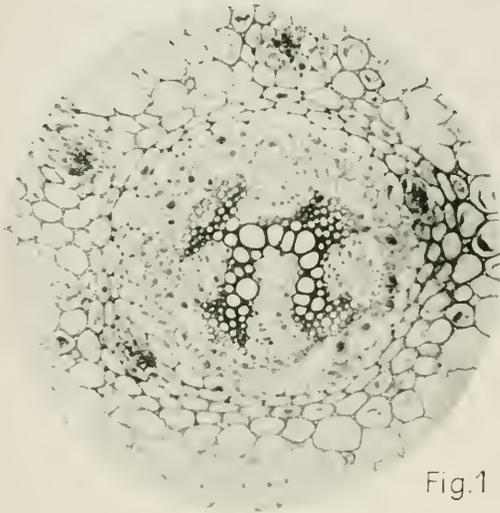


Fig.1

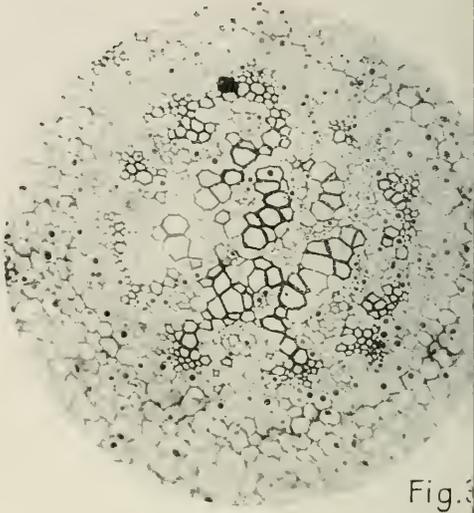


Fig.3

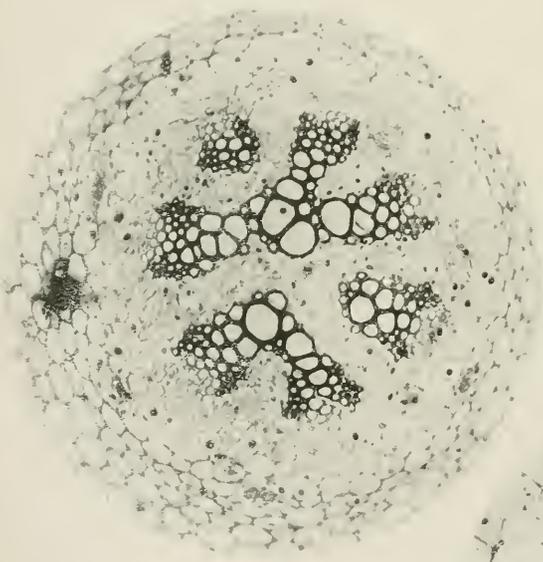


Fig.2



Fig.4



Fig.5

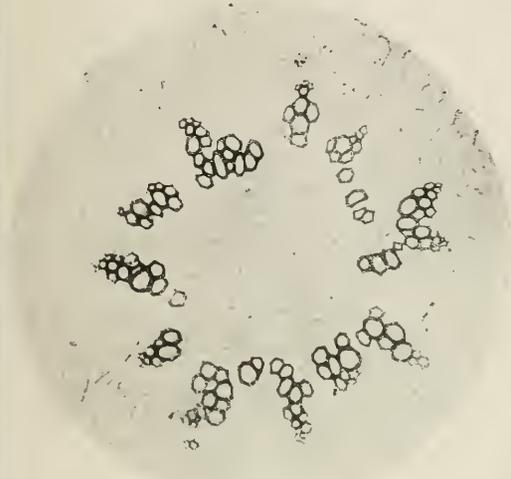


Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

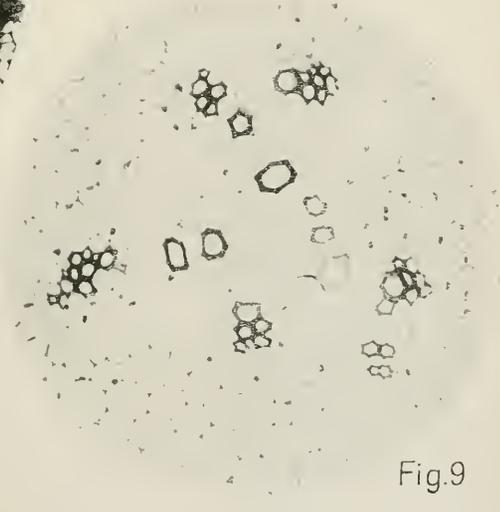


Fig. 9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [13_1](#)

Autor(en)/Author(s): Schaede Reinhold

Artikel/Article: [Studie zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen auf Grund vergleichend-anatomischer und ökologischer Untersuchungen 97-134](#)