

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von
Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik in München, Professor der Zoologie

herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einzusenden zu wollen.

XXV. Bd.

15. Juni 1905.

N^o 12.

Inhalt: Oliver, Über die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. — Rössle, Die Bedeutung der Immunitätsreaktionen für die Ermittlung der systematischen Verwandtschaft der Tiere (Schluss). — James and Glen Liston, A Monograph of the Anopheles Mosquitoes in India. — Dutton, Todd and Christy, The Congo Floor-Maggot.

Über die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. Von F. W. Oliver.

„Les recherches de la botanique fossile tendent à combler peu à peu les vides qui existent entre les grandes coupes du règne végétal; elles établissent des liens nombreux entre les familles et les classes qui paraissent actuellement assez éloignées les unes des autres, et font connaître les pertes que le monde des plantes a éprouvées en traversant les siècles.“
B. Renault.

Das Auffinden von beweglichen Spermatozoiden bei *Cycas* und anderen primitiven Mitgliedern der Gymnospermenreihe hat dem nützlichen Zwecke gedient, die nahen zwischen dieser Klasse und den Pteridophyten bestehenden Beziehungen zu betonen. Schon vor der Entdeckung dieser Spermatozoiden hatten sich nämlich eine reiche Anzahl von Tatsachen angesammelt, die dem Gebiet der paläophytologischen Forschung entsprangen und die künstliche Schranke zwischen diesen Gruppen zu durchbrechen versprachen. Eine ausgedehnte Pflanzengruppe ist in den Gesteinen des Permocarbons zum Vorschein gekommen, deren innere Anatomie einen Übergangscharakter zwischen Farnen und Cycadeen zur Schau trägt, während die äußere Gestaltung an die der Farne erinnert. Damals und bis vor

kurzem waren wir in Unkenntnis der Fortpflanzungsmethode irgend-eines Mitgliedes dieser Übergangsgruppe; durch die anatomischen Eigentümlichkeiten waren diese Pflanzen aber als wirkliche Übergangsformen gekennzeichnet.

Die fossile Pflanzengruppe, welche diese merkwürdigen Charaktere besitzt, ist unter dem Namen der „Halbfarne“ oder *Cycadofilices* bekannt geworden; die Benennung drückt in passender Weise die Mittelstellung zwischen Farnen und Cycadeen aus, worauf die anatomische Struktur hindeutet.

Die Gruppe war eine ausgedehnte und enthielt eine Anzahl von verschiedenen Familien, von denen die *Lyginodendreae*, *Medulloseae*, *Cycadoxyleae* und *Cladoxyleae* am besten bekannt sind.

Im vorliegenden Falle wird es zweckmäßig sein, eine kurze Beschreibung vom Habitus und von der anatomischen Struktur von *Lyginodendron Oldhamium* zu geben; diese ist nämlich nicht nur die am meisten untersuchte und am vollständigsten bekannte von allen Typen der Cycadofilicineen, sondern besitzt außerdem ein besonderes Interesse mit Bezug auf die neueren Entdeckungen.

Lyginodendron Oldhamium.

Die echtversteinerten Reste von *Lyginodendron* finden sich in großen Mengen in den unteren Steinkohlenablagerungen des Nordens von England; sie kommen auch in den Steinkohlenlagern Westfalens vor.

Bei dieser Pflanze aber, wie in so vielen anderen Fällen, wo es auf Zusammenfügen von fossilen Resten ankam, ist der Vorgang des Sichtens und der Wiederherstellung der verschiedenen Organe ein schwieriger und mühseliger gewesen. Die Stämme wurden schon durch Binney 1866 bekannt; seitdem verflossen aber 30 Jahre (bis 1896), ehe die vegetativen Organe von *Lyginodendron* vollständig bekannt wurden und zwar vornehmlich durch die lang fortgesetzten Untersuchungen Williamson's¹⁾. Die vollendete Abhandlung, welche die Klarlegung dieser Pflanze als eine organische Einheit kennzeichnet, muss stets in den Annalen der paläobotanischen Forschung eine denkwürdige bleiben²⁾. Wenige Jahre später wurde eine Wiederherstellung der Pflanze von Herrn Dr. D. H. Scott veröffentlicht und die beigegebene Fig. 2 ist darauf basiert³⁾. Sie zeigt den farnartigen Habitus unserer Pflanze, die eine große Anzahl von Wedeln vom *Sphenopteris*-Typus in $\frac{2}{5}$ spiraliger Divergenz auf

1) Williamson, On the Organisation of the Fossil Plants of the Coal-measures, Pts. IV, VI, XIII, XVII.

2) Williamson und Scott, Further Observations n. s. w., Part. III, Phil. Trans., B vol. 186 (1895).

3) Diese Figur ist mit der gütigen Erlaubnis des Herrn Dr. Scott reproduziert.

den schlanken 1—3 cm dicken Stämmen trägt. Im unteren Teile befinden sich die Adventivwurzeln, welche in beträchtlicher Menge von der Basis des Stammes entsprungen. Stamm, Blattstiele und Blätter tragen einen reichlichen Überzug von stachelartigen Emergenzen. Die schlanken Proportionen, sowie die überall an Blättern und Stämmen vorkommenden Stacheln haben die Annahme erregt, dass wir es hier vielleicht mit einer Kletterpflanze, ähnlich wie *Davallia aculeata* unter den heutigen Farnen, zu tun haben. Die große Mehrzahl der untersuchten Stämme sind unverzweigt; neuerdings jedoch sind auch verzweigte Exemplare ange getroffen worden und in dieser Hinsicht ist es bemerkenswert, dass die Zweige in manchen Fällen aus den Blattachsen entsprungen. Es wird weiter unten auf die eigenartigen, büscheligen Anhänge, die in der Wiederherstellung (Fig. 1) auf den oberen Wedeln sitzen, zurückzukommen sein.

Obschon in der äußeren Gestaltung unsere Pflanze ohne Zweifel den Habitus eines Farnes trägt, weist die anatomische Struktur des Stammes sofort Merkmale auf, die den Cycadeen eigen sind. Ein Querschnitt eines gewöhnlichen Stammes (Fig. 2) zeigt, dass derselbe monostelisch war; im Zentrum liegt ein großes Mark, um welches herum eine Anzahl Xylemstränge, — die primären Holzgruppen der Gefäßbündel, — gelagert sind (x^1). Darauf folgt eine breite Zone von sekundärem Holz, welches aus einem Cambium hervorgeht in derselben Art und Weise, wie es für Gymnospermen und Dikotyledonen charakterisch ist. Außerhalb des Cambiums erkennen wir das Phloem und noch weiter nach außen das Pericykel (ρ), in dem die austretenden Blattspurstränge (bs) verlaufen. Außerhalb der Blattspurstränge befindet sich eine Peridermscheide (Kork, k), während die Außenrinde, — die „*Dictyoxylon*-Rinde“ (dr) der Paläobotaniker, — durch die Gegenwart von deutlichen, verflochtenen Sklerenchymbändern gekennzeichnet ist. Die peripherischen Bündel sind die Blattspuren, die fünf Internodien hindurch im Pericykel verlaufen, ehe sie in die Blätter übergehen. Indem dieselben austreten, werden sie durch neue Stränge, die im Pericykel erscheinen, ersetzt; diese Stränge, die rasch durch die sekundäre Holzzone hindurchtreten, entstammen denjenigen im Mark. In der Fig. 2 ist das Bündel BS_1 (im Zentrum, gegen unten zu) soeben aus dem Holze auf diese Weise ausgetreten.

Jedes neue Bündel teilt sich beim Eintritt in das Pericykel in ein Bündelpaar, welches schließlich in die Blattbasis übergeht.

Was ihre Struktur anbelangt, so sind die Stammbündel mesarch und kollateral, wie die Blattbündel der lebenden Cycadeen. Beim Eintritt in die Blätter werden sie vollkommen konzentrisch, d. h. das Holz wird von Phloem ringsum umschlossen; der mesarche Charakter wird jedoch beibehalten.

Der Stamm von *Lyginodendron* zeigt also einen Übergang zu den Cycadeen in dem Vorkommen dieser Bündelstruktur und in der Natur seines sekundären Holzes, welches reich an parenchymatischem Markstrahlgewebe ist. Das Blatt hingegen ist noch vollkommen farnähnlich, sowohl in der äußeren Gestalt (Fig. 1),

Fig. 1.

Wiederherstellung von *Lyginodendron Oldhamium* (nach Scott's „Studies“).

wie in der inneren Beschaffenheit. Die Wurzeln, die in manchen Hinsichten denjenigen der Farne ähnlich sind, erinnern im verdickten Zustande an Gymnospermenwurzeln. Damit wäre die Mittelstellung von *Lyginodendron* zwischen Farnen und Cycadeen, wie es die vegetativen und anatomischen Merkmale bezeugen, zur Genüge dargelegt. In manchen Hinsichten zeigt die lebende Farnart *Osmunda*

beträchtliche Analogien in ihrer Struktur mit unserer Pflanze, namentlich was das Mark und die Bündel betrifft.

Für die richtige Würdigung der gegenseitigen Stellung von *Lyginodendron* und der *Cycadofilices* ist es wahrscheinlich kein ernstlicher Nachteil gewesen, dass die Samen des ersteren von allen

Fig. 2.



Stammquerschnitt von *Lyginodendron Oldhamium*.

Außerhalb des sekundären Holzringes befinden sich vier Paare von Blattspurbündeln (einige etwas verschoben) und eine ungeteilte Blattspur (im Zentrum gegen unten zu). Die primären Holzstränge liegen um die Markperipherie herum. Der ganze Querschnitt ist von einer gutentwickelten „*Dictyoxyylon*-Rinde“ umschlossen. Die dunkeln Flecken im Marke und im Pericykel sind „Sklerenchymnester“.

*BS*₁, Eine Blattspur, die soeben durch den Holzring aus dem Marke ausgetreten ist; *PC*, Pericykel; *BS*, Ein Paar von Blattspurbündeln, *K*, Korkschicht; *ir*, Innenrinde; *DR*, äußere *Dictyoxyylon*-Rinde; *X*¹, primärer Xylemstrang; *S*, Eindringene *Stigmaria*-Anhängsel.

seinen Organen zuletzt der Wissenschaft bekannt wurden. Da die vegetativen Organe so lange Zeit hindurch allein vorlagen, ist man genötigt worden, sich auf die anatomische Struktur bei der Bestimmung der Verwandtschaftsverhältnisse dieser Pflanzen zu verlassen. Das führte zu der allgemeinen Erkenntnis der Mittelstellung der *Cycadofilices* zwischen den Farnen und den Cycadeen. Wäre z. B. *Lyginodendron* vom Anfang an mit seinen Samen aufgefunden worden

zu einer Zeit, wo man weniger Gewicht auf die anatomischen Merkmale legte, als heutzutage, so hätte man es höchst wahrscheinlich als von einer ausgestorbenen Cycadee nicht wesentlich verschieden aufgefasst. Die oberflächlichen Ähnlichkeiten zwischen Farnen und Cycadeen sind wohlbekannt. Bei der ersten Entdeckung wurde *Stangeria paradoxa* der Farnengattung *Lomaria* zugerechnet; und das folgende Zitat aus Schleiden's „Grundzüge“, III. Aufl. 1849 veranschaulicht den Standpunkt eines Forschers, der zu seiner Zeit nicht in der Lage war, feinere anatomische Unterschiede ernstlich in Betracht zu ziehen. Die Erwähnung der Spore am Ende des Zitats bezieht sich auf die irrige Schleiden'sche Theorie der Befruchtung der Samenanlage.

„So haben wir bei *Cycas* in allen wesentlichen Merkmalen das Sporophyll des Farnkrautes, und *Cycas* würde ein Farnkraut seyn, wenn nicht die eigenthümliche Entwicklungsweise der Spore (des Pollenkorns) zur Pflanze eine so scharfe Grenze zöge“.

Vor dem neuerdings stattgefundenen Fortschritt in der Kenntnis der Fortpflanzungsmethoden war die Sachlage also die folgende.

Die vegetativen Organe deuteten auf eine Mittelstellung zwischen Farnen und Cycadeen, aber bei dem Mangel an anderweitigen Beweisen blieb es vollkommen dahingestellt, ob der Fortpflanzungsprozess von dem kryptogamischen zu einem gymnospermischen vorgeschritten war¹⁾.

Lagenostoma, der Samen von *Lyginodendron*.

In *Lyginodendron* schien daher eine Pflanze vorzuliegen, deren Stellung auf oder in der Nähe der Hauptstraße lag, die von den Filicineen zu den Cycadeen führte. Zu lösen blieb noch die Frage, ob im Zusammenhang mit dem anatomischen Fortschritt in der Richtung der Cycadeen unsere Pflanze schon den Rubikon überschritten hatte und eine wahre Samenpflanze geworden war.

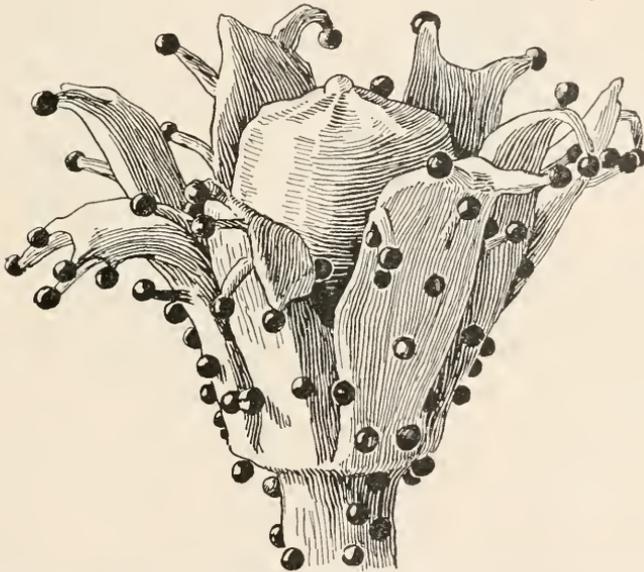
Die Hypothese, dass *Lyginodendron* eine Samenpflanze sei, war sicherlich im Einklange mit der höheren anatomischen Differenzierung, und die Entstehung von samenähnlichen Organen (*Lepidocarpon*) in dem getrennten Verwandtschaftskreise der *Lycopodiales* (2, D. H. Scott) wirkte einigermaßen als indirekte Stütze für diese Ansicht. Wäre die Hypothese wohl begründet und das Problem lösungsfähig, so dürfte man erwarten, dass der eine oder der andere der frei vorkommenden Samen der englischen Kohlenlager unserer Pflanze angehören würde.

Die Erfahrung hatte gezeigt, dass von einem direkten Ausspüren der vegetativen Organe wenig zu erwarten sei, dagegen waren diese Samen vielversprechender, in vereinzelten Fällen könnten sie noch Spuren ihres Ursprungs an sich tragen. Der

1) Williamson und Scott, loc. cit., p. 744 und 770.

einzigste Same, der bisher diese Hoffnungen erfüllt hat, ist ein Repräsentant der Willamson'schen Gattung *Lagenostoma*, der von seinem Autor niemals beschrieben, aber in seinem Manuskriptkataloge, *L. Lomaxi* benannt ist. Diesen Samen, der in seinen Größenverhältnissen bis zu $5\frac{1}{2} \times 4\frac{1}{4}$ mm beträgt, hat man in seltenen Fällen noch in einem kelchähnlichen, denselben wie die Hülle einer Haselnuss locker umkleidenden Becher oder Cupula eingeschlossen gefunden. Diese Cupula ist gelappt und trägt, ebenso wie der kurze Stiel derselben, zahlreiche gestielte oder fast sitzende, mit runden Köpfen versehene Drüsen. Ein wiederhergestelltes

Fig. 3.



Skizze eines Modells, welches den Samen in seiner drüsigen Cupula eingeschlossen zeigt.

Modell eines Samens in seiner Cupula ist in Fig. 3 wiedergegeben. Dasselbe veranschaulicht die gegenseitige Lagerung der betreffenden Organe ohne weitere Beschreibung. Diese Drüsen, die einer sorgfältigen Untersuchung unterworfen worden sind, haben sich in ihren Dimensionen, wie auch in ihrer Form und Struktur als identisch erwiesen mit den Drüsen, die an den Blättern und Stämmen derjenigen Form von *Lyginodendron Oldhamium* vorkommen, welche die Samen begleitet. Das Gefäßbündel im Stielchen von *L. Lomaxi* stimmt ferner in seiner Form und in seiner mesarchen und konzentrischen Struktur mit dem Bündel eines kleinen Blattstiels oder Blattspindels von *Lyginodendron Oldhamium* überein, während die Bündel der Cupula selbst sich den Bündeln der Fiederchen von

Lyginodendron nähern, indem sie kollateralen Aufbau mit einem mesarchen Holzkörper annehmen. Sie stimmen weiter überein in dem Vorhandensein einer deutlich großzelligen Bündelscheide und in der Beschaffenheit und Verteilung der Holzelemente. Die aus der Bündelstruktur entnommenen Tatsachen sind durchaus im Einklange mit der durch den Vergleich der Drüsen gefolgerten Annahme.

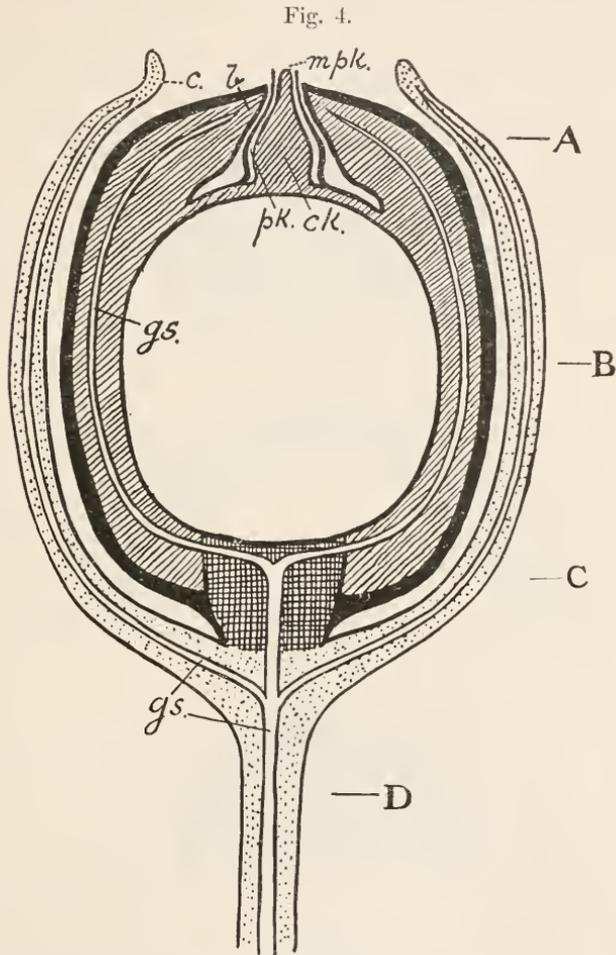
Zu diesen Beweisen, die auf Strukturübereinstimmung beruhen, kommt ferner noch die Tatsache der innigen Vergesellschaftung. Wenn man vegetative und reproduktive Organe, die identische, bei anderen Pflanzen nicht bekannte Strukturmerkmale besitzen, stets in unmittelbarer Nähe findet, so kann man kaum umhin den Schluss zu ziehen, dass sie zusammen gehören.

Aus der Anatomie des Samenstielchens ist zu ersehen, dass der Same auf einem Blattgebilde getragen wurde; ob aber die samentragenden Blätter wedelähnlich oder mehr spezialisiert und zu einem Strobilus-ähnlichen Sprosse verbunden waren, dafür fehlen positive Beweisgründe. Durch einen Analogieschluss auf andere später zu erwähnende Fälle, scheint erstere Ansicht die wahrscheinlichere zu sein.

Der Bau des Samens.

Der Same selbst (*Lagenostoma Lomaxi*) ist ähnlich wie der der Cycadeen organisiert und bietet ungewöhnliche und interessante Merkmale. In der nebenstehenden Figur 4 ist ein schematischer Längsschnitt des Samens wiedergegeben; der Same ist noch in seiner Cupula eingeschlossen. Fig. 5 stellt weiter eine Serie von Querschnitten dar (*A, B, C, D*, an der Fig. 4 entsprechenden Höhen durchgeführt), die die Beziehungen der Organe in den verschiedenen Regionen veranschaulichen. Der Zentralkörper des Samens, der Nucellus, ist nur in der obersten Region mit dem Integumente nicht verbunden; hier bildet derselbe eine kegelförmige Pollenkammer, welche durch die Mündung des Integuments, — die Mikropyle (auch in Fig. 3 sichtbar) — bis an die Oberfläche reicht. Der innere Teil der Pollenkammer stellt einen glockenförmigen Spalt dar, der zwischen der Wandung und der zentralen Gewebemasse, die den Boden der Kammer einnimmt, gelegen ist —; in diesen Raume werden Pollenkörner häufig angetroffen. Derjenige Teil des Integuments, der mit dem Zentralkörper des Samens nicht in Verbindung steht, hat eine merkwürdige kammerartige Struktur („Baldachin“), in dem seine innere Wandung in die der kantigen Pollenkammer fest eingreift. Das Gefäßsystem des Samens tritt aus dem Stielchen in die Chalaza als ein einziges, mesarches und konzentrisches Bündel ein (Fig. 5 *D*); nach seinem Verlauf durch das harte Chalazalkissen (karriert) spaltet sich dasselbe in neun peripherische Bündel, die das Integument wenige Zellagen unterhalb der Oberfläche durchlaufen und sodann je eins in

jede Kammer des Baldachins eintreten. Der mittlere Teil des Samens wird eingenommen von der großen Makrospore oder dem Embryosack, in dessen Innern sich Reste von Prothalliumgewebe mitunter



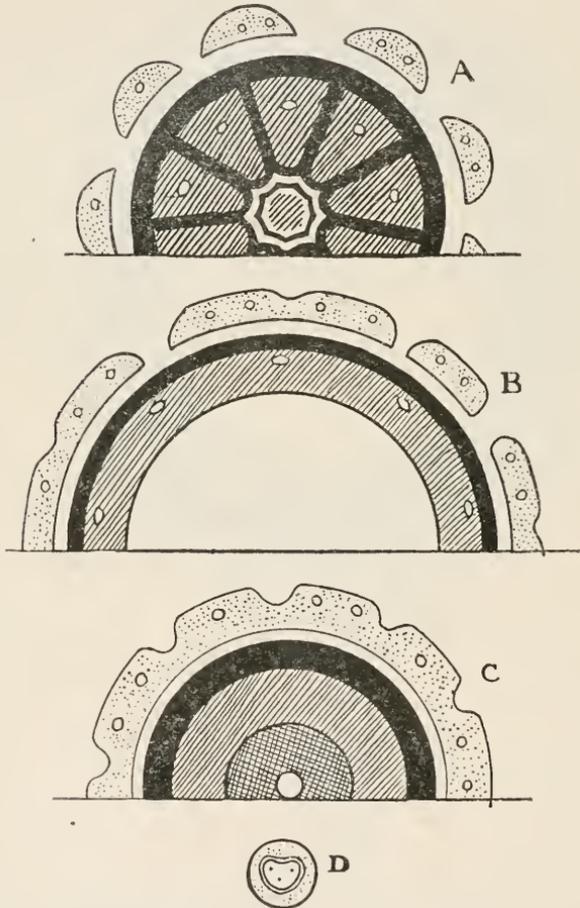
Schematische Darstellung eines medianen Längsschnittes des Samens (*Lagenostoma Lomaxi*) in seiner Cupula. *b*, Baldachin; *c*, Cupula; *ck.*, Zentralkegel der Pollenkammer; *gs.*, Gefäßbündelstränge; *pk.*, Pollenkammer; *mpk.*, Mündung derselben. Die harte Samenschale ist schwarz gezeichnet, das weiche Innengewebe schraffiert, das Chalazalkissen kariert, die Cupula und das Stielchen punktiert, während die Gefäßstränge weiß gelassen sind. *A, B, C, D*, Ebenen der in Fig. 5 dargestellten Querschnitte.

auffinden lassen. Der Same wurde durch eine Trennungsschicht von seinem Stielchen abgelöst —; diese Schicht erstreckte sich durch die Samenbasis oberhalb der Insertionsstelle der Cupula (etwas

unterhalb *C*, Fig. 4). Wie in den anderen paläozoischen Samen hat sich auch im vorliegenden Falle kein Embryo nachweisen lassen.

Das kammerartige Integument oder Baldachin (Fig. 5 *A*) ist von erheblichem Interesse, da ein vielteiliger Ursprung desselben nicht

Fig. 5.



Schematische Querschnitte des Samens in seiner Cupula durch die Ebenen *A*, *B*, *C*, *D* der Fig. 4 geführt. Die Cupula und das Stielchen punktiert, die harte Schale samt den Septen des Baldachins schwarz, das Chalazalkissen kariert, das Füllungsgewebe schraffiert. Die Gefäßstränge sind weißgelassen. Im Querschnitt durch das Stielchen (*D*) sieht man das konzentrische Bündel mit drei Protoxylemgruppen.

unwahrscheinlich ist, wenn man es im Zusammenhag mit dem Samen *Lagenostoma physoides* betrachtet; bei letzterem scheint das Baldachin durch einen Quirl von freien Tentakeln vertreten, die unterhalb der Pollenkammer eingefügt sind und diese unklammern.

In ihrer kürzlich erschienenen interessanten Abhandlung über die Anatomie der Cycadeensamen hat Miss M. Stopes (20, pp. 438 bis 452) gezeigt, dass das innere Bündelsystem, welches in der Peripherie des Nucellus oder in deren Nähe verläuft, als dem Integumente angehörig zu betrachten sei; in bestimmten Fällen treten nämlich diese Bündel wirklich in den freien Abschnitt des Integuments ein, wie z. B. bei *Cycas circinalis* und *Zamia obliqua*. Die Übereinstimmung zwischen *Lagenostoma* und *Cycas* ist daher eine merkwürdig genaue, wenn wir vorige mit ihrer Cupula respektiv Integument mit den inneren und äußeren Lagen (beide mit Gefäßsträngen versehen) der Samenanlage von *Cycas* vergleichen. Miss Stopes hat auf diese Übereinstimmung aufmerksam gemacht (20, p. 473), wie auch H. Matte in einer fast gleichzeitig erschienenen Abhandlung (21, p. 168). Mit Rücksicht auf das Vorhergehende ist es interessant das von Griffith im Jahre 1835 geschriebene zu lesen¹⁾. Er sagt „Mit Bezug auf die Samenanlage von *Cycas* besitzt der Kern, wie Dr. Brown angibt, nur eine Hülle; ich bin aber überzeugt, sowohl durch die Gewebeverschiedenheiten, die eine offenbare Trennungslinie andeuten, wie auch durch die Verteilung der Gefäße, dass diese Hülle aus zweien, der ganzen Länge nach verbundenen, besteht.“

Die Hauptabweichung von *Lagenostoma* dem Samen der heutigen botanischen Terminologie gegenüber liegt in dem Mangel eines Embryos, ein negatives Merkmal, welches sämtlichen fossilen Gymnospermensamen der paläozoischen Gesteine gemeinsam ist. Vielleicht haben diese frühzeitigen Samentypen die den Farnen eigene Art der fortlaufenden Entwicklung von der befruchteten Eizelle an beibehalten, wodurch eine bestimmte Ruheperiode, wie wir sie sonst mit dem Begriff eines „reifen Samens“ verknüpfen, ausgeschlossen wäre. Ist irgendwelche Pause eingetreten, so mag sie vielleicht der Befruchtung unmittelbar vorangegangen sein und zur Zeit des Reifwerdens der Mikrosporen in der Pollenkammer und der Befreiung der Spermatozoiden stattgefunden haben.

Unser Same unterscheidet sich von den heutigen Samen durch das frühzeitige Reifwerden seiner Gewebe. Schon vor der Befruchtung hatten diese Samen den Abschluss ihrer Entwicklung erreicht und waren einer weiteren Vergrößerung unfähig. Die Stufe der Samenanlage, d. h. Persistenz des embryonalen Gewebeszustandes im Nucellus und Integument bis nach der Befruchtung, war eine spätere Errungenschaft.

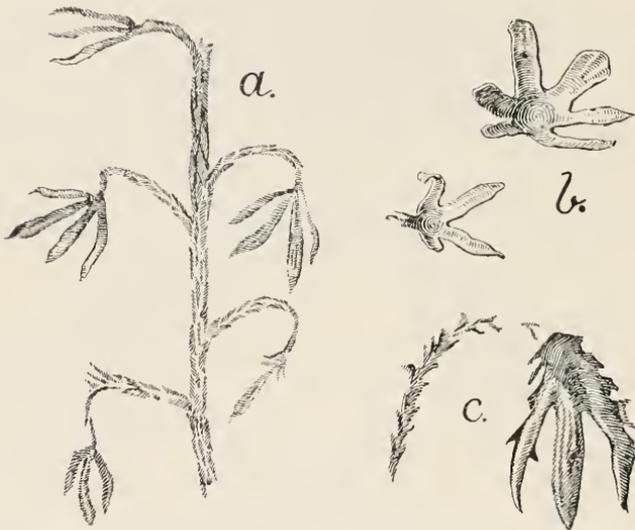
Etwas über die männliche Fruktifikation.

Die Natur der männlichen Fruktifikation von *Lyginotendron* liegt noch verborgen.

1) In seinen „Remarks on *Gnetum*“, p. 305, in Trans. Linn. Soc., Vol. XXII (1859).

Im Jahre 1874 beschrieb Stur¹⁾ *Calymmatotheca Stangeri*, welche er einer *Sphenopteris*, die von dem *Lyginodendron*-Laube nicht unterscheidbar ist, zurechnete. Diese *Calymmatotheca* besteht aus einer sich verzweigenden Rachis, deren endgültige Zweige zahlreiche sternförmige Haufen trägt; sie ist im oberen Teil der Wiederherstellung in Fig. 1 angedeutet. Teile von Stur's Originale sind in Fig. 6 wiedergegeben. Eine nähere Betrachtung der Exemplare²⁾ führt zu einer Bestätigung der Meinung Stur's wonach diese Haufen

Fig. 6.



Die *Calymmatotheca Stangeri* Stur's, nach Zeichnungen der Original-exemplare von Miss Woodward. *a*, Ein Teil des Exemplars, die Cupulae in Zusammenhang mit den Wedelspindeln zeigend, von Stur in Culm-Flora der Ostrauer und Waldenburger Schicht, Taf. VIII (XXV), Fig. 7, abgebildet; *b*, Cupulae, aus dem abgebildeten (loc. cit. Fig. 6) Exemplar; *c*, Eine andere Cupula in Profilstellung mit Dornen, die vielleicht den drüsigen Emergenzen von *Lagenostoma* entsprechen.

sternförmig ausgebreitete Indusien sind (siehe besonders Fig. 6 *b*), eher als gruppenweise zusammenstehende Sporangien oder Syngangien, wie einige spätere Forscher aus Analogie mit den paläozoischen Farnfruktifikationen anzunehmen geneigt waren. Die letztere Deutung (sporangiale) ermutigte sicherlich eine Zeit lang zu dem Glauben dass *Lyginodendron* noch den *Filicales* angehöre, denn damals war natürlich noch nichts von seinen Samen bekannt. Die Tatsachen,

1) Stur, Culmfl. II, p. 151 ff., Taf. VIII, Fig. 7 und Textfig. 27.

2) Der Direktor d. Geol. Reichsanstalt zu Wien hatte die Güte, diese Exemplare der geologischen Abteilung des British Museum zu leihen.

die jetzt zum Vorschein gekommen sind, machen es jedoch nicht unwahrscheinlich, dass die „Indusienklappen“ in Stur's Abdrücken nichts anderes als die leeren Samencupulae unserer Versteinerungen vorstellen. Und wenn diese Ansicht wohlbegründet ist, so würden die „Dornen“, die an der Rachis und selbst an den Klappen mitunter erhalten sind (wie in Fig. 6, c), den Drüsen unser Cupulae (vgl. Fig. 3) entsprechen.

Damit ist aber die Sachlage nicht erschöpft. Miss M. Benson hat eine mit Struktur erhaltene Fruktifikation, die sie einer neuen Gattung *Telangium* einreihet, entdeckt; Verfasserin ist geneigt, diese Fruktifikation als ein pollentragendes Synangium von *Lyginodendron Oldhamium* zu betrachten, da die Exemplare mit letzterem zusammen auftreten (10, p. 161). Zur Zeit fehlt noch der endgültige Beweis des Zusammenhangs mit den Geweben von *Lyginodendron*, obschon Miss Benson ihre Annahme mit wertvollen Beweisgründen unterstützt.

In derselben Abhandlung wird der Same *Lagenostoma Lomaxi* von der Verfasserin als ein modifiziertes Synangium aufgefasst, in dem ein im Zentrum gestelltes Sporangium allein als funktionierendes Makrosporangium übrig geblieben ist, während die peripherischen Glieder desselben steril geworden sind und das gekammerte Integument (Baldachin) darstellen. Diese kühne und geistreiche Ansicht ist höchst interessant und mag in der That der Wirklichkeit entsprechen; einstweilen ist sie aber eine Hypothese, die auf eine Hypothese gegründet ist und man wird daher Weiteres über die Zugehörigkeit von *Telangium* mit Spannung abwarten.

Es erscheint demnach, als ob in einer Übergangsform wie *Lyginodendron Oldhamium*, deren Blätter, was Struktur und Form anbelangt, vollkommen farnartig waren, während ausgeprägte Cycadeenmerkmale zusammen mit Filicineenmerkmale in der Stamm- und Wurzelanatomie auftraten, die Samentracht schon ganz und gar erreicht war. Die aus den Fortpflanzungsorganen ersichtlichen Charaktere bestätigen also in ausgezeichneter Weise die Andeutungen, die man durch die Untersuchung der vegetativen Anatomie gewinnt.

Weitere Beispiele.

Diese Tatsachen waren kaum erkannt, als weitere Beispiele von samentragenden *Cycadofilices* zum Vorschein kamen. Mr. R. Kidston (9 und 14) hat mehrere Abdrücke aus den Kohlenlagern gefunden, welche große Samen an Ort und Stelle auf den Fiedern des Wedels von *Neuropteris heterophylla* aufweisen; letztere Pflanze stellt das Laub eines der Medullosen dar. Wir haben ferner andere Abdrücke, die gegenwärtig von E. A. N. Arber beschrieben werden, die die Zusammengehörigkeit von *Lagenostoma*-ähnlichen Samen zu

Wedeln des *Sphenopteris*-Typus klarlegen. In einem Falle treten die kleinen Samen endständig auf Zweigen der schlanken Blattspindel auf und erscheinen noch in ihren Cupulae eingeschlossen (22). In mehreren neuerdings erschienenen Mitteilungen zeigt Grand'Eury (11, 17, 24) Neigung viele der französischen Permo-Carbonischen Samen auf Grund des Zusammenvorkommens den *Cycadofilices* der *Neuropteris*-Reihe (Medullosen) zuzuschreiben.

Endlich, zurzeit der Verfassung dieses Aufsatzes, wird noch ein weiterer Fall aus Amerika angekündigt. Abdrücke eines kleinen Samens, einer *Lagenostoma* in seiner Cupula nicht unähnlich, sind von dem Paläontologen David White (23) in Verbindung mit den Fiederchen von *Aneimites fertilis*, einem *Sphenopteris*-ähnlichen Wedel der unteren Pottsville Formation in Virginia aufgefunden worden.

Und so gesellen sich einer jeden Entdeckung bald weitere zu. In einem kurzen Zeitraum ist die allgemeine Auffassung der Carbonfarne einer Revolution unterworfen worden. Allmählich erweisen sich diese Farne, — der eine nach dem anderen, — als Samenpflanzen, und es ist schwer zu sagen, auf welche relative Zahl sich diese Begriffsänderung ausdehnen wird. Es wird augenscheinlich eine große sein.

Die *Pteridospermeae*.

Die neue Sachlage mit bezug auf die Kohlenfarne ist von scharfsinnigen Forschern, welche sich mit der Untersuchung von Gymnospermen und fossilen Pflanzen beschäftigen, leise vermutet worden; das geht aus vorsichtigen Andeutungen in der Literatur hervor. Die drohende umfassende Beförderung einer ganzen Klasse vom Zustand der Pteridophyten zu dem der Samenpflanzen, denn das ist, was uns bevorsteht, muss jedoch der großen Mehrzahl der Botaniker eine Offenbarung sein.

Gegenwärtig darf man die Artenzahl der Samenpflanzen ungefähr auf 125000 schätzen, diejenige der Gefäßkryptogamen auf 4000, d. h. die ersteren sind den letzteren, was Zahl der Arten anbetrifft in Verhältnis von 31 zu 1 überlegen. Vor wenigen Jahren hätte man bloß dieses Verhältnis umkehren müssen, um die damalige Ansicht über die relative Zahl von Samenpflanzen und Pteridophyten in der paläozoischen Flora, — „dem Zeitalter der Gefäßkryptogamen“, wie es benannt wurde, — zu veranschaulichen. In der Zukunft kann es darauf hinaus kommen, dass wir, wenn auch nicht ein wirkliches Übergewicht, so doch etwas wie ein ungefähres Gleichgewicht zwischen samentragenden Pflanzen und den echten Gefäßkryptogamen im paläozoischen Zeitalter anerkennen müssen. Was die „Farne“ anbetrifft, scheinen wir dieser Schlussfolgerung schon näher zu kommen und sie wird durch ein Übermaß von Beweisen berechtigt, denen man nicht widerstehen kann.

Die gegenwärtige Gruppe der *Cycadofilices* wurde auf vegetative und anatomische Merkmale gegründet, jetzt ist es aber möglich weiter vorzuschreiten, denn manche dieser Übergangstypen haben sich als den samentragenden Pflanzen angehörig erwiesen. Die Existenz dieser farnartigen Spermophyten wird am besten durch die Aufstellung einer besonderen Klasse gekennzeichnet; diese Klasse mag *Pteridospermeae* (19, p. 239) benannt und vorläufig folgendermaßen umgrenzt werden. Sie umfasst „diejenigen paläozoischen Pflanzen, die im Habitus und in manchen Merkmalen ihrer inneren Organisation den Farnen ähnlich waren, aber vermittelt Samen fortgepflanzt wurden.“ Für eine genauere Beschreibung müssen wir ausgedehntere Kenntnisse der reproduktiven Merkmale abwarten; zur Zeit können wir die Familien der *Lyginodendreae* und der *Medullosae* zu der neuen der *Pteridospermeae* rechnen.

Für diejenigen Übergangsformen, deren Fortpflanzungsmethoden noch im Dunkeln schweben, wird die Gruppe der *Cycadofilices* aufrecht erhalten werden müssen; sollten unsere Kenntnisse jedoch jemals vollständig werden, so würde diese Gruppe ihre Existenzberechtigung verlieren.

Die Erkennung der samentragenden Natur von *Lyginodendron* und der Medullosen scheint ein Siegel auf den Filicineenursprung der ganzen Klasse der Cycadeen zu setzen und die so oft ausgesprochene Ansicht, dass der große Komplex der Cycadofilicineen die Stätte darstellt, aus der die Cycadeen und wahrscheinlich auch die Koniferen entsprungen sind, zu bestätigen. Obschon es noch vor der Zeit ist in diesem selben Komplex nach einem möglichen Ursprung der Gnetales oder gar der Phanerogamen selbst bestimmt nachzuforschen, so ist eine solche Möglichkeit doch nicht zu übersehen. Der Fortschritt unserer Kenntnisse, welche einen Ausdruck in der neuen Klasse *Pteridospermeae* findet, wurde wirklich auf dem Wege der anatomischen Untersuchung errungen, und wer kann wissen, ob dieselbe Angriffsmethode sich nicht auch für alle anderen Spermophyten als erfolgreich erweisen wird.

Schluss.

Eine Kenntnis der allerersten Samen, der Ursamen, d. h. der Anschlussformen an das Farnsporangium, wird noch abgewartet. *Lagenostoma Lomaxi*, obwohl es primitive Merkmale besetzt, ist dennoch ein vollkommen organisierter Same. In dieser Hinsicht ist der anscheinend primitive Typus *Heterangium*, welches eine *Gleichenia*-ähnliche Stelle und das Laub einer *Sphenopteris elegans* besitzt, von besonderem Interesse; die Fortpflanzungsmethoden derselben sind aber noch ganz unbekannt. Man darf auch nicht allein auf Pflanzen, deren Organisation offenbar der einer Cycadofilicinee ist, fahnden. Die eigentlichen Farne sind sorg-

fältig auf die ersten Anfänge des samentragenden Habitus zu durchforschen.

Es ist ja möglich, dass das Problem nicht lösungsfähig ist und dass die uralten Urspermophyten zu einer Zeit existierten, die zu entlegen ist, um versteinertes Material zur Aufklärung dieser Fragen darzubieten. Und in dieser Hinsicht ist es von Bedeutung, dass die Cordaiten, d. h. die vorherrschenden paläozoischen Vertreter der Gymnospermen, schon im Devon als vollkommen ausgebildete Gruppe auftreten.

Es wird endlich nicht uninteressant sein, zu zeigen, durch welche Mittel die in diesem Aufsatz kurz beschriebenen Entdeckungen zustande gekommen sind. Der Weg wurde durch die anatomischen Untersuchungen von Williamson, von seinen Zeitgenossen und Mitarbeitern angebahnt. Die von Williamson und D. H. Scott gemeinsam unternommene Arbeit über *Heterangium* u. *Lyginodendron*¹⁾ bedeutet einen wichtigen Fortschritt, denn es trat hier die Übergangsnatur der vegetativen Organe dieser Formen so klar zutage, dass die Frage nach der Natur des Fortpflanzungsprozesses (ob kryptogamisch oder spermophytisch) vollkommen offen da stand. Die Untersuchung von *Medullosa anglica*²⁾ ergab ein ähnliches Resultat und dasselbe galt auch in anderen Fälle.

Als man aber auf die vielen in der Steinkohlenformation vorkommenden Samen, deren Zugehörigkeit unbekannt war und die nicht den *Cordaiten* zugerechnet werden konnten, Bezug nahm, so schienen manche geneigt, die samentragende Natur der *Cycadofilices* anzuerkennen. Also vorbereitet, waren die Botaniker auf das Weitere gefasst. Vom Zufall abhängig waren nur noch solche Nebensachen wie der eigentliche Moment, wo die notwendigen Tatsachen ans Licht kämen und die besondere Form, durch deren Entdeckung der Weg angebahnt würde.

Zum Schlusse mag hervorgehoben werden, dass ein sehr willkommener Gesichtszug der neuen Entdeckungen in dem gemeinsamen Anteil der verschiedenen Kategorien der fossilen Beweisgründe zu finden ist. Diejenigen Beweisgründe nämlich, die sich auf das Studium der anatomischen Struktur der echten Versteinerungen stützen, zeigen vollständige Übereinstimmung mit den aus Farnwedelabdrücken erhaltenen Andeutungen. Und zwar, obschon die ersteren für einen sicheren Fortschritt notwendig waren, haben sich letztere als äußerst wertvoll für die Verwirklichung des Habitus dieser alten Samenpflanzen und zur Feststellung der Art und Weise der Anheftung der Samen an die Wedel erwiesen; und diesen Wert werden sie auch in der Zukunft beibehalten³⁾.

1) Loc. cit.

2) D. H. Scott, On *Medullosa anglica*, Phil. Trans. Vol. 191, B. (1899).

3) Während des Druckes dieser Zeilen kommt die Nachricht der Entdeckung

Meinem Kollegen, Herrn Dr. F. E. Fritsch bin ich zu herzlichem Danke verpflichtet, indem er mir die schwierige Arbeit der Übersetzung dieses Aufsatzes in die Deutsche Sprache abgenommen hat.

London, Februar 1905.

Literaturverzeichnis.

Die vor dem Jahre 1900 erschienenen wichtigsten Abhandlungen sind in Zeiller's „Éléments de Paléobotanique“, Paris 1900 und D. H. Scott's „Studies in Fossil Botany“, London 1900 angeführt.

1900. 1. G. Wild, „On *Trigonocarpon olivaeforme*“, Manchester Geol. Soc. Trans. Vol. 26.
1901. 2. D. H. Scott, „The Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*“, Phil. Trans. B. Vol. 194, p. 291.
1902. 3. M. Benson, „A new Lycopodiaceous Seed-like Organ.“ New Phytologist, Vol. 1, p. 58.
4. F. W. Oliver, „A Vascular Sporangium.“ New Phytologist, Vol. 1, p. 60.
5. J. Lomax, On some new Features in Relation to *Lyginodendron*. Brit. Assoc. Report. 1902.
1903. 6. Oliver and Scott, „On *Lagenostoma Lomaxi*“, P. R. S. V. 71, p. 477.
7. D. H. Scott, „The origin of Seed-bearing Plants,“ Lecture delivered before the Royal Institution of Great Britain, May 15, 1903. (Deutsche Übersetzung in Naturwissenschaftl. Rundschau, Nr. 52—53, 1903.)
8. F. W. Oliver, „The Ovules of the Older Gymnosperms.“ Annals of Botany, Vol. 17, p. 451.
9. R. Kidston, „On the Fructification of *Neuropteris heterophylla*“, Proc. Roy. Soc., Vol. 72, p. 487.
1904. 10. M. Benson, „*Telangium Scotti*, a new species of *Telangium (Calymmatotheca)* showing structure.“ Ann. of Bot. Vol. 18, p. 161.
11. Grand'Eury, „Sur les rhizomes et les racines des Fougères fossiles et des *Cycadofilices*“, Comptes rendus, t. 138, p. 607.
12. R. Zeiller, „Obs. an sujet du mode de fructification des *Cycadofilicinées*“, Comptes rendus, t. 138, p. 663.
13. F. W. Oliver, „On *Stephanospermum*“, Trans. Linn. Soc. 2nd Ser. Bot., Vol. 6, p. 392.
14. R. Kidston, „On the Fructification of *Neuropteris heterophylla*“. Phil. Trans. B. Vol. 197, p. 1.
15. F. W. Oliver, „Notes on *Trigonocarpus* and *Polylophospermum*“, New Phytologist, Vol. 3, p. 96.
16. B. Renault, Quelques remarques sur les *Cryptogames* anciennes et les sols fossiles de végétation. Comptes rendus, 16. mai 1904.
17. Grand'Eury, „Sur les graines des *Neuroptéridées*“ comptes rendus, t. 139, p. 23.
18. F. W. Oliver, „An Exhibit of Specimens of Seed-bearing Plants from the Palaeozoic Rocks.“ New Phytologist, Vol. 3, p. 176.
19. Oliver and Scott, „On the Structure of the Palaeozoic Seed *Lagenostoma Lomaxi*, with a statement of the Evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*.“ Phil. Trans. B. Vol. 197, p. 193.

von Wedelabdrücken von *Pecopteris Pluckeneti* im Zusammenhang mit Samen durch Grand'Eury (25). Ohne auf die Frage, ob diese Pflanze als eine wahre *Pecopteris* aufzufassen ist, einzugehen, muss man zugeben, dass dieses neue Beispiel eines der wertvollsten der ganzen oben angeführten Reihe ist; hier finden wir nämlich zahlreiche Samen (*Carpolithes granulatus* G. r.) in Verbindung mit Farnwedeln, die sowohl unveränderte sterile wie auch wenig veränderte samentragende Fiederchen aufweisen.

20. M. C. Stopes, „Beitr. zur Kenntnis d. Fortpflanzungsorgane d. Cycadeen,“ Flora, 93. Bd., p. 435.
21. H. Matte, „Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des *Cycadacées*,“ Caen. 1904.
22. Scott and Arber, „On some new *Lagenostomas*,“ Brit. Assoc. Rep. 1904.
23. D. White, „The Seeds of *Aneimites*,“ Smithsonian Misc. Collect., Vol. 47, Pt. 3, p. 322.
24. Grand'Eury, „Sur les graines des *néuroptéridées*,“ Comptes rendus, t. 139, p. 782.
1905. 25. Grand'Eury, „Sur les graines trouvées attachées au *Pecopteris Pluckenetii* Schlot,“ Comptes rendus, t. 140, p. 920.
26. D. H. Scott, „What were the Carboniferous Ferns?“ Tourn. R. Micr. Soc., 1905, p. 137.

Die Bedeutung der Immunitätsreaktionen für die Ermittlung der systematischen Verwandtschaft der Tiere.

Von Privatdozent Dr. Robert Rössle.

(Schluss.)

Bevor wir jedoch auf die besonders für den Zoologen interessanten Ergebnisse Nutall's und seiner Mitarbeiter eingehen, sei über die Herstellung, die Eigenschaften und die Verwendbarkeit der Präzipitine noch einiges gesagt, welches zum Verständnis des folgenden notwendig erscheint: Wie außerordentlich fein die Reaktionsfähigkeit des Warmblüterorganismus gegenüber der Einführung körperfremden Eiweißes ist, beweist die Angabe von Obermayer und Pick, nach welcher 0,02 g Eiweiß, im Laufe eines Monats injiziert, genügt haben, um spezifische Präzipitinbildung hervorzurufen, ja nach Schur sollte dies sogar mit 0,004 g präzipitinogener Substanz möglich sein. Welches feine Reagens ein wirksames spezifisches Serum darstellt, geht daraus hervor, dass der Nachweis von Hühnereiweiß mittelst eines Antihühnereiweißserums noch in einer Verdünnung von 1 : 200000 nicht selten gelingt; Ascoli will deutliche Reaktion sogar noch mit einer Verdünnung von 1 : 1000000 gesehen haben; so bietet es auch keine Schwierigkeit, sich z. B. ein Laktoserum zu verschaffen, welches mit Milch noch in 30—50000facher Verdünnung Niederschlag gibt. Das entstehende Präzipitat und die präzipitinogene Substanz gehören zu den Globulinen. Eintrocknung und Fäulnis verhindern nicht die Möglichkeit des spezifischen Nachweises. Aus Blutmischungen fällt das Immuserum nur mit der spezifischen Blutart aus. Durch Einspritzungen eiweißhaltigen Menschenharn erhält man ein Präzipitin, welches mit solchem Harn und Serum von Menschen Niederschlag gibt, nicht aber mit eiweißhaltigem Harn von Kuh und Pferd. Beweist diese Tatsache einerseits den besonderen Bau des Eiweißmoleküls für jede Tierspezies, so hat anderer-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Oliver F.W.

Artikel/Article: [Über die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. 401-418](#)