

ben Pflanze. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass durch die Präcipitations-Methoden die Substanz des Zellkernes, "das Idioplasma" erfasst wird.

Das 110 Jahre lange Liegen von Herbarpflanzen erwies sich als ohne Einfluss auf die Reaktionsfähigkeit ihres Eiweisses. Die Brauchbarkeit der Kunstsera wurde an der Bearbeitung des Stammbaums der Coniferen gezeigt. Mit den Naturseren dreier Vorgänger zusammen ergab sich ein sehr befriedigendes Bild.

Durch eine etwas modifizierte Art der Ableitung, welche bereits CONRADI vom Verfasser entlehnt hat, ist oft eine scharfe Zergliederung möglich. Der erhaltene Stammbaum der Coniferen, eine Ergänzung der MISCHKEschen Arbeit, deckt sich weitgehend mit der EICHLERSchen Anordnung in den "Natürlichen Pflanzenfamilien". Abgesehen ist dabei von *Ginkgo*, der ja auch neuerdings nicht mehr zu den Taxaceen gezählt wird.

Der Anschluss der Abietineen nach den Selaginellen unter Vermittlung von *Araucaria*-artigen Binde-Formen und der Übergang der Abietineen über *Drimys* nach den Magnolien hat sich restlos bestätigt. Er ist nicht mehr "auf ein paar Reaktionen gestützt".

Dagegen hat sich die Verknüpfung der Coniferen mit *Ginkgo* und *Cycas* nicht bewährt. Ebenso wenig kann an einen Anschluss über *Ephedra* zu den Casuarinen gedacht werden.

Ueber die systematische Stellung der Isoetaceen.

Von ARTHUR GREENDA (Koenigsberg Pr.).

Auf dem serologischen Wege ist eine entfernte Stellung der Isoetaceen von den Selaginellen durch CONRADI gefunden worden. Ich habe die Aufgabe, diese Gewächse in ihrer Eigenart zu studieren und die Verknüpfung mit den Sigillarien und Lophodendren morphologisch zu begründen.

Die erste Frage, welche wir uns vorzulegen haben, ist:

Sind die Wasser- oder Land-Isoeten die ursprünglichen? In unserer einheimischen Flora finden sich nur Wasserformen. Aber die Möglichkeit, dieselben ohne weiteres im Schlamme, in feuchter Luft zu ziehen, lässt uns bereits die Vermutung entstehen, dass sie abgeleitet sein könnten, und wir es auch bei den Wasserformen nur mit sogenannten "sekundären Wasserpflanzen" zu tun haben.

Wir müssen uns nun einmal darüber Klarheit verschaffen, was für Eigenschaften meist eine solche sekundäre Wasserpflanze kennzeichnen.

Wir können diese Dinge nicht besser schildern als es NEGER (2) macht: "Dieser Zug des Einförmigen, Ursprünglichen; wenig Differenzierten haftet der Pflanzenart der Gewässer noch heute an trotz der vielen Millionen von Jahren, welche seit dem Auftreten der ersten Algen im Silurmeer vergangen sind. Und dieser Zug würde noch auffallender sein, wenn nicht viele Pflanzen, welche auf dem Festlande schon eine höhere Stufe der Organisation erklimmen hatten, wieder in das nasse Element zurückgekehrt wären. Wenn auch zweifellos das Leben im Wasser entwicklungshemmend wirkt, so konnte sich dieser Einfluss doch nicht dauernd geltend machen, dass jene Neulinge unter den Wasserpflanzen zu einer gleich ursprünglichen Einfachheit zurückkehrten, wie sie Autochthonen eigen ist; sie behielten vieles, was sie von ihren landbewohnenden Ahnen ererbt hatten und passten sich dem neuen Medium in mehr oder minder vollkommener Weise an, wobei freilich eine gewisse Konvergenz mit den ursprünglichen Wasserpflanzen besteht."

Für den Charakter als sekundäre Wasserpflanzen spricht bei den Wasser-Isoeten zweifellos der Besitz der recht dicken Kutikula. Es ist eine Eigenart der ursprünglichen Hydrophyten, dass sie keine Kutikula haben, damit sich dem Eintritt

des Wassers und der Aufnahme der Nährsalze, des Sauerstoffs und der Kohlensäure keine Schwierigkeit bietet.

Ferner besitzen die Wasser-Isoeten verhältnismässig gut entwickelte Leitungsbahnen, besonders in den Wurzeln und Blättern. Doch auch im Stamme können wir unzweifelhaft zusammenhängende Bahnen feststellen. Bei primären Wasserpflanzen sind solche sehr schwach ausgebildet. Es fehlen diesen ja Transpiration und lebhafter Wassertransport.

Weiter haben die Wurzeln der Wasser-Isoeten die Fähigkeit als Aufnahme-Organen wirken zu können. Die primären Wasserpflanzen dagegen leben nicht durch Ausnutzung des Bodens, sondern nehmen gelöste Substanzen auf. Unsere kleinen Gewächse haben verhältnismässig recht gut entwickelte Wurzeln, die wir bei gleich grossen primären Wasserpflanzen niemals vorfinden werden.

Vor allen Dingen hat der Stamm der Wasser-Isoeten ein sekundäres Dickenwachstum, eine Eigenschaft, welche den primären Wasserpflanzen abgeht.

Alle diese merkwürdigen Eigenschaften führen uns zu der Vermutung, dass die Wasser-Isoeten sekundäre Pflanzen sein könnten, die sich aus landbewohnenden Arten später an das Leben im Wasser angepasst haben und somit die terrestrischen Formen die ursprünglichen wären.

Um einen Schlüssel zum Verständnis der Eigenart der Isoetaceen zu finden, ist es vielleicht zweckmässig, sich die Bedingungen, unter denen die Land-Isoeten leben, anzusehen. PFEIFFER (3) berichtet, dass die charakteristischen Land-Isoetaceen: *Isoetes melanopoda* und *Isoetes Butleri* sich auf den flachen Alkaliböden der Kalifornischen Ebenen vorfinden. Diese Böden sind sehr reich an Magnesium und Natriumsulphat.

Im Frühjahr werden diese Gegenden von sehr grossen Regengüssen heimgesucht, sodass der Boden ganz aufgeweicht wird. Die Regengüsse verdünnen die Salzlösungen, infolgedessen erwacht das Leben. Da aber der Boden sehr durchlässig ist, hält die Feuchtigkeit nicht lange vor. Kurz nach der Regenperiode wird der Boden von der Hitze vollständig ausgedörrt. Durch die Dürre konzentriert sich die Salzlösung. Das Leben geht daher zur Ruhe.

Isoetes melanospora wächst in Granitkesseln derselben Ebenen, die nur mit einer ganz dünnen Erdschicht bedeckt sind. Im Frühjahr sind diese Kessel auch sehr nass und in der Dürreperiode des Sommers ganz trocken.

Alle diese Land-Isoetaceen wachsen in der Regenperiode recht üppig und erlangen oft eine Höhe bis zu 30 cm. Sie entwickeln in dieser Zeit Sporen. In der trockenen Jahreszeit, etwa im Juli und August, sterben sie bis auf den Stamm ab.

Wenn wir diese Lebensbedingungen der Land-Isoetaceen in betracht ziehen, so wird uns die Organisation der ganzen Gattung verständlich.

Die Land-Isoeten zeigen einen ausgesprochenen Xerophyten-Typus. In der Regenperiode, wenn die Lebensbedingungen günstig sind, vollzieht sich bei ihnen der ganze Vegetationskreis. Um diese kurze Vegetationszeit recht gut auszunutzen, sind die Leitungs-Elemente verhältnismässig weit. Daneben finden sich noch besondere Lakunen, die mit Wasser angefüllt sind. Sie speichern das Wasser auf, um die allzu rasch einsetzende Austrocknung zu überstehen. Die Land-Isoeten haben recht grosse Blattflächen und daneben noch besondere Ausscheidungs-Organen, die sogenannte Ligula. Dadurch wird die Verdunstung wesentlich vergrössert; damit werden wiederum grössere Nährstoffmengen aus der Erde heraufgeschafft und durchströmen die Pflanzen. Die Blätter haben gut entwickelte Stomata, die natürlich den Landpflanzen nicht fehlen dürfen, um den Gasaustausch zu regeln. Die Kutikula ist bei ihnen normal entwickelt. Das Wurzelsystem ist gut ausgebildet, damit die Pflanzen recht viel Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen können.

Alle diese Einrichtungen, die bei den Land-Isoetaceen vorhanden sind, haben die Wirkung, in der kurzen Vegetationsperiode, die den Pflanzen zur Verfügung steht, soviel Baustoffe anzusammeln, dass sie in der Dürreperiode wenigstens latent am Leben bleiben können. Dazu speichern sie auch die Vorratsstoffe im Stamme auf, die dann in der Ruheperiode zum Teil verbraucht werden. All' das ist aber bei den Wasserformen meistens auch da, wenn auch oft nicht so extrem. Sie müssen also

ursprünglich Landpflanzen gewesen sein; denn sie ziehen noch weiter ihre Nährsalze aus ihrem Untergrund.

Vergleichen wir die Lebensbedingungen der Land-Isoetaceen in den Kalifornischen Ebenen mit denen der Pflanzen im Buntsandstein, so finden wir eine grosse Ähnlichkeit zwischen ihnen. Wenn wir uns der WALTHERSchen Anschauung anschliessen (4), so müssen wir uns den Buntsandstein als zur Wüstenbildung geeignet vorstellen. FRENTZEN (4) weist darauf hin, dass fast sämtliche Buntsandstein-Pflanzen nach dem, was man von ihnen kennt, sich mit einem ariden Klima vertragen. Nach GOTHAN (4) "kann die Buntsandsteinflora entweder die Vegetation verfestigter Dünen oder der Oasen eines Wüstengebiets gewesen sein". Könnte man von den rezenten Land-Isoetaceen nicht dasselbe sagen? Haben wir es nicht bei ihnen auch mit einem ausgesprochenen Xerophyten-Typus zu tun? Wäre es daher nicht angebracht zu glauben, dass die Vorläufer unserer rezenten Land-Isoeten schon im Buntsandstein gelebt haben? Zwar ist in dieser Formation bis jetzt kein ausgesprochenes Fossil der Isoetaceen gefunden worden, doch beweist das nicht, dass hier die Isoetalen gefehlt haben. Der lockere Sand des Buntsandsteins ist eben nicht imstande gewesen, die Pflanzenreste zu konservieren. Dann sind sie so zarte Gewächse, dass sie auch bei günstigen Bedingungen der Nachwelt nicht erhalten geblieben wären. Wohl sind uns aus dem mittleren Buntsandstein die Pleuromeien bekannt, von denen GOTHAN schreibt, dass sie einen "wüstenähnlichen, fast kakteenhaften Eindruck machen". Sie haben einen unverzweigten, dicken Stamm. Die Blätter sind bis jetzt noch nicht gefunden worden, obwohl autochthone Exemplare genügend bekannt sind. Wäre es nicht angebracht, schon auf Grund des Vorhandenseins eines Stammes bei den beiden Formenkreisen: Isoetaceen und Pleuromeien auf eine Verwandtschaft zu schliessen? Da die Pleuromeien einerseits und besonders die Land-Isoetaceen andererseits noch in anderen morphologischen Merkmalen Ähnlichkeit zeigen und sogar recht nahe verwandt zu sein scheinen, ist es nicht unwahrscheinlich, dass beide Gattungen Zeitgenossen im Buntsandstein gewesen sind. Die widerstandsfähigen Pleuromeien sind uns erhalten geblieben, während die zarten Isoetaceen dem Verfall anheimgefallen sind.

Nun könnte man sich die Entwicklung der Land-Isoetaceen des Buntsandsteins zu den aquatischen Formen auf folgende Weise denken: Grosse Gebiete der sandigen Ebenen, auf denen damals die Land-Isoetaceen wuchsen, senkten sich unter dem Einflusse besonderer Erdbewegungen. Diese Senkungen wurden mit Wasser bedeckt. Dort, wo früher sich grosse Sandebenen erstreckten, entstanden grosse Seen. Nun wurden alle Pflanzen, die dort wuchsen und sich nicht den neuen Verhältnissen anpassen konnten, durch Fäulnis vernichtet. Doch die Isoetaceen besaßen als sehr primitives Gewächs noch eine grosse Modifikationsfähigkeit. Sie passten sich unter bestimmten Veränderungen den neuen Verhältnissen an. Da nun aber die ursprünglichen Eigenschaften, wie sekundäres Dickenwachstum, Stamm und Kutikula, für das Leben unter den neuen Verhältnissen weiter nicht hinderlich waren, so wurden sie nicht reduziert und verändert, sondern weiter behalten.

Weiter wollen wir uns die Frage vorlegen:

Wie sind nun die Isoetaceen gebaut und wie geht ihr Leben vor sich? (Fig. 1). Zunächst werden wir dem Stamme unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Er ist ein knolliges Gebilde, das bei alten Pflanzen zwei- oder mehrlappig sein kann. Nach Graf SOLMS-LAUBACH (5) ist der normale Verzweigungsmodus des Stammes die echte Dichotomie. Die Verzweigungsebene fällt mit der Lage der Furchen zusammen. Der untere Teil ist einfach. Beim Beginn seiner Verbreitung im oberen Teile gabelt er sich derart, dass beide Gabeläste anfangs fast horizontal verlaufen. Doch ist die erste Dichotomie nicht häufig beobachtet worden. Meistens ist die Entstehung der Lappen auf adventive Bildungen am Stamme zurückzuführen, die durch Beschädigungen des Zentralkörpers hervorgerufen worden sind. Diese Erscheinungen kann man am besten als Hemmungs-Erscheinung deuten. HOFMEISTER (7) und BRAUN (13) stellen als Ursache für die Lappenbildung die Stellung der ersten Blätter fest. Nach ihnen soll *Isoetes lacustris* daher zwei Stammlappen haben, weil die Blätter bei den jungen Pflanzen zweizeilig stehen. WEBER (11) fand aber an Kulturen der dreilappigen *Isoetes*

malinverniana dieselbe Blattstellung wie bei den zweilappigen Formen. Er folgert daraus, dass die Lappenbildung nicht von der Stellung der Blätter, sondern von derjenigen der Wurzeln abhängt. Dadurch, dass die Wurzeln reihenweise angeordnet und auf eine bestimmte Stelle der Unterseite des Stammes beschränkt sind, kann das Kambium hier keine Zellen bilden. Es entstehen infolgedessen Furchen, die die Seitenlappen abgrenzen. Das Kambium in diesen Lappen dagegen wird nicht behindert. Es entwickelt weiter Zellen; dadurch werden die Lappen aber immer dicker und die Furchen naturgemäss tiefer.

Der Scheitel des Stammes ist nicht immer kegelförmig wie bei den meisten Pflanzen, sondern häufig flach oder sogar in der Mitte vertieft. Die Blätter, die am Rande des Scheitels stehen, wachsen schnell und erhöhen denselben. Dadurch erscheint der innere Teil niedriger als der äussere. Diese oft tiefer liegende Mit-

te des Stammscheitels ist als Vegetationspunkt der Pflanze anzusehen. Nach HEGELMEIER (6) wird dieser von Scheitelzellen eingenommen, die einen geschichteten Bau haben und sich durch Antiklinen und Periklinen, die bis nach oben hinaufreichen, teilen und so das Längenwachstum, das allerdings sehr minimal ist, bewerkstelligen.

Das Meristem der Scheitelzellenfläche bildet stammwärts das primäre Xylem. Es bestehen Meinungsverschiedenheiten darüber, ob dieses primäre Xylem nur aus den Gefässbündelenden der Blätter und Wurzeln besteht, oder ob sich auch im Stamme primäre Tracheiden entwickeln. Nach HOFMEISTER (7), HEGELMEIER (6), BRUCHMANN (8), SCOTT und HILL (9) befindet sich in dem Stamme der älteren Pflanzen primäres Xylem und zwar in Form von Tracheiden.

WEBER (11) zeigt am Längsschnitt eines *Isoetes malinverniana*-Stammes, wie schon zwischen den obersten, noch völlig undifferenzierten Blattgefässbündeln sich bereits wohlausgebildete Tracheiden vorfinden. Sie sind quergestreckt und haben eine kurze gedrungene Gestalt. Zwischen ihnen befinden sich Parenchymzellen. Nur im frühen Jugendstadium bleiben die Tracheiden des primären Xylems in Verbindung mit einander. Bald lockert sich das Gewebe. Es entstehen dadurch in ihm Hohlräume, die das primäre Stammxylem wahrscheinlich leitungsunfähig machen. WEBER beobachtet an einem ganz jungen *Isoetes malinverniana*-Stamm von nur 2 mm Durchmesser, in dem noch keine sekundären Tracheiden waren, schon ein solches Zerreißen des primären Xylems.

FARMER (13) wies zuerst darauf hin, dass die Lockerung der Tracheiden im primären Xylem, die durch ein Zerreißen des Gewebes zustande kommt, zwei-

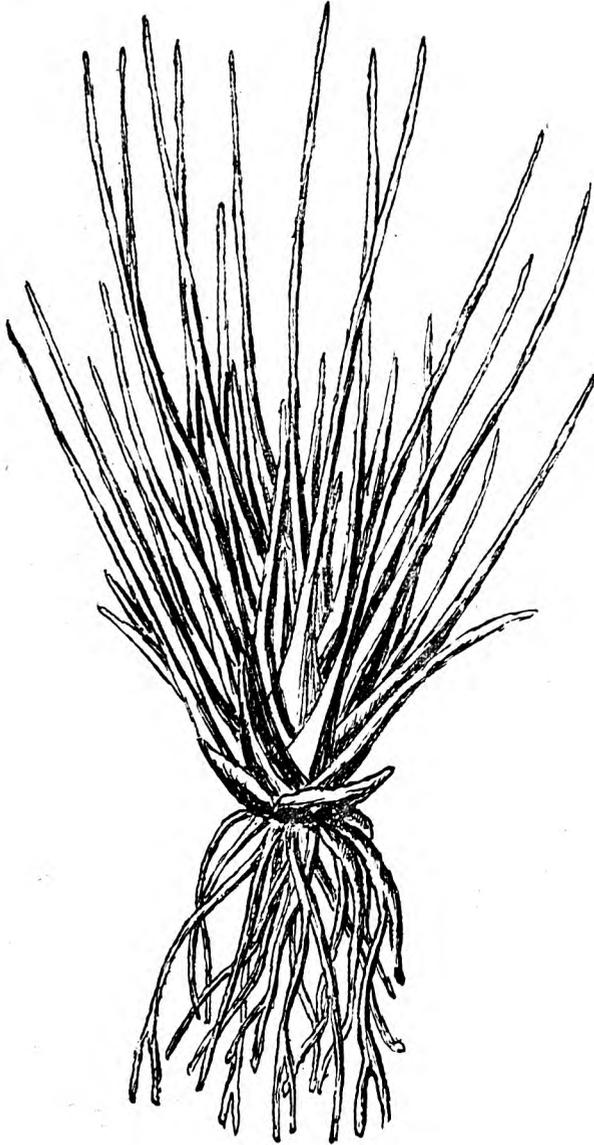


Fig. 1.

Isoetes lacustris. Habitusbild.
Natürliche Grösse. Nach SADEBECK.

fellos durch das sekundäre Dickenwachstum verursacht wird. Das Kambium erzeugt nach aussen und innen Zellen Die äusseren Zellen drücken auf die Rinde, die durch diesen Druck gedehnt wird. Durch die sich vermehrenden Kambium-Produkte wird aber auch der Zentralzylinder recht stark gezerzt. Da er doch elastisch ist, gibt er auf die Zerrung etwas nach. Die Tracheiden werden dabei aber besonders stark mitgezogen. Dazu kommt noch der Zug nach den entgegen gesetzten Richtungen, der durch die Blätter und Wurzeln bewirkt wird. Diesen Zerrungen können sie nicht Widerstand leisten. Sie lockern sich anfangs, schliesslich findet eine vollständige Zerreiessung statt. Dieses Zerreiessen ist nur bei Wasser-Isoeten beobachtet worden. Wahrscheinlich handelt es sich um eine Art von Anpassung an die neuen Lebensverhältnisse im Wasser. Die Land-Isoeten dagegen haben auch im späteren Alter noch zusammenhängende Leitungsbahnen.

Viel grössere Meinungsverschiedenheiten bestehen aber über das Vorhandensein und die Lage des primären Phloems im Stamme. RUSSOW (14), der Begründer der Phloentheorie, erwähnt das primäre Phloem bei den Isoetaceen garnicht. Erst bei SCOTT und HILL (9) finden wir einen Hinweis auf sein Vorhandensein in der Stele. WEST und TAKEDA (10) geben an, dass das primäre Phloem in der Nähe des primären Xylems, entweder im Parenchymmantel oder zwischen demselben und den Prismazellen liegen muss. WEBER (11) bestreitet sein Vorkommen überhaupt. In den Prismazellen, die von WEST und TAKEDA (10) als sekundäres Phloem bezeichnet worden sind, hat sich nach WEBER bald nach dem Beginn der Kambium-Tätigkeit ein Parenchym-Mantel gebildet, der das primäre Xylem umgibt und daher als primäres Phloem gedeutet wird, in Wirklichkeit aber nur aus Parenchym besteht. Er verfolgt den Verlauf des Phloems der Blätter und beobachtet, dass es in der Nähe des Parenchymmantels seine typische Gestalt verliert und in die Parenchymzellen übergeht. Volle Klarheit haben wir hier nicht. Die Verhältnisse sind so primitiv, dass wir sie nicht genau bestimmen können.

Die Leitungsbahnen gehen durch die Mitte des Stammes und bilden die sogenannte Stele. In der Verzweigungsebene des Stammes teilt sich die Stele ja nach der Anzahl von Stelenästen. Je ein Stelenast verläuft in dem Lappen und zwar oberhalb der Furchen, die dieselben abgrenzen und sich auf der Unterseite des Stammes befinden. Diese Stelenäste sind von den Furchen nur durch eine Schicht von Rindenzellen getrennt. Hier an dieser Stele gehen aus ihnen die vielen Wurzelgefässbündel hervor, die in den einzelnen Wurzeln verlaufen. WEST und TAKEDA (10) fassen diese Stelenäste als Wurzelträger oder Rhizophoren auf und stellen sie mit denjenigen bei *Selaginella spinulosa* und *Pleuromeia* in Parallele. Doch erscheint uns diese Gleichsetzung zu gewagt.

Die Stele wird von einem Parenchymmantel umgeben, der wahrscheinlich die Funktion des Xylems übernimmt, wenn dasselbe nicht mehr das Wasser leiten kann. Er bildet die Grenze zwischen dem Gefässbündel und dem sekundären Gewebe und ist mehrere Zellen dick. In älteren Stämmen ist er sehr gut zu erkennen, in jüngeren dagegen tritt er nicht so klar hervor. Nach aussen hin hebt er sich von dem angrenzenden sekundären Gewebe recht deutlich ab. Seine Grenze lässt sich nach innen zu gegen das primäre Xylem nicht so scharf bestimmen.

Der Stamm (Fig. 2) wird von primären Cortexzellen begrenzt. Sie sind so gebaut wie die Rindenzellen, die später vom Kambium gebildet werden. Unter dem primären Cortex entwickelt sich das Kambium, das nun den grössten Teil des Stammgewebes sekundär bildet. Schon bei ganz jungen Stämmen kann es beobachtet werden. Es geht bei alten Stämmen nicht bis zum Vegetationspunkte hinauf, sondern reicht nur an den Punkt des Zentralzylinders, wo die Blattgefässbündel ausgestaltet werden. Nach aussen bildet es immer neues parenchymatisches Gewebe, das besonders in seinen inneren Teilen die radiale und konzentrische Anordnung der Meristemschicht behält. Dieses sekundäre Rindenparenchym drückt nun auf den primären Cortex und schiebt ihn immer weiter nach der Peripherie. Da aber in den Furchen kein Gewebe entwickelt wird, erhalten die Lappen eine schärfere Ausprägung. Gleichzeitig mit dem Dickerwerden der Lappen geht das Absterben des äussersten Cortex einher. Die tote Cortexmasse wird meistens abgeworfen. Oft fällt die tote Masse aber nicht

gleich nach dem Absterben ab, sondern bleibt mehrere Vegetationsperioden hindurch am Stamme. Der Stamm kann so eine beträchtliche Dicke erlangen. So tritt das Abstossen des abgestorbenen Cortex-Gewebes bei der Normalform der *Isoetes hystrix* so spät ein, dass die Stämme die Grösse eines Hühneres erreichen können. Obwohl diese Lappen immer recht weit hinein schwarz und abgestorben sind, haben sie auf der Oberfläche keine Verletzung. Bei solchen Exemplaren ist die Oberfläche des Stammes nur mit Ausnahme der Basis und der Furchen ganz mit eigenartigen stacheligen Blattresten, den Blattfüssen, besetzt. Die Stämme, bei denen die abgestorbene Cortexmasse frühzeitig abgeworfen wird, haben nur in der nächsten Umgebung der vegetierenden Blattrosette diese Blattfüsse.

Das Kambium bildet nach innen zu prismatische oder tafelförmige Zellen, die auch Prismazellen genannt werden. Sie sind radial geordnet und stehen in lückenlosem Verbands unter einander. Über die Art dieser Prismazellen herrschen bei den

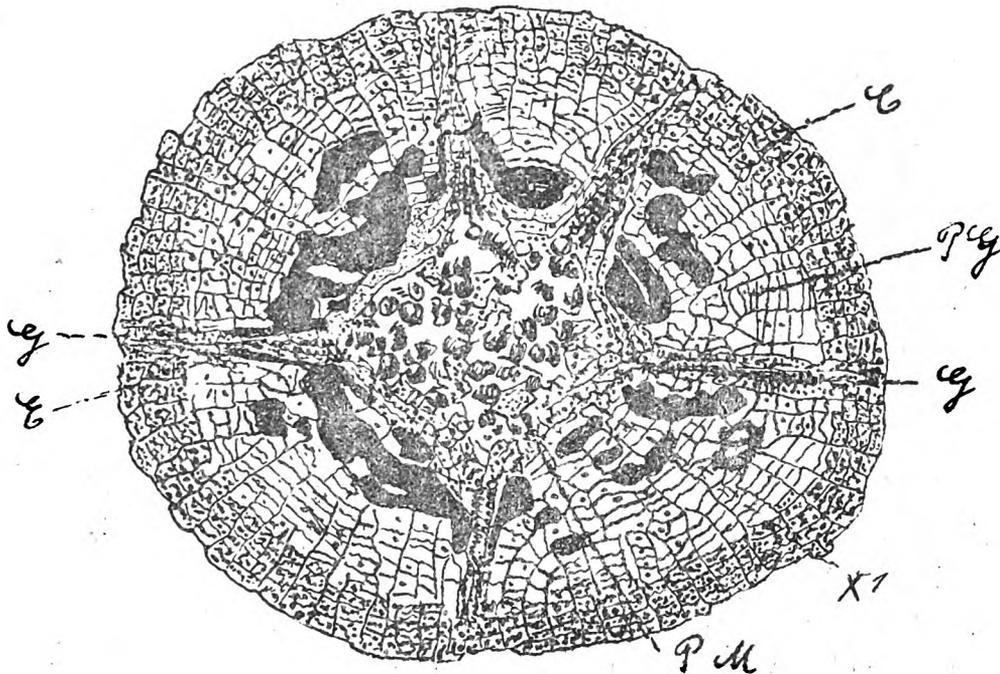


Fig. 2.

Is. lacustris. Querschnitt durch den zentralen Teil des Stammes. Die dunklen Flecken sind schleimerfüllte Prismazellen. Bei E Emporlaufen des Schleimes am Gefässbündel. C Cortex; P G Prismazellen; P M Parenchymmantel; X¹ primäres Xylem; G Gefässbündel (nach WEBER).

Autoren die verschiedensten Ansichten.

MOHL (16) erkennt sie noch nicht als eine besondere Schicht an, sondern rechnet sie noch als zum Kambium gehörig.

HOFMEISTER (7) trennt schon das Kambium von seinen nach innen abgegebenen Produkten und weist hin, dass hier auch Tracheiden vorkommen.

RUSSOW (14) schreibt ihnen als erster die Eigenschaft des Phloems zu. Er führt aus, dass wie die Xylemelemente der Blattgefässbündel in den zentralen Xylemteil des Stammgefässbündels münden, so setzen sich die Phloem-Elemente direkt in die Prismazellen fort. Durch die deutlich verdickten und fein getüpfelten Wände ähneln sie besonders im Querschnitt den Gitterzellen der Coniferen. Gewiss wird daher auch bei beiden die Funktion gleich sein. Ihre abweichende Form sei durch die verschiedenen Wachstumsverhältnisse beider Gewächse zu erklären.

WILSON SMITH (17) wendet sich gegen die Phloemtheorie von RUSSOW. Er hebt

die komplizierte Zusammensetzung der Prismazellen hervor und gibt an, dass er in ihnen keine typischen Siebzellen finden kann, wohl aber ausgeprägte Tracheiden.

SCOTT und HILL (4) sind Anhänger der Phloem-Theorie, die sie noch weiter ausbauen. Sie unterscheiden in der Prismenzellenschicht 3 Zellarten: ein sekundäres Parenchym mit auffallend viel Stärke, das sekundäre Holz mit feinen Tracheiden und das sekundäre Phloem, das aus kernlosen Zellen mit netzförmig verdickten Wänden besteht.

STOKEY (15) betrachtet die Prismazellen-Schicht als sekundäres Xylem. Sie geht davon aus, dass das Kambium nur Parenchym entwickelt. Im Laufe der Zeit wird das Parenchym durch Verdickung der Wände in Tracheiden umgewandelt, doch nicht alle Parenchymzellen machen diese Umwandlung vollkommen durch. Einige bleiben im Anfangsstadium dieser Entwicklung stehen und erhalten dadurch ihr getüpfeltes Aussehen. Sie weist darauf hin, dass ihre Färbungen der Prismazellen den Xylemcharakter derselben unzweifelhaft nachgewiesen haben, dagegen sind in ihnen keine Kallusreaktionen vor sich gegangen, was nach ihrer Meinung gegen den Phloem-Charakter spricht. Ein Zusammenhang des Phloems der Blatt- und Wurzelgefässbündel einerseits mit den Prismazellen andererseits ist bei jungen Blättern oder Wurzeln nicht vorhanden. Diese Verbindung tritt erst bei älteren Gefässbündeln durch die überwältigende Tätigkeit des Kambiums ein.

WEST und TAKEDA (10) stellen sich ganz auf den Boden der Phloem-Theorie und nehmen den Gedanken von SCOTT und HILL auf, indem sie auf die drei verschiedenen Zellarten in der Prismazellen-Schicht hinweisen, auf das sekundäre Xylem, das aber bei *Isoetes japonica* fehlt, das Parenchym und auf das sekundäre Phloem, in dem sie Siebplatten beobachten, und dem Stärke vollständig fehlt.

WEBER (11) hat sich mit diesen Prismazellen sehr eingehend beschäftigt. Um zu entscheiden, ob sie xylematischer oder phloematischer Natur sind, untersucht er die Art der Tüpfelung dieser Zellen sehr genau. Er findet bei allen anatomisch untersuchten Arten, z.B. *Isoetes lacustris*, *Isoetes malinverniana*, *Isoetes hystrix*, *Isoetes Gardneriana* und *Isoetes Goebellii* getüpfelte Prismazellen. Eine ähnliche Tüpfelung beobachtet er auch in der äussersten Rinde, deren Zellen ihre Stärke bereits verloren haben, und deren Zellwände zum grössten Teil gebräunt sind. Das lässt sich dadurch erklären, dass diese Zellen ebenso wie die Prismazellen durch das Kambium gebildet worden sind, dessen Eigentümlichkeit es ist, nur getüpfelte Zellen zu entwickeln. Es ist anzunehmen, dass natürlich auch in den übrigen Cortex-Zellen Tüpfel sein müssen. Da aber diese Zellen viel Fett-Tropfen und Stärkekörner enthalten, ist es sehr schwer, die Wandstruktur klar zu erkennen.

WEBER (11) behandelt daher Mikrotomschnitte von *Isoetes lacustris* und *Isoetes malinverniana* mit Diastase, um die Stärke zu zerstören. Nach Färbung mit wässrigem Methylenblau stellt er fest, dass das gesamte Speicher-Parenchym mit ausgeprägten Tüpfeln versehen ist. Auch die ganz jungen Cortex-Zellen, die dicht am Kambium liegen und noch sehr viel Plasma entfalten, zeigen nach Behandlung mit Eau de Javelle und Anilinblau die charakteristischen Tüpfel in den Wänden. So finden sich in allen Produkten des Kambiums, die nach aussen abgeschieden worden sind, diese Tüpfel. Das Kambium unterscheidet sich von den benachbarten Cortex- und Prismazellen nur durch die Beschaffenheit des Inhalts. Da aber der Zellinhalt zur Untersuchung der Wandstruktur entfernt werden muss, ist es schwer, die Kambiumzellen in einem inhaltlosen Schnitt zu finden. WEBER (11) zeigt uns aber einen solchen Schnitt, an dem aussen unzweifelhaft Cortex- und Prismazellen zu erkennen sind. In der Mitte des Präparats muss sich daher das Kambium befinden, welches aber auch getüpfelt ist. So kann man mit ziemlicher Sicherheit schliessen, dass alle Kambiumzellen mit Tüpfeln versehen sind. Auch die Produkte des Kambiums, die nach innen gebildet worden sind, führen Tüpfel. Nur die sekundären Tracheiden sind nicht getüpfelt. WEBER (11) beobachtet aber eine deutliche Tüpfelung der Zellwände sogar in dem Parenchymmantel, dann in dem grosszelligen Parenchym, das zwischen den primären Tracheiden liegt, weiter in den Zellwänden der Blätter und Wurzeln. Besonders deutlich auch ohne jede Behandlung sieht man sie an einer Stelle zwischen dem Sporangium und dem dahinter verlaufenden Gefässbündel.

Die Tüpfel sehen in den einzelnen Teilen der Pflanze sehr verschieden aus. Sie sind entweder rundlich oder oval. Gestreckte Zellwände haben ovale Tüpfel, die wir recht gut in den lang gestreckten der äussersten Rinde und in den gestreckten Prismazellen beobachten können. Meistens stehen die Tüpfel in Gruppen neben einander in der Zellmembran. Sind die Zellen lang und schmal, so lösen sich oft diese Gruppen auf. Die Tüpfeln sind dann einzeln oder paarweise auf den Zellwänden verstreut. Die Tüpfel, die am weitesten differenziert sind, sehen aus wie grosse helle Flecken, die von vielen dunklen Brücken durchzogen sind und so kleinere Teile auf denselben abgrenzen.

WEBER (11) stellt fest, dass die Tüpfelung der Prismazellen unmöglich ihre Phloemnatur beweisen kann, wie es die Autoren seit RUSSOW immer wieder versucht haben, da doch die Tüpfel in allen Teilen der Pflanzen vorkommen und daher nicht als typische Siebplatten anzusehen sind.

Nun versucht WEBER (11) die Natur der Prismazellen chemisch festzustellen. Er knüpft an die Arbeiten von SCOTT und HILL (14) an, die darauf hinarbeiten, dass die älteren Teile der Prismazellen oft ganz mit Schleim angefüllt sind, der sich mit Korallin-Soda färben lässt, was sie als Beweis für die Phloemnatur derselben ansehen. Diesen Kallusschleim findet auch WEBER (11), doch ist nach ihm Kallose nicht unbedingt ein Zeichen für die Phloemnatur der Prismazellen. Er stellt fest, dass dieser Schleim ein Gemisch aus verschiedenen Schleimarten ist, und zwar aus Kallose, Zelluloseschleim, Pektin und Eiweiss. Auch noch in dem Phloem der Leitbündel findet sich Eiweiss vor. Merkwürdig ist es, dass das Eiweiss an beiden Stellen nur in Verbindung mit Schleim vorkommt. So wird in den äusseren schleimlosen Prismazellen und auch im Parenchymmantel, in dem nach WEST und TAKEDA (10) das primäre Phloem sein soll, kein Eiweiss gefunden.

WEBER (11) beobachtet an acht verschiedenen Arten mit der grössten Sicherheit die Eiweissreaktionen. Er folgert daraus, dass die schleimerfüllten Zellen der inneren Prismazellen die eiweissleitenden Elemente im Stamme sind, die auch das Phloem der Wurzel- und Blattleitbündel mit einander verbinden. Obwohl diese Zellen die physiologischen Leistungen der Phloem-Zellen im Stamme ausführen, so lehnt es WEBER (11) ab, sie als Phloem zu bezeichnen, da sie sich durch ihre kastenförmige Form morphologisch ganz wesentlich von dem röhrenförmigen echten Phloem in den Blatt- und Wurzeleitbündeln unterscheiden. Er entscheidet sich daher für den Namen: eiweisshaltige Parenchymzellen, der aber nur den inneren schleimerfüllten Prismazellen zukommt.

Fassen wir die Tätigkeit des Kambiums kurz zusammen: das Kambium gibt nach aussen Parenchym ab, aus dem sich die dicke Cortexschicht bildet, die mit Vorratsstoffen sehr reich versehen ist. Nach innen zu gibt es die Prismazellen ab. Sie stellen ein kompliziertes Gewebe dar, in dem zwei Arten von Zellen zu unterscheiden sind: stärkehaltige, die dicht am Kambium liegen, und leere Zellen, welche die älteren Kambiumprodukte sind und sich im Laufe der Zeit mit Schleim füllen, der neben anderen Substanzen auch Eiweiss enthält. Die inneren eiweisshaltigen Prismazellen haben die Funktion des Phloems im Stamme.

Wir haben uns hier so ausführlich mit dem Stamme und den Ansichten, die darüber von den einzelnen Autoren vertreten worden sind, beschäftigt, weil sie uns bestätigen wie "primitiv" die Isoetaceen in ihrem Bau sind. Wenn beispielsweise die Autoren in ihrer Meinung über die Natur der Prismazellen so weit auseinander gehen, dass die einen sie als sekundäres Xylem, die anderen als Phloem bezeichnet haben, so hängen diese Gegensätze damit zusammen, dass die Differenzierung des Gewebes im Stamme noch fast garnicht erfolgt ist. Es handelt sich tatsächlich in dem ganzen Stamme um ein Parenchymgewebe, das für keine bestimmte physiologische Leistung differenziert ist, sondern noch imstande ist, je nach den Umweltsbedingungen jede Funktion auszuführen, was als ein Zeichen von Primitivität der Pflanze oder als ein Stehenbleiben auf jugendlicher Gewebeausbildung anzusehen ist. Wir können hier die Frage aber nicht ganz sicher entscheiden.

Die Wurzeln der Isoetaceen entspringen, wie wir es schon erwähnt haben, aus jedem Stelenast, der sich in viele Leitbündel spaltet, die dann in der Mittellinie

der Furchen, dem Ausgangspunkt der Wurzeln, in dieselben übergehen. Bei zunehmendem sekundären Dickenwachstum des Stammes erzeugt das Kambium nach aussen hin immer mehr Rindenparenchym-Zellen. Diese drücken immer stärker auf den äussersten Cortex, der sich nun weiter dehnt. Da die Kambiumtätigkeit in den Lappen recht stark ist, in den Furchen aber garnicht beobachtet wird, ist der Druck, der in den Lappen auf den äussersten Cortex ausgeübt wird, besonders gross. Schliesslich löst er sich in den Furchen los. Dabei zieht er die Wurzelgefässbündel aus der Mittellinie der Furche weiter hinauf nach den beiden Seitenwänden. Die mitgezogenen Gefässbündel sind aber elastisch und lassen sich etwas dehnen, sodass die Wurzeln auch hier in dieser neuen Stellung funktionieren können. Die Mittellinie der Furche ist jetzt frei geworden. Es entwickeln sich hier neue Wurzeln. Dadurch wird die Bewurzelung recht reich. Nun wirkt der Druck auf den äussersten Cortex von innen heraus weiter, der nun die Wurzelgefässbündel immer weiter mit sich zieht. Ihre Dehnbarkeit ist aber auch nur beschränkt. Daher reissen endlich die betreffenden Gefässbündel und zwar stets in der äussersten Cortexschicht; wahrscheinlich ist hier der Zug am stärksten. Dadurch werden sie ausser Funktion gesetzt. Die Leitung nach dem Stamme wird unterbunden. Die Gefässbündel schrumpfen zusammen und die zerrissenen Wurzeln sterben ab.

Nach MEYER (18) besteht die äusserste Schicht der Wurzel aus Epiblemzellen, die haarlose und haarerzeugende Zellen enthalten. Das fertige Epiblem, das aus toten Zellen gebildet wird, hat nur eine Schicht von Zellen. Die Form der Epiblemzellen ist isodiametrisch oder auch tangential gestreckt. An der Aussenwand sind sie vorgewölbt. Sie sind bräunlich gefärbt und besitzen keine Kutikula. Nur bis etwa 1 cm hinter der Spitze bleiben die Epiblemzellen lebend. Die Wurzelhaare werden in besonderen Mutterzellen gebildet, die durch ihren dunkleren Inhalt zu erkennen sind. Ihre Membranen sind noch umbildungsfähig und daher noch nicht bräunlich "konserviert" wie die anderen Epiblemzellen. Es ist ohne weiteres klar, dass wir es auch bei den Wasser-Isoeten mit ausgesprochenen Aufnahme-Wurzeln zu tun haben. Darauf weisen ja die durchlässige Epiblemschicht und die Wurzelhaare hin.

Unter dem Epiblem befindet sich das Rindengewebe, in dem äussere und innere Rinde zu unterscheiden sind. Die äussere Rinde enthält 2 bis 5 Schichten grössliger, dünnwandiger, radial angeordneter Zellen. Die innere Rinde ist ungleichmässig entwickelt. Daher verläuft das Gefässbündel nicht durch die Mitte der Wurzel, sondern an der Seite der Rinde, die der Stammfurchen zugekehrt ist (Fig. 3). Zwischen der inneren und äusseren Rinde bilden sich sehr früh Interzellulargänge, die sich bald auch zwischen den übrigen Schichten der inneren Rinde entwickeln. In der stärkeren Hälfte der Wurzel entstehen sie früher als in der schwächeren. Sie sind

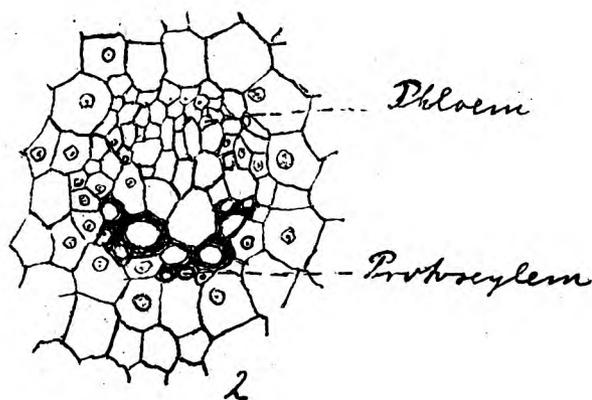
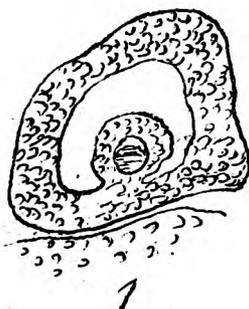


Fig. 3.

- 1) Querschnitt durch die Wurzel der *Is. melanopoda*.
- 2) Querschnitt durch das Wurzelgefässbündel der *Is. melanopoda* nach STOKER.

daher hier besonders gross. Das ist aber ein Zeichen für das Bestehen des Wurzel-drucks nur in den dünnen Wurzeln. Im Laufe der Zeit verschwinden die Scheidewände zwischen den radial hinter einander gelegenen Intercellulargängen. Es bildet sich nun ein grosser Gang, der sich noch dadurch vergrössert, dass er sich in tangentialer Richtung mit den Interzellulargängen vereinigt. In dieser stärkeren Wurzelhälfte wird nun durch den weiten Interzellulargang die innere Rinde von der äusseren ganz abgetrennt. Es zerreißen dabei auch die Zellen der inneren Rinde mit Ausnahme derjenigen, die an das Gefässbündel grenzen. So bildet sich die grosse Luftlücke, die von der äusseren Rinde begrenzt wird, und in der das Gefässbündel verläuft. In der schwächeren Hälfte der Wurzel wird das Gefässbündel durch das Gewebe der inneren Rinde an der äusseren befestigt. Bei dünneren Wurzeln besteht die innere Rinde in der schwächeren Wurzelhälfte nur aus einer Zellschicht. Hier findet sich auch noch ein Zusammenhang zwischen der äusseren und inneren Rinde.

Die lockere parenchymatische Innenrinde wird nach innen zu mit einer Endodermis begrenzt, die eine lückenlos anschliessende Schicht bildet. Ihre Zellen sind rund und mit geraden Querwänden versehen. Mit dem Beginn der Rindentrennung vollzieht sich in der Endodermis dicht am Wurzelscheitel die Anlage des CASPARYschen Streifens, der den Siebzellen des Gefässbündels gegenüber zuerst auftritt. Von diesem Streifen aus bilden sich links und rechts fortschreitend neue. Doch ist die Bildung von CASPARYschen Streifen auf eine schmale Zone der Endodermis beschränkt.

Das Gefässbündel durchzieht exzentrisch die Wurzel der Länge nach. Es ist kolateral und zylindrisch. Beim Austritt aus dem Stamme ist es von Parenchym umgeben. In kurzer Entfernung vom Stamme wird das Parenchym auf der Seite, die vom Mittelpunkt des Stammes fortliegt, durch Phloem ersetzt, das immer auf eine Seite des Gefässbündels beschränkt ist und im Vergleich zum Xylem im Umfang kleiner ist. Es ist auch viel ärmer an Phloem als das Blattgefässbündel. Das Phloemteil zeigt deutlich die beiden Entwicklungsstadien: das Proto- und Metaphloem. Dem Phloem gegenüber, an der Seite, die der Mitte des Stammes zugewandt ist, befindet sich der Xylemteil, an dem man auch Proto- und Metaxylem genau unterscheiden kann. In dem jungen Wurzelgefässbündel bilden sich zuerst das Protophloem und Protoxylem, die sich beide gewöhnlich auch gleichzeitig weiter differenzieren. Doch kommt es auch vor, dass das Protophloem in der Entwicklung vor dem Protoxylem einen Vorsprung hat. Gewöhnlich ist die Differenziation des Phloems früher abgeschlossen als die des Xylems, die hier recht langsam vor sich geht, viel langsamer als in den Blattgefässbündeln. Im Xylem finden sich wenige Netz- und Ringtracheiden vor. Doch fehlen Treppentracheiden vollständig.

Das Wachstum der Wurzel erfolgt durch eine Initialgruppe am Vegetationspunkt, die als Kalyptro-Dermatogen bezeichnet wird. Ganz zuerst entwickelt sich nach BRUCHMANN (8) das Proto-Kalyptro-Dermatogen, das durch eine perikline Wand nach aussen die erste Kappenzelle der Wurzel, nach innen die Kalyptro-Dermatogenzelle bildet. Diese teilt sich mehrmals antiklin und bringt so das Kalyptro-Dermatogen hervor. Aus diesem geht beim weiteren Wachsen nach aussen eine neue Kappenschicht, nach innen das Epiblem hervor. Fast gleichzeitig mit den Wachstumsvorgängen in dieser Schicht differenziert sich auch das Plerom zur Rinde mit der Endodermis und zum Gefässbündel. Darauf beginnt das Spitzenwachstum der Wurzel, das sich sehr bald steigert.

Die Entwicklung der ersten Wurzel beginnt mit der Bildung des ersten Blattes. Es entsteht "exogen" eine axile oder eine Haupt- oder Pfahlwurzel. Bei der Entstehung im Embryonalgewebe ist es immer schwer, exogene und endogene Entstehung auseinander zu halten, weil sich dann das ganze Gewebe noch mit beteiligen kann. Die zweite Wurzel ist eine Beiwurzel, die sich aber endogen und seitwärts an der Keim-Axe entwickelt. In derselben Weise werden alle übrigen Wurzeln gebildet, und zwar stets in bestimmter gesetzlicher Beziehung zu den Blättern. Das zeigt, dass die Wurzeln nicht Haft-, sondern Aufnahme-Organen sein müssen. Nach GOEBEL (19) entsteht "ziemlich median unterhalb der beiden ersten Blätter je eine Wurzel, später schräg unterhalb jedes Blattes, und zwar auf jeder Seite abwechselnd nach rechts und links von der Blattmediante der folgenden Blätter je eine weitere Wurzel". Dadurch

bildet sich an der Stammbasis ein bilaterales System, nach dem auch die beiden Blattscharen geordnet sind.

Auch in der Wurzel finden wir echte Dichotomie, durch die die Verzweigung vor sich geht. Meistens beobachten wir eine vierfache Gabelung der *Isoetes*-Wurzel. Diese echte Dichotomie wird in dem Plerom eingeleitet. Der Pleromscheitel spaltet sich in zwei gleiche neue Äste. Diese neu entstehenden Gabeläste wachsen nun zentrifugal weiter und bilden die dichotomen Wurzelgabeln. Diese Art des Wachstums ist dem der Mutterwurzel entgegengesetzt, da letztere zentrifugal wächst. Die Dichotomie der Wurzel ist wohl ein Zeichen für phylogenetische Ursprünglichkeit.

Die Blätter entstehen im Meristem der Stammscheitel-Zellenfläche. Die äusseren Meristemschichten bilden nach BRUCHMANN (8) den Rindenkörper des Stammes. Hier entwickeln sich auch durch eine zur Oberfläche parallele Teilung die Blätter. Anfangs sind sie kleine Primordien. Auf ihrer Oberfläche gliedert sich durch Teilung einer Oberflächenzelle die Ligula ab. Im Primärstadium ist sie nach PFEIFFER (20) länger als das betreffende Blatt-Primordium. Sie übernimmt gleich in diesem Stadium die Funktion des Wasserausscheidens und ersetzt dadurch die wasserabscheidende Vorläuferspitze. Wir sehen darin ein Kennzeichen für die ausscheidende Wirkung der Ligula. Durch ihre Tätigkeit werden Bildungstoffe herbeigezogen. Die Transpiration wird durch die Guttation ersetzt. Bald wächst das Blatt weiter zu einer gestreckten Struktur mit einer breiten Basis, die dicht am Stamme sitzt.

Die Anordnung der Blätter wird durch den radialen Bau des Stammes bedingt, auf dem sie unmittelbar stehen. Nach SADEBECK (21) sind die Blätter an erwachsenen Pflanzen stets zu einer Spirale aus der Reihe $3/8$, $5/13$, $8/21$, $13/34$ angeordnet. "Die einfachere oder komplizierte Anordnung in solcher Spirale steht zur Zahl der in einer Vegetationsperiode gebildeten Blätter in Beziehung und kann daher bei einer und derselben Pflanze zunehmen und mit der Kräftigung des Stammes eine Steigerung erfahren".

In der Blattrosette befinden sich 3 Arten von Blätter. Innen sind die Laubblätter, welche die jüngsten Blattgebilde darstellen und den Übergang von einer Jahresgeneration zur anderen vermitteln. Daran schliesst sich der Kreis der Sporophylle mit den Mikrosporangien an. Ganz aussen in der Blattrosette stehen die Sporophylle mit den Makrosporangien. Bei den aquatischen Formen der Isoetaceen mit ununterbrochener Vegetation unterscheiden sich die Laubblätter nur sehr wenig von den Sporophyllen. So sind die Laubblätter der *Isoetes lacustris* nur etwas kleiner als ihre Sporophylle. Sporangium und Fovea fehlen den Laubblättern ganz. Ein viel grösserer Unterschied besteht darin bei den terrestrischen Arten, die eine ununterbrochene Vegetation haben. Bei *Isoetes hystrix* und *Isoetes Duriei* entwickelt sich nur der Scheidenteil des Laubblattes, der dann zu einer glänzend schwarzbraunen, karten- oder knorpelartigen Schuppe erhärtet. Diese Rückbildung des Laubblattes zu einer Schuppe tritt am Ende jeder Vegetationsperiode ein. Diese Schuppen bedecken den Vegetationspunkt in der Dürreperiode und schützen die zu neuer Entfaltung sich vorbereitenden Organe. Es kann sich hier um einen Schutz gegen Tiere ebenso wie gegen scheuernden, aufgewehten Sand handeln. Für letzteres spricht die Glätte der Schuppe.

Am ausgebildeten Sporophyll unterscheidet man 2 Teile. Der untere Teil ist schuppenartig ausgebreitet und kann vielleicht als Vagina angesprochen werden. Der obere Teil ist pfriemenförmig und wird als Lamina betrachtet. Die Vagina hat eine dreieckig-eiförmige Gestalt. An der Basis ist sie am breitesten, doch umfasst sie die Stengelebene, auf der sie steht, nicht vollständig. Die Scheiden der äusseren Sporophylle lagern sich dicht an die der folgenden und bedecken diese mehr oder weniger. Dadurch wird am Grunde der Blattrosette eine Art Zwiebel gebildet. Der Rücken der Vagina wölbt sich recht stark nach aussen. Die Innenseite ist etwas concav. Hier befindet sich eine länglich-runde Grube (fovea) Fig. 4, die sogenannte Sporangiumgrube, in der sich das Sporangium entwickelt. Ihr unteres Ende reicht bis ganz dicht an die Basis der Vagina. Bei einzelnen Arten entwickelt sich der Rand der Fovea zu einem ganz dünnen Häutchen, dem Indusium oder Segel (velum), welches das Sporangium ganz bedeckt. Andere Arten besitzen ein schmales Indusium,

das nur durch scharfe Ränder der Grube angedeutet ist. Bei einigen andern fehlt es ganz. Über der Fovea liegt die kleine Ligulargrube, die nur durch den Sattel (sella) von ihr getrennt. Aus dieser Gruppe tritt die Ligula hervor, die durch Weichheit des Gewebes ausgezeichnet ist (Fig. 4, I u. II). Am unteren Rande des Grübchens befindet sich eine aufwärts anliegende Lippe (labium). Der obere Rand wölbt sich allmählich nach oben und geht dann in die Blattfläche über. Der Basalteil der Ligula, welcher sich im Grübchen befindet, wird auch als Zungenfuss oder Glossopodium bezeichnet. Zu beiden Seiten der Fovea und der Ligulargrube liegen 2 Regionen des Mattes. Die eine ist der Hof (area), der das durch die beiden Gruben besetzte Mittelfeld der Vagina umschliesst. Er ist als schwammige Auflockerung des Parenchyms zu betrachten, zwischen dem sich grosse Luftlücken befinden. Die zweite Region ist der Flügelrand, der die ganze Vagina umsäumt. Er ist ein dünnes Häutchen, das durchsichtig und fast farblos ist. Bei einigen Arten ist er sehr weit und übertrifft die eigentliche Vagina und das Drei- bis Vierfache an Länge. HILL (9) fand in der Vagina Schleimkanäle, die durch Zerstören von Parenchymsträngen entstanden sind. Je einer dieser Kanäle verläuft an jeder Seite des Gefässbündels. Sie gehen

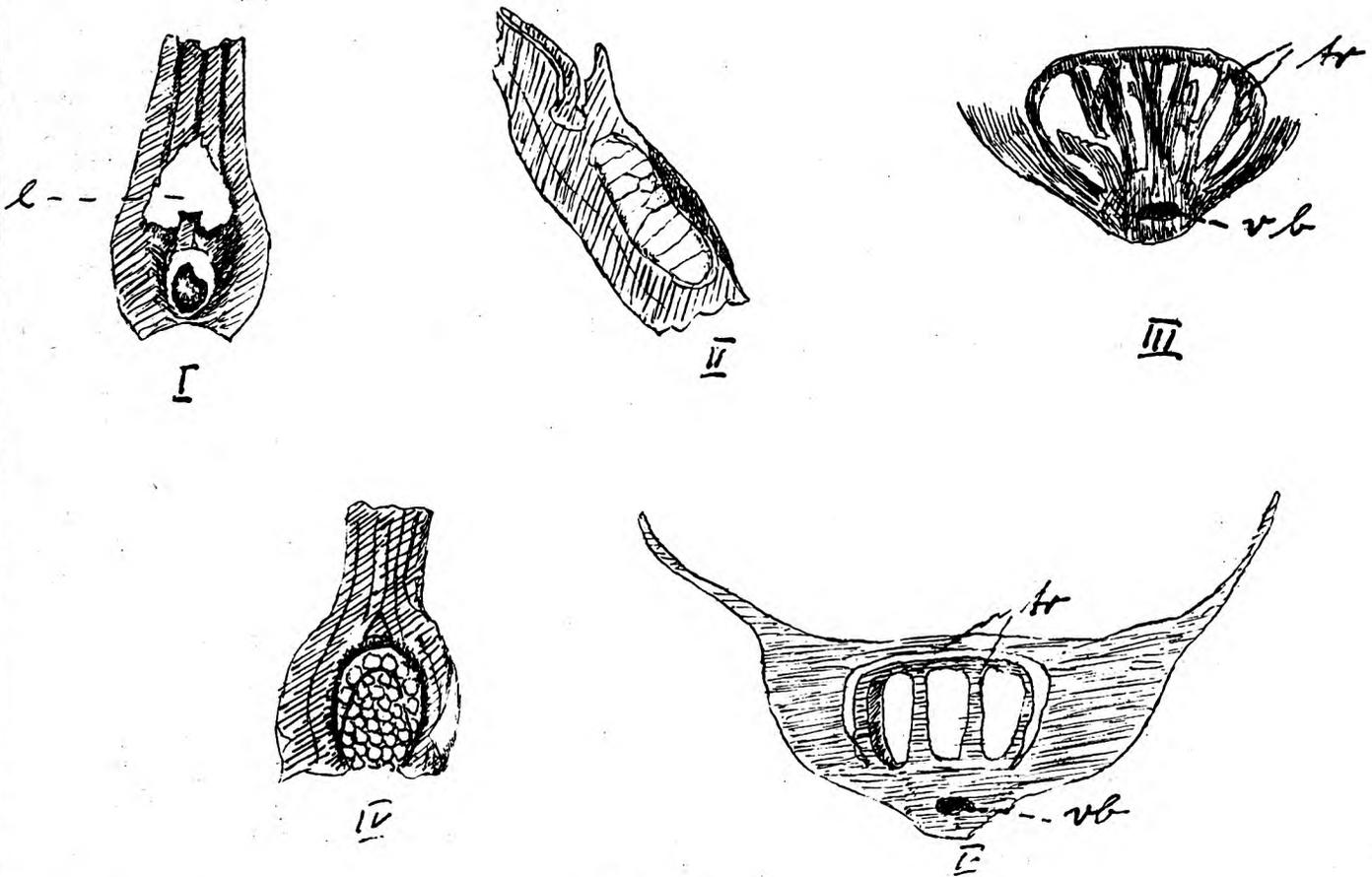


Fig. 4.

- I. Basis des fruktifizierenden Blattes mit Ligula (e).
 II. Längsschnitt des basalen Teiles eines Sporophylls mit seinem Mikrosporangium.
 III. Querschnitt durch ein Mikrosporangium.
 IV. Blattbasis mit Makrosporangium.
 V. Querschnitt durch ein Makrosporangium; tr. Trabeculae; vb. Leitbündel.
 I, II, III, V = *Is. lacustris*. - II = *Is. Bolanderi*; I = nach LUERSEN;
 II = nach HOFMEISTER; III und V = nach BOWER; IV = CAMPBELL.

genau so, wie die Parichnos der *Lepidodendra* und werden daher auch Parichnos genannt. Oft befinden sich in dem unteren Teile der Vagina sklerotische Verdickungen. Nach dem Absterben der Blätter bleiben diese sklerotischen Basalteile oft am Stamm zurück, die man dann als Blattfüsse bezeichnet. Vielfach beobachteten wir Stämme, die ganz mit solchen Blattfüssen besetzt sind.

Die Lamina (Fig. 5) wird der Länge nach von 4 Lufthöhlen (lacunae) durchzogen. Sie werden von kompliziert gebauten Diaphragmen durchsetzt. Bei aquatischen Formen kann man sie bei durchfallendem Lichte als dunkle Querstreifen beobachten. Am

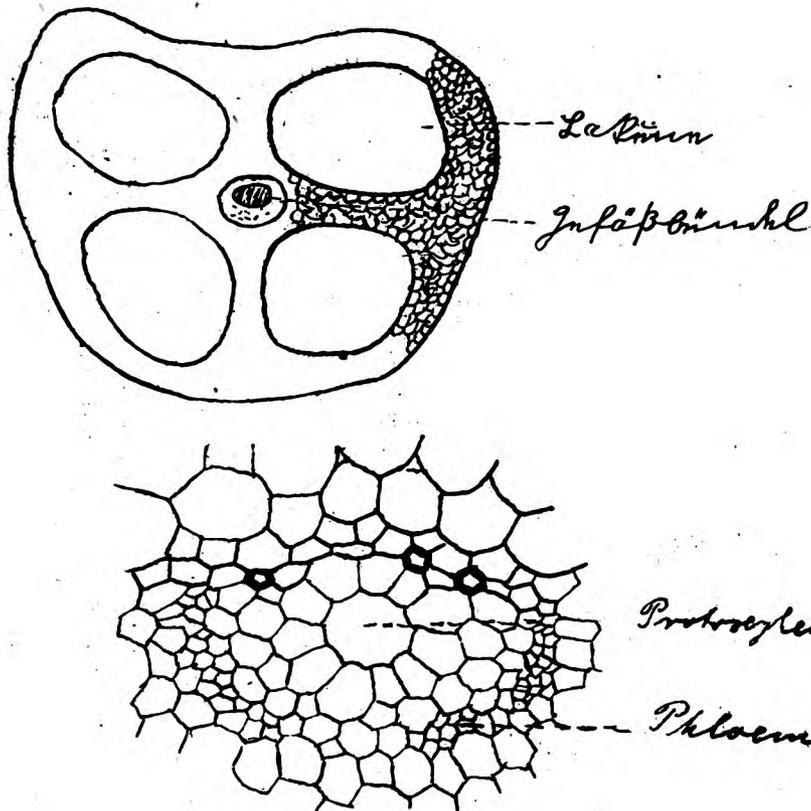


Fig. 5.

- I.) Querschnitt durch ein Blatt der *Is. echinospora*.
- II.) Querschnitt durch ein Blattgefäßbündel der *Is. echinospora* nach STOCKEY.

scheinend durch ihren langen Aufenthalt im Wasser ganz verloren. Alle Land-Isoeten haben gut ausgebildete Spaltöffnungen. Sie befinden sich stets längs der Lakunen, niemals aber auf den Scheidewänden, die die Lakunen trennen. Die Schliesszellen enthalten recht viel Chlorophyll. Sie nehmen zusammen etwa den Raum je einer Epidermiszelle ein. Vor der eigentlichen Spalte befindet sich ein Vorhof, der grösser und breiter ist als die Spalte. Er besteht aus zwei plattenartigen Vorsprüngen der Epidermis. Diese Vorsprünge sind bei Land-Isoeten, die unter dem Vorhof keine Atemhöhle haben, sondern bei denen die Spaltöffnungen direkt in die Lakunen münden, mit dicken Kutikulaschichten versehen. Bei diesen Arten, die besonders viele Spaltöffnungen haben, kommen dicht unter der Epidermis Sklereiden vor, die zu Bündeln angeordnet sind und bis zur Spitze des Blattes hinaufreichen, aber nach unten nicht bis zur Vagina gelangen. Nun ist es sehr merkwürdig, dass amphibische und sogar auch einige aquatische Arten, wie *Isoetes Malinverniana*, *Isoetes Boryana*, *Isoetes tenuissima* noch Spaltöffnungen an ihren Blättern besitzen, da sie doch besonders für die stets unter dem Wasser lebenden Pflanzen vollständig nutzlos sind.

Blatte der *Isoetes Lechleri* sind sie oft durch eine schwache Einschnürung auf der Aussenseite kenntlich. Die Lakunen sind bei den aquatischen und amphibischen Arten recht gross. Bei den Land-Isoeten sind sie dagegen sehr eng. Sie werden im oberen Teile des Blattes viel schmaler und hören meist schon in einiger Entfernung von der Spitze auf.

Eine recht merkwürdige Verschiedenheit im Bau der Blätter, die sich besonders krass bei den Wasser- und Land-Isoetaceen zeigt, besteht im Vorkommen von Spaltöffnungen. Die Arten, die stets unter Wasser leben (wie unsere *Isoetes lacustris*, *Isoetes echinosporum* und mehrere ausländische Arten) haben keine Spaltöffnungen. GÖBEL (23) kultivierte *Isoetes lacustris* längere Zeit als Landpflanze, doch zeigten sich an diesen Pflanzen nicht die geringsten Anzeichen dafür, dass sich die Spaltöffnungen wieder entwickeln könnten. Diese Fähigkeit haben sie an-

An eine Hydathodenwirkung derselben wollen wir im Hinblick auf die Ligula nicht denken. Anscheinend handelt es sich hier um Arten, die viel später als die *Isoetes lacustris* zum Leben unter dem Wasser übergegangen sind und infolgedessen die Reduktion dieser nutzlosen Organe noch nicht durchgeführt haben.

Ein Gefässbündel geht durch das ganze Blatt. Es verläuft von der Ligulargrube an fast genau in der Mitte desselben und bildet die zentrale Axe des Blattes. Von dieser Axe erheben sich 4 senkrechte Scheidewände, die aus mehreren Schichten von Parenchymzellen bestehen. Durch diese Scheidewände werden die Lakunen abgegrenzt. Bei einigen Arten, z.B. *Isoetes lacustris*, befindet sich in der Mitte des Gefässbündels ein Intercellulargang. Er ist wahrscheinlich durch Zerreißen von Tracheiden entstanden und mit einer "Kutikula" ausgekleidet, die aus einer Kohlehydratlamine besteht. Die Zellen, die ihn umgrenzen, haben nach RUSSOW (14) einen CASPARYschen Streifen, der gewellt und gegen Schwefelsäure widerstandsfähig ist. Die chemische Beschaffenheit desselben ist anders als bei der Wurzel. Nach MAGER (18) verläuft er fast auf der ganzen Breite der Radialwand dieser Endodermiszellen, deren Tangential-Innenwand verdickt ist. Doch ist in dem Streifen nur eine geringe Verholzung vorhanden. STRASBURGER stellt fest, dass bei den terrestrischen *Isoetes Duriei* und *Isoetes hystrix* die Endodermis und zum Teil auch die Wände innerhalb des Gefässsteils kutinisiert beziehungsweise verholzt sind.

Die Blattgefässbündel sind überwiegend collateral gebaut, bei einzelnen Arten neigen sie an manchen Stellen des Blattes zum radialen Bau.

In den einzelnen Teilen des Bündels befinden sich bei den verschiedenen Arten recht wesentliche Abweichungen. So ist bei einigen, z.B. bei *Isoetes lacustris*, das Xylem sehr wenig entwickelt. Es setzt sich hauptsächlich aus Parenchymzellen zusammen, zwischen denen sich nur wenige Ring-, Spiral- und Netztracheiden befinden. Auch im Phloem befinden sich keine deutlichen Siebzellen, sondern prismatische, zartwandige Zellen, die an der Peripherie des Bündels dickwandig werden. So sehen wir also, wie weit die Reduktion der leitenden Elemente im Blatt bei den ältesten aquatischen Formen, zu denen *Isoetes lacustris* zweifellos gehört, vorge-schritten ist. Zwar ist bis zur Ligula das Bündel gut entwickelt. Das Blatt kann eben nicht transpirieren, also "braucht" es auch keine Wasserzuleitung.

Auch bei *Isoetes echinospora* ist das Blattgefässbündel im unteren Teile des Blattes recht gut entwickelt. Über der Ligula wird es viel dünner. Es ist auch bei dieser Pflanze kollateral, doch zeigt es im oberen Teile einen mehr radialen Bau. Die Differenzierung des Phloems geht der des Xylems voraus. Doch kann sie auch gleichzeitig erfolgen. Das Protoxylem ist exarch. Es entwickelt sich auf drei Seiten des Bündels zum Metaxylem. Auf der vierten Seite desselben ist das Phloem. Das Xylem besteht hier aus Spiral- und Ringtracheiden oder aus Tracheiden mit unregelmässigen Spiralen. Das Protoxylem ist daran zu erkennen, dass die Spiralen und Ringe der Tracheiden weiter sind. Im unteren Teile des Blattes sind die Zellen des Protoxylems klein und heben sich nur sehr wenig von denen des Metaxylems ab. Sie weisen schon hier die ersten Zeichen des Zerreißens auf, welches im oberen Teile weitere Fortschritte macht. Wenn diese Zellen im alten Blatt ganz aufgelöst werden, dann bildet sich in der Mitte des Gefässbündels ein recht grosser Kanal, von dem bereits gesprochen worden ist. Das Phloem besteht nach STOCKEY (15) aus sehr langen und schlanken "Siebröhrchen", welche terminale Siebplatten tragen. Wir haben gesehen, dass in dem Teil des Blattes über der Ligula das Xylem plötzlich an Umfang abnimmt. Diese Abnahme kommt im Phloemteil nicht vor. Das Phloem ist überall ziemlich gleichmässig entwickelt und verläuft im unteren Teile des Blattes auf einer Seite des Gefässbündels in der Form eines Bandes, während es im oberen Teile einen Bogen bildet.

Das Gefässbündel der *Isoetes Tuckermant* ist sowohl im Umfang als auch in der Struktur nicht so gut entwickelt wie das der vorher betrachteten Art. Das Gewebe ist hier nicht sehr differenziert. Die Zellwände sind sehr dünn. Das Phloem ist sehr wenig entwickelt, bei dem Siebplatten nicht klar hervorkommen. Noch stärker reduziert ist das Xylem. Es wird im oberen Teile des Blattes durch das Phloem, das hier die Form eines Bogens hat, von beiden Seiten umfasst. An den beiden Enden des

Bogens entwickelt sich das Phloem stärker als in der Mitte, sodass es stellenweise den Anschein erweckt, als ob diese beiden Lateralgruppen des Phloems nebeneinander liefen. Hier haben wir es wieder mit einer ausgesprochenen aquatischen Art zu tun, bei der ebenso wie bei *Isoetes lacustris* die Reduktion der Leitungsbahnen sehr weit vorgeschritten ist.

Das Blattgefässbündel bei *Isoetes Nuttallii*, einer typischen terrestrischen Art, ist dagegen viel besser entwickelt und grösser als in den vorigen Arten. Das Xylem ist hier auch im oberen Teile des Blattes reichlich vorhanden. Es setzt sich gewöhnlich aus 8 - 10 Tracheiden-zusammen. Das Protoxylem in diesem Abschnitt besteht aus grossen Zellen, die sich später auflösen und in der Mitte des Gefässbündels einen Kanal mit stark verholzten Wänden bilden. Bei diesen terrestrischen Formen findet sich nicht nur eine Guttation durch die Ligula, sondern auch eine Transpiration des darüber stehenden Blattes. Das zeigt sich ja auch in der Organisation des Blattes. In dem Abschnitt am Sporangium hat das Metaxylem die Form eines Halbmondes, dessen Enden oft sehr stark entwickelt sind. In diesen Fällen wird das Bündel häufig mesarch. Auch das Phloem ist sehr gut entwickelt. Die Siebröhren sind oberhalb der Ligula zu starken Fasern umgebildet. Das Merkwürdige an dieser Art ist, dass auch das Sporangium sehr gross ist. Während bei der *Isoetes Tuckermanni*, die sehr reduzierte Leitungsbahnen hat, das Sporangium verhältnismässig sehr klein ist. Das führt STOKLEY (15) zu der Annahme, dass die Grösse und Entwicklung der Blattgefässbündel nicht von der Grösse des Blattes, sondern von dem Standort und der Grösse des Sporangiums abhängen. Unsere Ansicht deckt sich auch mit der letzteren, als wir eben bei den aquatischen Arten überall auf die Reduktionen von Organen hinwiesen, die unter den neuen Lebensverhältnissen immer mehr ihre ursprüngliche Funktion einbüssten.

Bei der Beschreibung des Blattes haben wir bereits die Ligula erwähnt. Da es sich um ein sehr merkwürdiges Organ handelt, das den Isoetaceen eigentümlich ist, und über dessen Funktion noch weiter diskutiert wird, wollen wir nun auf ihre Anatomie und Physiologie eingehen.

Die Ligula ist ein kleines, herzförmiges Organ (Fig 6). Wie auf der Oberfläche



Fig. 6.

Isoetes lacustris. A = Oberfl. d. Ligula. B = Stück aus d. Oberfl. d. Ligula.

des Blattes, so findet sich auch auf der Ligula eine Kutikula, die nicht bis zur Spitze derselben reicht. Sie ist nicht sehr fest an die Ligula angewachsen. Wenn die Zellen der Ligula mit dem Alter absterben, so löst sich die Kutikula los und wird oft von der Oberfläche abgehoben. Vom Rande der Ligula gehen papillenartig verlängerte Randzellen, die keine Kutikula haben und sich fingerförmig in eigentümlichen Krümmungen nach aussen biegen. In diesen Zellen, die den häutigen Rand der Ligula bilden, treten unregelmässige Wandverdickungen auf, die aus aufgelagerten Kohlehydratlamellen bestehen und nach MAGER (18) wahrscheinlich mechanische Bedeutung haben. An abgestorbenen Zellen einer älteren Ligula können diese Verdickungen nicht beobachtet werden. Allmählig sterben die Randzellen ab. Die Verbin-

dung zwischen Blatt und Ligula wird durch das Glessepodium vermittelt. An diesem bildet sich eine Primär-Endodermis, welche dasselbe von dem übrigen Blattgewebe abgrenzt und als Ligularscheide dient. Die Endodermis setzt sich an die benachbarte Epidermis der Ligula an. Das Glossopodium wird von sehr vielen kurzen und dicken Tracheiden umgeben, die grosse Ähnlichkeit mit dem primären Xylem haben. Bei *Isoetes lacustris* und *Isoetes Malinverniana* besteht keine direkte Verbindung zwischen diesen Tracheiden und denen des Gefässbündels. Das Gewebe der Ligula setzt sich aus zartwandigen Zellen zusammen, die weder Chlorophyll noch Stärke enthalten. Diese Zellen sind in Gruppen geordnet und bilden zwischen sich Gänge, die mit Wasser angefüllt sind. Die Gänge stehen mit Öffnungen an der Oberfläche der Ligula in Verbindung, gehen bis ins Glossopodium hinein und kommen hier in die Nähe der Tracheiden, die dasselbe umgeben. Dazwischen lagert sich die CASPARY-Endodermis. Diese kann also ebenso als "Pumpe" funktionieren wie es von SACHS (23) angegeben ist. Die frei mündenden Spalten stellen somit die *loca minoris resistentiae* dar. Die Öffnungen haben zwar eine funktionelle Ähnlichkeit mit stomatären Hydathoden, sind aber kaum solche.

WEBER (11) glaubt aus der morphologischen Beschaffenheit der Ligula, besonders aus dem Vorhandensein der fingerförmigen Randzellen und dem Reichtum der Tracheiden am Glossopodium, auf ihre Funktion als Aufnahme- und Abgabe-Organ zu schließen. Er versucht zuerst festzustellen, ob die Ligula trotz der Kutikula für Wasser und Lösungen durchlässig ist. Zu diesem Zwecke legt er eine unverletzte *Isoetes lacustris* 48 Stunden in eine Eosin-Lösung. Nach dieser Zeit waren die Zellen der Ligula stark rot gefärbt, während die Epidermis des spaltöffnungslosen kutikularisierten Blattes keine Färbung zeigte. Ebenso waren die Leitbündel und die Umgebung derselben lebhaft rot. Die Färbung der Ligula konnte sowohl durch direkte Aufnahme der Lösung als auch durch Ausscheidung der durch Wurzeln, Stamm und Blatt emporgezogenen Flüssigkeit erfolgen.

Um nun die direkte Aufnahme von Stoffen durch die Ligula nachzuweisen, legte er *Isoetes lacustris* kurze Zeit, etwa 5 Minuten, in Ferrozyankali. In dieser kurzen Zeit konnte die Lösung unmöglich den Weg durch die Wurzeln bis zur Ligula zurückgelegt haben. Nun wurden die Blätter einzeln abgespült und in Eisenchlorid gebracht. Der Erfolg war, dass sich in der ganzen Ligula ein Niederschlag von Berliner Blau bildete. Durch diesen Versuch glaubt WEBER (11) festgestellt zu haben, dass die Ligula tatsächlich als Aufnahmeorgan funktionieren kann.

Uns erscheint der Schluss, den WEBER gezogen hat, recht zweifelhaft. Wir haben darauf hingewiesen, dass die Kutikula recht lose auf der Ligula sitzt und letztere noch von Spalten durchzogen ist. Wäre es bei diesem Versuch nicht denkbar, dass es sich hier nur um eine passive Färbung der oberflächlichen Zellen handeln könnte? Da die Kutikula nicht fest angewachsen ist, gelangen die Farbstoffe ungehindert durch die Spalten in die Gänge der Ligula und hinterlassen dann den blauen Niederschlag. Es ist nämlich eine Erscheinung, dass Berliner Blau nicht in das Plasma eindringt. Ein Aufnahmeorgan muss in gewissem Masse aktiv bei der Aufnahme der Stoffe sein, was nur durch Plasma möglich ist. Die von der Ligula aufgenommenen Stoffe müssten dann doch in die Blätter und auch in den Stamm weitergeleitet werden. Zum mindesten müsste ein Überschreiten der Endodermis festgestellt werden. Das ist aber weder aus den WEBERSchen Versuchen zu ersehen, noch an unseren eigenen beobachtet worden. Die Funktion der Ligula bei *Selaginella*, die nach SEYD (20) in der Aufnahme und Abgabe der Stoffe besteht, kann nicht mit derjenigen bei *Isoetes* in Parallele gestellt werden. *Selaginella* ist eine verhältnismässig grosse Pflanze mit kleinen Blättern und meistens mit sehr gering entwickeltem Wurzelsystem. Da sie daher durch die Wurzeln nicht sehr reichlich mit Nahrung versorgt werden kann, ist es wohl leicht denkbar, dass sie zur Aufnahme von Stoffen, die in der Umgebung der *Selaginella* sehr häufig auf die Ligula gefallen sind, ein Organ gebildet hat. Da aber auch hier die Aufnahme nicht wahllos erfolgt, so erscheint ebenfalls ein CASPARYscher Streifen am Fusse der Ligula. Bei den Isoetaceen kann die Ligula kaum als Aufnahmeorgan in Frage kommen. Die kleinen Pflanzen haben verhältnismässig grosse Blätter und sehr gut entwickelte Wurzeln. Sie können also

durch ihre Wurzeln genügend Nährstoffe aus dem Erdboden herausholen. Die aquatischen Arten, z.B. *Isoetes lacustris* bewohnen Gewässer mit ganz klarem Wasser, das überhaupt sehr arm an Nährstoffen ist; sie sind somit nur auf die Stoffe im Boden angewiesen. Bei den terrestrischen Arten liegt die Aufnahme der Stoffe aus dem Boden noch viel näher.

Dagegen kann man die Funktion der Ligula als Abgabe-Organ sehr gut mit dem Leben dieser Pflanzen in Einklang bringen. Die aquatischen Arten wachsen stets auf dem Grunde von nährstoffarmen Gewässern. Sie müssen schon sehr grosse Mengen Wasser aus dem Boden herausholen, damit der geringe Gehalt von Nährsalzen, die in ihm vorkommen, für das Leben der Pflanzen ausreichen. Da der Verdunstungszug in den Wasser-Isoeten nicht vorhanden ist, wird durch Guttation soviel Wasser durch die Spalten der Ligula ausgeschieden, dass die Pflanzen genügend Nahrung aus der Erde bekommen.

Die Menge des durch die Ligula herausgepressten Wassers ist recht gross. Das kann man sehen, wenn eine *Isoetes lacustris*, die in feuchter Erde wächst, in einen Wasserdampf-gesättigten Raum gebracht wird. Sie scheidet dann auf dem Stammscheitel Wasser in solchen Mengen aus, dass man es als Tropfen zwischen der Blattrosette herausquellen sieht. Man kann wohl die Stelle des Austritts des Wassers nicht genau feststellen. Diese Ausscheidung durch die Ligula ist sehr wahrscheinlich, da der obere Teil des Blattes vollständig trocken geblieben ist, und der untere, an dem die Ligula sitzt, ganz nass gewesen ist. Auch ist die Kutikula des Blattes ein Fingerzeig dafür, dass das Wasser nur aus der Ligula herauskommen kann. Die älteren Blätter, die am Rande der Rosette stehen, scheiden kein Wasser ab. Die Ligula funktioniert bei ihnen nicht, da sie schon lange vor dem Absterben der Blätter unbrauchbar geworden ist. Bei den Land-Isoeten spielt die Ausscheidung des Wassers durch die Ligula eine wichtige Rolle. Sie müssen vor allen Dingen in der Regenperiode viel Nährstoffe aus der Erde herausholen, um die kurze Vegetationsperiode gut auszunutzen und sich genügend mit Baustoffen für die Ruheperiode zu versehen. Da in der Regenzeit die Verdunstung dieser Pflanzen nicht sehr erheblich ist, tritt auch bei ihnen die Guttation durch die Ligula ein, um die Wasserbewegung in der Pflanze so stark wie möglich zu gestalten. Auch der Schleim in den Randzellen der Ligula, auf den schon FARMER (12), SCOTT und HILL (9) hingewiesen haben, deutet auf die ausscheidende Tätigkeit derselben hin.

Die Sporangien, die mit einem ganz kurzen Stiel versehen sind, befinden sich in der Fovea der Sporophylle (Siehe Fig. 4, II und IV). Ihre erste Anlage geschieht erst dann, wenn die Ligula sich bereits zu einem Gewebekörper auszubilden angefangen und die Lippe sich hervorgewölbt hat. Das Sporangium entwickelt sich aus einer Gruppe von Epidermiszellen, die durch eine perikline Wand gleich im Anfange ihrer Entwicklung in eine epidermale Sporangiumwand und ein subepidermales Archespor geteilt werden. Sehr oft bilden sich nach dieser ersten Teilung durch weitere perikline Wände neue Zellen, die dem Archespor angefügt werden.

In den ersten Entwicklungsstadien liegt das Sporangium frei auf der Oberfläche des Blattes, doch wächst das Blattgewebe, welches das Sporangium umgibt, schneller und bildet um dasselbe einen Wall, der so eine Grube, die sogenannte Fovea, umschliesst. Gleichzeitig entwickelt sich am Sporangium ein kurzer, aber breiter Stiel, der aus den Zellschichten der Sporangium-Anlage entsteht, die an das Blattgefässbündel grenzen.

In der weiteren Entwicklung lassen sich keine Gesetzmässigkeiten der Teilungsrichtungen im Archespor feststellen. Fast in derselben Zeit, in der die ersten Zellen des Archespors gebildet werden, entwickelt sich das Velum in direkter Verbindung mit dem jungen Sporangium. Es scheint so, als ob die Bildung von Archesporzellen durch die Velumanlage begünstigt werden. So weit ist die Entwicklung bei Makro- und Mikrosporangien gleich.

Nun werden die Zellen des Archespors durch fortgesetzte Teilung in eine gleichartige, meristematische Zellmasse umgewandelt, die von einer zunächst einschichtigen Zellschicht, der Sporangiumwand, umgeben wird. Mit der Zeit hört die Zellteilung auf. Dann sieht man, dass in bestimmten Streifen des Sporangiums die

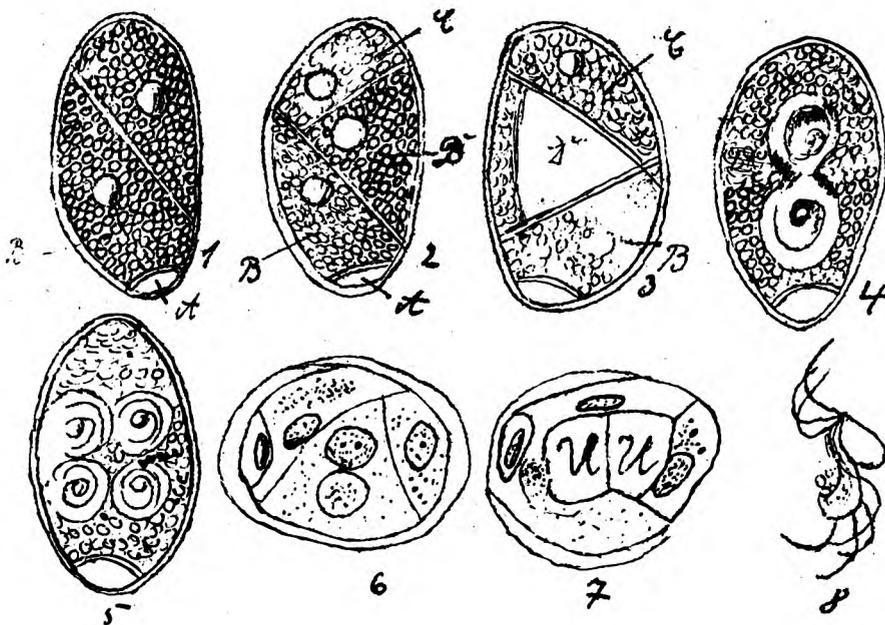
Teilung nicht so weit vorgeschritten ist, wie in den übrigen Teilen. Diese Streifen sind infolgedessen weniger ausgeprägt und bilden die Trabeculae, die hier im Mikrosporangium später mit einander anastomisieren (siehe Fig. 4, III). Diese und die primäre Sporangiumwand entwickeln die Tapetenzellen, die sich immer weiter teilen und stark vermehren. Das dazwischen liegende Gewebe ist ein umfangreicher Zellkomplex, der die Mutterzellen der Mikrosporen enthält. Aus jeder Mutterzelle werden 4 bilaterale Sporen gebildet. Dazwischen kommen auch einzelne tetraedische Sporen vor. Jedes Mikrosporangium enthält sehr viele Mikrosporen. Sie sind sehr klein und haben die Form von winzigen Kugelquadranten. Auf der Oberfläche des gelbbraunen Epispor befinden sich ganz feine Körner. Ihre Membranen sind bei der Reife stark verkieselt.

Die Entwicklung der Makrosporangien ist bis zur Entwicklung der Trabeculae, die aber hier nicht mit einander anastomisieren, ebenso wie bei den Mikrosporangien (siehe Fig. 4, V). Erst bei der Bildung von Sporenmutterzellen begegnen wir einem wesentlichen Unterschiede in der Entwicklung der beiden Arten von Sporangien. Im Makrosporangium bilden sich nur wenige Archosporzellen zu Sporenmutterzellen aus, während die meisten steril bleiben und sich nur vegetativ weiter teilen. Die Makrosporen-Mutterzellen sind anfangs isodiametrisch. Sie strecken sich aber sehr bald. Das Sporangium nimmt durch weitere Zellteilungen an Umfang bedeutend zu und erlangt eiförmige Gestalt. In seinem Plasma bilden sich gleichzeitig viele Stärkekörner. Die Makrosporen-Mutterzellen wachsen weiter, bis sie einen Durchmesser von etwa $75 : 65 \mu$ erlangt haben. Dabei gehen in ihnen Umlagerungen vor sich, die im Laufe der Zeit die Teilung einleiten. Das Wachstum des Sporangiums durch Zellteilung hält noch weiter an, auch wenn die Makrosporen-Mutterzellen vollständig ausgewachsen sind. Dadurch entsteht im Sporangium ein Hohlraum, den die Mutterzellen nicht ganz ausfüllen können. Sie lösen sich infolgedessen von dem Tapetum los. Die Tapetenzellen sind aber weiter teilungsfähig geblieben. Sie wölben sich nun infolge ihrer Turgeszenz in den Hohlraum hinein. Einzelne lösen sich sogar aus diesem Zellverbände, gelangen in den Hohlraum und nehmen ellipsoide oder kugelige Gestalt an. Doch allmählig verlieren sie ihren Inhalt. Die Sporenmutterzellen haben anfangs nur eine Membran, doch bald bildet sich an ihrer Innenseite eine zweite. Beide bestehen aus Pektin. Durch die Umlagerung während des Wachstums der Makrosporen-Mutterzellen differenziert sich die Inhaltmasse zu zwei aus Stärkekörnern und grobkörnigem Plasma bestehenden Klumpen, die nach den beiden Polen wandern. Zwischen ihnen entstehen hyaline Plasmastrahlen. Diese beiden Zellklumpen teilen sich noch einmal, sodass sie jetzt in tetraedrischer Anordnung zu einander liegen. Diese Tetraden sind durch Plasmastrahlen mit einander verbunden, die in den künftigen Zellplatten der Spezial-Mutterzellen zusammen kommen. Die Makrosporen-Mutterzellen sind dadurch gedehnt und kugelig gemacht worden. Der Kern liegt anfangs an der Peripherie der Mutterzelle. Im Stadium der Tetradenteilung wandert er in das Zentrum und teilt sich gleichzeitig in 4 Kerne, die sich einzeln an je einen Stärkeklumpen legen. Die Plasmastrahlen um die Stärkeklumpen vermehren sich sehr stark. Es werden nun in den 6 Ebenen, in denen sich die Strahlen der Tetraden begegnen, Zellplatten gebildet; Diese Platten entwickeln sich dann zu Zellwänden, die nun die Tetraden, die sogenannten Spezialmutterzellen, von einander trennen. Gleich darauf bildet sich eine neue Haut, die Spezial-Mutterzellenmembran, die die Tetrade ganz umgibt. Diese Membran ist gleichmäßig verdickt. Nur an dem künftigen Sporenscheitel und den Scheitelkanten bleibt sie verhältnismäßig dünn. Wenn die Hautschicht eine gewisse Dicke erlangt hat, bilden sich nach innen Einbuchtungen, aus denen später nach aussen Warzen und Stacheln wachsen, die für die reifen Spore so überaus charakteristisch sind. Unter dieser voll ausgebildeten Spezial-Mutterzellenmembran wird nun eine ganz dünne Lamelle angelegt, aus der sich die Sporenmembran entwickelt. Die Lamelle bildet das Exospor, das sich weiter in drei Lamellen spaltet. Jetzt differenziert sich zwischen dem Exospor und der Spezial-Mutterzellenmembran das Perispor. Durch eine Energide wird unter dem Exospor ganz innen die letzte Membran, das Endospor, abgeschieden. Während dieser Umbildungen werden die Makrosporen von den sterilen Zellen im Makrosporangium er-

nährt, und zwar wandern diese Stoffe durch die dicken Sporenmembranen hindurch, die trotz ihrer Dicke für sie durchlässig sein müssen. So wird die Spore ganz mit Inhaltsstoffen ausgefüllt, die bei der Reife nur aus Plasma und Öl bestehen. Durch Einlagerung von Kieselsäure im Perispor und in den äusseren Schichten des sich noch verdickenden Exosperms wird die Spore widerstandsfähiger. Die in ihr enthaltenen Energiden werden dadurch vor äusseren Einflüssen geschützt. Diese Sporen, die sich aus den Tetraden bilden und von der Spezial-Mutterzellenmembran und den neu gebildeten Membranen umgeben sind, stellen die entwickelten Makrosporen dar. Sie sind niedrige, dreiseitige Pyramiden mit schwach gewölbten Scheitelflächen und fast kugelig gewölbten Basalflächen. Die Scheitelflächen werden durch drei Scheitelkanten, die sich im Sporenpol treffen, von einander getrennt. Die Grenzen der Basalflächen bilden drei Randkanten. Alle diese Kanten sind hohe Leisten, die die gewölbten Flächen der Spore überragen. Diese Flächen sind mit sehr verschiedenen Gebilden versehen. Die Grösse der Makrosporen liegt bei allen Arten zwischen $1/3$ und $4/5$ mm.

Die Differenzierung in Makro- und Mikrosporen deutet auf ein ehemaliges Landleben hin. Nur in dem Fehlen geeigneter Örtlichkeiten zum Keimen der Prothallien kann man die Triebfeder zur Abkürzung des Generationswechsels erblicken. Auch dieser Umstand dient der Ansicht der abgeleiteten Natur der Wasserformen. Hinzu kommt noch der Umstand, dass *Isoetes lacustris* in sehr tiefen Wasserlagen überhaupt nicht fruchtet.

Bei den Isoetaceen finden wir keine besonderen Vorrichtungen zur Verbreitung der Sporen. Im Herbst lösen sich die Sporophylle mit den Sporangien vom Stamme los und schwimmen in gewaltigen Massen auf der Oberfläche der Seen. Im Laufe der Zeit verwesen meistens frühzeitig im Frühling hier die Sporangienwände. Nun werden die keimenden Sporen frei und gelangen auf den Grund des Wassers. Da sich die Sporophylle mit beiden Arten von Sporangien zu gleicher Zeit vom Stamme abgelöst haben, so fallen auch Makro- und Mikrosporen zusammen auf den Grund, wo alsdann die geschlechtliche Fortpflanzung vor sich gehen kann. Ehe sich die beiden Geschlechtszellen vereinigen können, müssen die beiden Arten der Sporen keimen. Bei der Keimung der Mikrospore wird an der einen Spitze eine ganz kleine Zelle (A) durch die erste Wand abgeschnitten (Fig. 7). Da sie sich nicht weiter teilen kann,



- 1 - 5. Keimung der Mikrosporen von *Isoetes setacea*.
- 6 - 7. Antheridien-Entwicklung bei *Is. echinospora*.
8. Spermatozoide von *Is. Malinverniana* (nach BELAJEFF).

wird sie als vegetative Zelle bezeichnet. Der übrige Teil der Mikrospore wird durch eine schräge und eine diese kreuzende Wand in die Zellen B, C und D zerlegt (Fig. 7, 2). Nach GOEBEL (21) sind die Zellen A, B und C Prothalliumzellen; nur die Zelle D ist die Antheridium-Mutterzelle.

BELAJEFF (24) dagegen bezeichnet nur die Zelle A als Prothallium, während die andern das Antheridium bilden sollen. GOEBELs Auffassung steht aber jetzt mehr im Vordergrund, weil dadurch bei den Isoetaceen die gleiche Prothallium-Entwicklung wie bei den übrigen heterosporen Pteridophyten gefunden wird. Durch die Zelle B geht eine perikline Wand, die sie in die Deckzelle E und die Spermatozoen-Mutterzelle D₁ teilt. Diese zerfällt nun in vier Teile, die sich strecken und durch Windungen einer Spirale auseinander gehen. Diese Gebilde sind die Spermatozoiden, die sich nun sehr lebhaft bewegen. Sie haben einen spiralgewundenen, bandförmigen Körper, der an dem vorderen Ende sehr viele, lange Cilien hat (siehe Fig. 7, 8). Das ist ein wichtiger Unterschied gegenüber den biciliaten Selaginellen.

Vor der Befruchtung durch ein Spermatozoid entwickelt die Makrospore im Innern das weibliche Prothallium, das die ganze Spore mit ihrem Gewebe ausfüllt. In der Spore ist anfangs ein grosser Nucleus. Dieser teilt sich schnell hintereinander, bis schliesslich 30 - 50 Kerne gebildet worden sind. Die Prothallium-Bildung schreitet von der Peripherie nach dem Zentrum fort, bis endlich der ganze Zellraum ausgefüllt wird. Am Scheitel, an dem später die Archegonien entstehen, geht die Zellteilung viel schneller als in den übrigen Teilen vor sich. Es entwickeln sich daher an diesem Pole viel mehr Zellen als in dem gegenüber liegenden. Sie wachsen weiter und sprengen die Sporenhülle in der Richtung der drei Scheitelkanten. Auf dem hierdurch frei gewordenen Scheitel des Prothalliums wird das erste Archegonium angelegt (Fig. 8). Es bildet sich nämlich unmittelbar unter diesem Scheitel eine grosse dreieckige Zelle, die sich zur Mutterzelle des ersten Archegoniums entwickelt. Durch eine perikline Wand wird sie nun in eine Deckzelle und eine innere Zelle, die primäre Zentralzelle geteilt. In der Deckzelle bildet sich zwei Längswände, die sich kreuzen und so vier Zellen abschneiden. Durch jede dieser Zellen geht eine Querwand hindurch, sodass zwei übereinander gelegene Zellen entstehen. Durch wiederholte Teilung werden so 4 Reihen gebildet, die je 4 Etagen hoch sind. Die primäre Zentralzelle wird durch eine Querwand in eine Halskanalzelle und die sekundäre Zentralzelle geteilt, die durch eine neue Wand in eine Bauchkanal- und eine Eizelle zerlegt wird. Nun werden die Wände und Energiden der Bauchkanalzelle resorbiert. In dem Archegonium liegt jetzt nur das abgerundete Ei mit seinem grossen Nucleus, das nun reif zur Befruchtung ist. In den Deckzellen bildet sich gleichzeitig ein Gang, der die Verbindung mit der Aussenwelt herstellt.

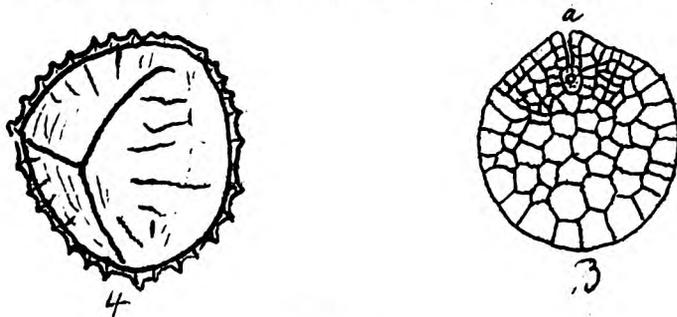


Fig. 8.

Isoetes lacustris Makrospore und weibliches Prothallium.

- A. = zwei Wochen nach der Aussaat, nach mehrstündigem Liegen in Glycerin, von oben gesehen. 60 mal vergrössert.
 B. = axiler Längsschnitt des Prothalliums, 4 Wochen nach der Aussaat. 40 mal vergrössert. a = ein breites geöff. Archegonium m. Embryonalzelle (nach HOFMEISTER).

Die Spermatozoiden können jetzt durch den Gang in das Ei eindringen und dasselbe befruchten. Bleibt die Befruchtung des ersten Archegoniums aus, so bilden sich nach seinem Absterben neue, die sogenannten sekundären Archegonien, die bei manchen Arten sehr zahlreich sein können. Es soll dadurch die Möglichkeit einer sexuellen Befruchtung vergrössert werden. Nach der Befruchtung bildet sich in der Zygote eine etwas schiefe Querwand, die sie in eine hypobasale und eine epibasale Zelle teilt. Durch die beiden Zellen geht eine zur ersten senkrechte und schneidet beide in Quadranten. Aus den beiden hypobasalen Quadranten entwickelt sich der Fuss des Embryos. Die zwei epibasalen differenzieren sich zum Kotyledon und zu der primären Wurzel. Der Stammvegetationspunkt wird auf diesem Stadium nicht beobachtet. Da er sich erst dann bildet, wenn die Quadranten undeutlich geworden sind, weiss man nicht bestimmt, an welchem er entsteht, vermutlich aber aus dem Wurzelquadranten. Dieses Organ wächst im ersten Stadium anscheinend durch eine tetraedrische Scheitelzelle weiter. Das weitere Wachstum wird aber durch eine Initialgruppe fortgesetzt. An der Basis des Kotyledons entwickelt sich sehr früh eine Zelle, die viel grösser ist als die anderen und die Mutterzelle der Ligula darstellt. Sie wölbt sich bald empor, teilt sich und wird im Verlaufe ihres Wachstums zu einer flachen, oben stark verbreiterten Schuppe. Zu derselben Zeit mit der ersten Anlage der Ligula beobachten wir an beiden epibasalen Quadranten eine Einschnürung, durch welche Kotyledon und Wurzel von einander getrennt werden. Der Fuss, der sich aus zwei hypobasalen Quadranten entwickelt hat, ist klein geblieben. Der ganze Embryo ist ganz vom Prothallium umgeben. Es ist unmöglich, den Ursprungsort der Initialien der Wurzel- und Blattgefässbündel genau anzugeben, da sie so nahe am Zentrum des Embryos auftreten, und man nicht deutlich erkennen kann, ob sie aus dem Wurzel- oder dem Kotyledonquadranten herauskommen. Von hier

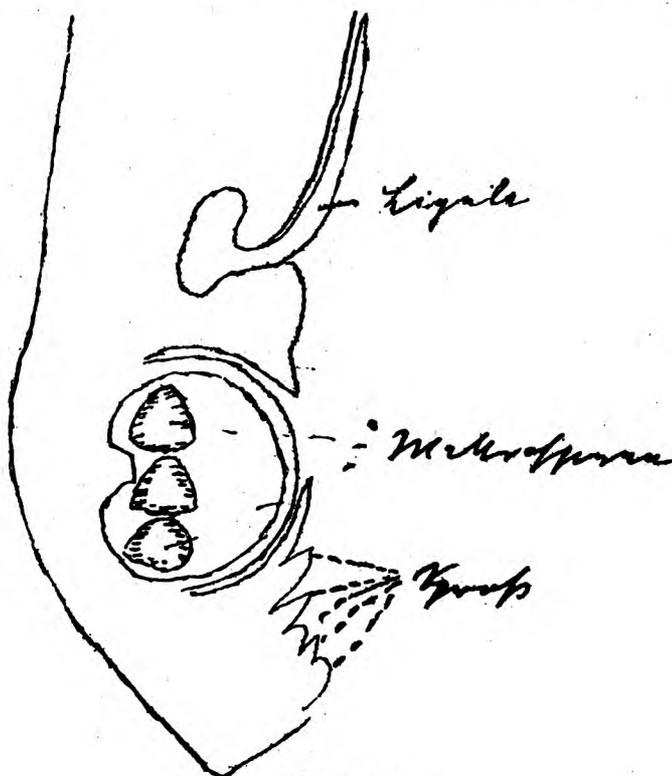


Fig. 9.

Isoetes lacustris. Längsschnitt durch ein Blatt, an welchem unterhalb eines reduzierten Makrosporangiums ein Spross entspringt.

Nach GÖBEL.

aus gehen sie in die entsprechenden Organe. Im Kotyledon erkennt man sehr bald die charakteristischen Lücken, die anfangs nur zu zweien neben einander laufen und sich erst später teilen. Endlich wächst der Embryo aus dem Prothallium heraus. Der Kotyledon geht nach oben mit einer recht weit entwickelten Ligula. Die Wurzel dringt in die Erde hinein und befestigt die junge Pflanze am Grunde des Sees. Die Ligula und die Ausbildung der Wurzel weisen auf eine frühe Ausnutzung des Bodens hin. Nun wird gleich das zweite Blatt angelegt. Diese Blattanlage hat die Form eines Hockers und entwickelt sich an der vom Kotyledon abgekehrten Seite des Stammes. An der Basis dieser Blattanlage bildet sich die zweite Wurzel. In diesem Stadium ist die Divergenz $1/2$, die beim weiteren Wachstum zu $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$ bis schliesslich $8/21$ verändert wird.

GÖBEL (19) führt Exemplare von *Isoetes lacustris* und *Isoetes echinosporum* an, bei denen sich an der Stelle der Sporangien kleine *Isoetes*-Pflänzchen bilden (Fig. 9). Ihre ersten Entwicklungsstadien stimmen mit denen der Sporangien überein.

Doch bevor das Gefässbündel im

Mutterblatt vollständig entwickelt, bildet sich schon dieser blattförmige Spross (Fig. 10). Erst später schiebt das Blattgefässbündel einen Ast zu dem sich bildenden Spross. Nun erzeugt dieser Wurzeln und Blätter. Bald trennt er sich auch von der Mutterpflanze, indem der ihn verknüpfende Teil abfällt.

Hier haben wir es mit einer Erscheinung der Apogamie zu tun, die sich aber von der bei Farnen vorkommenden unterscheidet. Bei den Isoetaceen ist das ganze Sporangium an der Bildung der ungeschlechtlich entstandenen Pflanzen beteiligt, sodass an solchen Blättern weder Makro- noch Mikrosporen vorhanden sind. GÖBEL (19) beobachtet ganze Büsche, die solche ungeschlechtlichen Pflanzen entwickeln, und die wieder in derselben Weise neue Sprosse anlegen. Man kann sehr leicht auf die Vermutung kommen, dass die Apogamie bei diesen Exemplaren erblich sei. Diese Art der Vermehrung ist bis jetzt nur an Exemplaren, die in grösseren Tiefen wachsen, beobachtet worden. Es wäre daher auch möglich, dass durch eine Veränderung der ursprünglichen Wachstumsbedingungen die betreffenden Pflanzen die Bildung von Sporangien verloren und dafür die ungeschlechtliche Fortpflanzung angenommen haben. Jedenfalls ist diese Art der Vermehrung bis jetzt bei keiner Land-Isoetes beobachtet worden. Das weist mit einer gewissen Bestimmtheit darauf hin, dass die Apogamie eine Reduktion der ursprünglichen geschlechtlichen Fortpflanzung sein muss.

Endlich kommen wir zu der Frage: welche Stellung nehmen die Isoetaceen im natürlichen Pflanzensystem ein?

Diese Frage ist bis in die neueste Zeit hinein sehr umstritten worden. Die Isoetaceen sind eben so eigenartig in Anatomie und Physiologie und dermassen verschieden von den übrigen Pteridophyten, dass es sehr schwer fällt, sie in das System richtig einzuordnen.

Meistens werden sie mit den Selaginellaceen in Verbindung gebracht, da beide die einzigen rezenten "Ligulaten" sind. Gewiss bestehen wichtige Übereinstimmungen zwischen beiden Gattungen. So zeigen beide Heterosporie. Aber diese tritt in den verschiedenartigsten Gruppen konvergent auf, sodass dieses Merkmal nicht zu hoch zu bewerten ist.

Dann befinden sich auch die Sporangien bei den Selaginellaceen in den Achseln der Blätter der Ähren (Fig. 11), während sie sich bei den Isoetaceen auf der Oberfläche der Sporophylle, also der Blätter, entwickeln. Grosse Ähnlichkeit besteht wohl bei beiden Gattungen in der Prothalliumbildung der Makrosporen. Die Entwicklung der Sporen dagegen ist bei beiden sehr verschieden. Auch die Art des Verbreitens der Sporen ist wesentlich anders. Die Isoetaceen haben keine besonderen Vorrichtungen, um die Sporen abzustossen. Die Sporangien verfaulen, und so werden die Sporen frei. An den Sporangien der Selaginellaceen finden sich Ausstreuungsmechanismen vor. Die Mikrosporangien haben zwei Klappen, die nicht bis zur Basis reichen, sondern ein schüsselförmiges Stück übrig lassen. Bei der Reife bilden sich an der Basis dieser Klappen zwei laterale Risse, durch welche die Sporen herausfallen. Die Makrosporangien besitzen an dem schüsselförmigen Stück eine deutliche Gelenkstelle, die durch einen Streifen dünnwandiger Zellen gebildet wird. An der Basis der Lappen entstehen auch zwei Risse. Dabei spreizen die Klappen so stark aus einander, dass

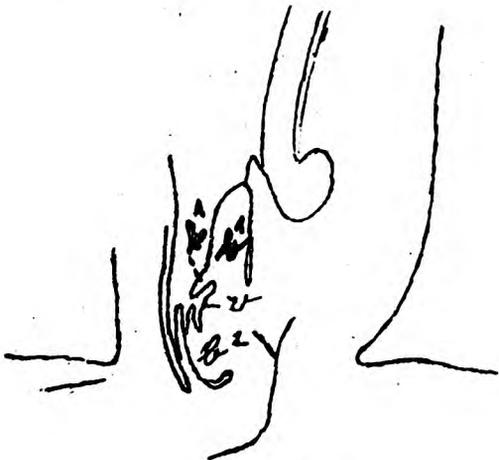


Fig. 10.

Isoetes lacustris. Längsschnitt durch ein Blatt mit blattbürtigem Spross. - b₁, b = dessen zwei erste Blätter, bei v der Vegetationspunkt. (Nach GÖBEL).

rangien der Selaginellaceen finden sich Ausstreuungsmechanismen vor. Die Mikrosporangien haben zwei Klappen, die nicht bis zur Basis reichen, sondern ein schüsselförmiges Stück übrig lassen. Bei der Reife bilden sich an der Basis dieser Klappen zwei laterale Risse, durch welche die Sporen herausfallen. Die Makrosporangien besitzen an dem schüsselförmigen Stück eine deutliche Gelenkstelle, die durch einen Streifen dünnwandiger Zellen gebildet wird. An der Basis der Lappen entstehen auch zwei Risse. Dabei spreizen die Klappen so stark aus einander, dass

die Makrosporen recht weit hinausgeschleudert werden. Wir haben hier eine viel weitere Differenzierung vor uns als bei den Isoetaceen. Auch die Anfänge von Samenbildung, die wir bei einzelnen Vertretern der Selaginellaceen beobachten können, weisen auf eine vollkommeneren Entwicklung hin.

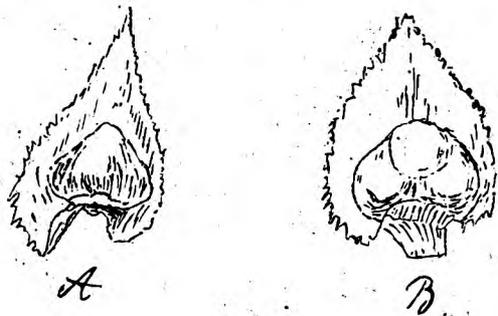


Fig. 11.

- Selaginella lepidophylla*.
 A. Sporophyll m. Mikrosporangium.
 B. Sporophyll m. Makrosporangium.
 Nach HIERONYMUS.

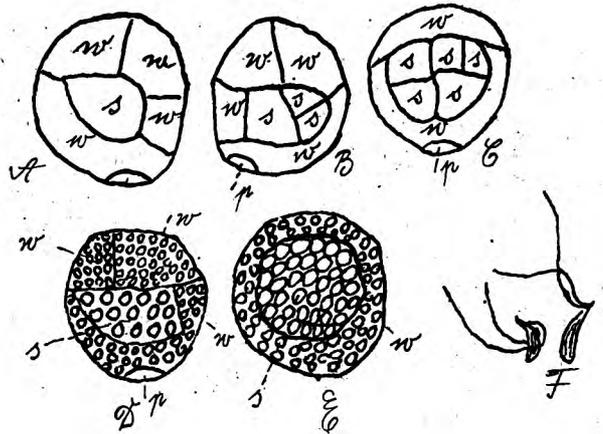


Fig. 12.

- A - E. *Selaginella stolonifera*.
 Keimung der Mikrosporen. Sukzessive
 Stadien. - p = Prothallium-Zelle,
 s = spermatogene Zellen, w = Wandzellen.
 F = *Sel. cuspidata* = Spermatozoid.
 Nach BELAJEFF.

Ein wesentlicher Unterschied kommt bei beiden Arten in der Entwicklung des Embryos vor. Der Embryo der Selaginellaceen hat zwei Kotyledonen und einen Embryoträger. Bei den Isoetaceen finden wir dagegen nur einen Kotyledo. Die Entwicklung eines Embryoträgers unterbleibt hier vollständig.

Am charakteristischsten aber ist die Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Spermatozoiden (Fig. 12). Bei den Isoetaceen haben wir viele Geißeln beobachtet. Die Spermatozoiden der Selaginellaceen sind durchgehend biciliat.

Die morphologische Beschaffenheit der Ligula zeigt bei beiden Gattungen zwar ähnliche Züge. Sie unterscheiden sich jedoch in ihrer Funktion wesentlich von einander. SEYD (20) hat festgestellt, dass die Ligula der Selaginellaceen hauptsächlich zur Aufnahme dient. Dagegen handelt es sich bei der Ligula der Isoetaceen lediglich nur um ein Abgabe-Organ.

Besonders aber fällt der Unterschied im äusseren Habitus beider Formenkreise ins Auge. Die Isoetaceen haben verhältnismässig grosse Blätter und gut entwickelte Wurzeln. Bei den Selaginellaceen dagegen finden wir recht kleine Blätter und meistens schwach ausgebildete Wurzeln. Der Stamm der Selaginellaceen, der oft von mehreren Leitbündelstelen durchzogen wird, ist recht gross und stark verzweigt. Er zeigt keine Spur von sekundärem Dickenwachstum. Der Stamm der Isoetaceen dagegen ist klein. Durch denselben geht stets nur eine Leitbündelstete. In diesem Stamme ist immer sekundäres Dickenwachstum vorhanden. Die Blätter der Isoetaceen stehen auf dem Scheitel des Stammes. Bei den Selaginellaceen sind sie dagegen auf dem ganzen Stamm verstreut. Die Wurzelträger, die sehr eigenartigen Organe der Selaginellen, kommen bei den Isoetaceen garnicht vor. Auch in der Struktur und Anordnung der Wurzeln bestehen bei beiden Gattungen recht grosse Abweichungen.

Aus diesen Gegenüberstellungen ersehen wir, dass neben Ähnlichkeiten, die durch Konvergenz zu erklären sind, keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen

zwischen beiden Gattungen bestehen. Es ist daher nicht möglich, hier von einer natürlichen Verwandtschaft zu sprechen. Wohl ist es denkbar, dass beide Gattungen dieselbe Urform gehabt haben, von der aus die Entwicklung nach verschiedenen Richtungen gegangen ist. Denn das ist ja gerade das Eigentümliche in der Phylogenie der Formen, dass nicht alle Merkmale gleichen Schritt in der Entwicklung innehalten, sondern einige mit Riesenschritten vorangehen, andere sich langsamer entwickeln und einzelne sogar auf der primitiven Anfangsstufen stehen bleiben.

Wir wollen uns nun einmal völlig hypothetisch die Entwicklung von einer gemeinsamen Urform, sagen wir, einem devonischen Psilophyten oder einer ihm nahestehenden Reihe vorstellen. Das wesentliche Merkmal dürfte dabei wohl die verschiedene Begeißelung der Spermatozoiden gewesen sein. Während sich in der einen Reihe, *Selaginella*, die zwei Geißeln der Anthoceroteen erhalten haben, schritt die andere, Isoetaceen und Psilotinen, zur Bildung vieler Geißeln. Da aber die Erbanlagen beider in vieler Hinsicht Gemeinsames hatten, so können wir es uns vorstellen, dass auch die Entwicklung gemeinsame Züge besitzt. Dennoch aber sind die Dinge, die beiden Reihen gemeinsam sind, oft mehr auf die niedere Stufe der Organisation, als auf gleichsinnige Entwicklung zurückzuführen. Die auf den ersten Blick sich ähnelnden Wurzeln dieser Arten haben z.B. ausser der Gabelung wenig Gemeinsames. In einem Falle entstehen sie an gesonderten Organen, den Rhizophoren, im anderen am Stamme selbst. Die Sporangien sind das eine Mal noch sehr sporangiophorartig geblieben, das andere Mal dagegen auf das Blatt gegangen. Wir möchten überhaupt vor der Übertragung der scharfen morphologischen Begriffe, welche bei den hochorganisierten Pflanzen gebildet worden sind, auf diese Reihen warnen. Hier sind die Dinge, wie Wurzel, Blatt, Stamm, Sporangium, Sporangiochor noch verschwommen.

Das Auftreten einer bestimmt gerichteten Spezialisierung erhielt diese Typen konkurrenzfähig. Die höhere Organisation bedeutet eben mitunter keinen Vorteil, sondern manchmal einen Nachteil, wie wir ja wissen, dass Lebensformen aus höheren Reihen unter gleichen Bedingungen oft auf einer nicht restlos zu Ende geführten Ausgestaltung stehen bleiben und somit durch Hemmungsbildung die Primitivität als eine Art dauernder Jugendform vortäuschen. Es ist im Einzelfalle auch sehr schwer, wenn nicht unmöglich, das Primitive vom Reduzierten zu unterscheiden. Wir neigen dazu, anzunehmen, dass alle höheren Organisationsmerkmale zunächst durch das Wirken einer blinden "Gestaltungskraft" im Sinne GÖBELs funktionslos entstanden sind. Die Funktion dagegen züchtet auf mehr auslesendem Wege die Steigerung solcher Bildungen heraus. Wo sie nicht wirkt, bleibt das Primitive ebenso erhalten, wie auch das Reduzierte konkurrenzfähig wird.

Immerhin dürften manche Eigenheiten der Isoetaceen auf eine Sonderentwicklung hindeuten. Besonders sei auf die freie Zellbildung in der Makrospore anlässlich des Entstehens des Prothalliums hingewiesen. Sie erfolgt hier in derselben Weise wie bei den Phanerogamen von der Peripherie nach dem Zentrum, ohne dass man von einem Nutzen reden könnte. Auch das sekundäre Dickenwachstum in ihrem Stamme, das Fehlen eines primären Phloems, könnten, wenn man die Land-Isoeten im Auge hat, eher für primitiv gelten. Dagegen ist die wasserabscheidende Ligula eine Sondergestaltung, die selbst die Unterwasserformen zu einer Art unter Wasser gesetzter Landpflanzen macht.

Dem gegenüber möchten wir bei den Selaginellen das eigenartige Lakunargewebe betonen. Die Ausbildung der Ligula als Aufnahmeorgan dürfte ebenso wie die häufige Polystelle eine Sonderentwicklung sein. Dagegen finden wir bei ihnen Organisationsmerkmale, welche sicherlich auf eine Primitivität hindeuten, wie wir sie nur bei Moosen in einer ebenfalls primitiven Gestaltung antreffen. Die Chromatophoren sind bei ihnen entweder in Einzahl oder zu den rosenkranzartigen Bildungen verschmelzen wie bei den Anthocerotaceen und manchen Algen der Ulotrichalen-Gruppe.

Dagegen ist das Auftreten der sexuellen Differenziation der Prothallien bei beiden Formenkreisen als ein gleichsinniges Züchtungs-Ergebnis aus verschiedenen Ausgangsformen zu deuten. Doch finden wir auch hier bei genauerem Hinsehen Unterschiede.

Wir sehen, dass es ebenso unrichtig ist zu sagen, die Isoetaceen seien primitiv, wie sie seien reduziert. Wir möchten geneigt sein zu behaupten, dass sich bei den Isoetaceen Primitives und Reduziertes menge. Es ist oft ungeheuer schwer, das Richtige zu treffen. Daher begrüßen wir es gerade, in der Sero-Diagnostik ein Hilfsmittel zu besitzen, dass uns die Rückschlüsse erleichtert.

GOTHAN (4) weist auf die "auffälligen Beziehungen" zwischen den Isoetaceen und Sigillariaceen hin und vermutet, dass die Isoetaceen direkt aus den Sigillariaceen hervorgegangen sind. Er stützt diese Vermutung darauf, dass die *Isoetales* erst im Mesozoicum gefunden worden sind, also zu einer Zeit, als die Sigillariaceen-Periode vorüber gewesen ist. In seinem Stammbaum lässt er aus den Ur-*Lycopodiales* 3 parallele Äste entstehen: Lycopodiaceen, Selaginellaceen und Ur-Lepidophyten. Aus diesem letzteren Aste soll sich der Hauptast entwickelt haben, auf dem im Palaeozoicum die Favularien, Rhytidolepen und Subsigillarien, im Mesozoicum die Pleuromeiaceen und vom Känozoicum bis zur Jetztzeit die Isoetaceen stehen.

Die Entwicklungsweise: Subsigillarien, Pleuromeiaceen und Isoetaceen erscheint nicht sehr wahrscheinlich. Nach dem Gesetz der Irreversibilität ist eine Rückbildung eines so entwickelten Organismus in dem Ausmasse wie von den Sigillarien zu den Isoetaceen schwer denkbar. Die ersteren sind hoch differenzierte Bäume mit gut entwickelten Stämmen und Blättern gewesen. Die letzteren dagegen sind sehr primitive Gewächse, bei denen die einzelnen Organe garnicht so scharf differenziert sind. Es wäre nämlich auch denkbar, die Blätter als Zweige aufzufassen, die sich aus dem Stamme entwickelt haben. Es erscheint daher nicht möglich, dass Pflanzen mit einer niedrigen Organisation die direkten Nachkommen solcher hochentwickelten Pflanzen wären, wie es die Subsigillarien sind. Scherzhaft bemerkt DUBOIS-REYMOND zu diesen Fällen, ob es vielleicht in der Pflanzenwelt ebenso wäre wie bei den Menschen, bei denen man im Greisenalter Rückbildungen sieht, die viel Ähnlichkeit mit Charakterzügen aus der Kindheit haben, bis sie sich wieder zum Ei umbildeten. Wie die kindlichen Züge im Greisenalter eigentlich nichts mit dem Stadium der Kindheit zu tun haben, sondern eine ausgesprochene spezifische Entwicklungsphase sind, auf die schliesslich der Tod folgt, so haben wir auch in der Pflanzenwelt eine ähnliche Entwicklungsphase, die auch mit dem Tode endigt, der meist durch Eintritt besonderer Bedingungen herbeigeführt wird. Die Vorläufer unserer Isoetaceen können vielleicht schon Zeitgenossen der Subsigillarien gewesen sein. Zwar ist es bis jetzt noch nicht gelungen, eine fossile Isoetacee im Palaeozoicum zu finden, doch ist dabei zu beachten, dass sich die Substanz der zarten Pflanzen den zersetzenden Einflüssen der Umwelt nicht entziehen konnte, und dass gerade die Umweltverhältnisse, unter denen die *Isoetales* leben mussten, dazu angetan waren, die toten Pflanzen vollständig zu vernichten. Auch könnte ein gefundenes Teilstück eines Sigillarienastes oft grosse Ähnlichkeit mit einer fossilen zu den *Isoetales* gehörigen Pflanzen besitzen. Wir wissen, dass jede Art in ihrer inneren Organisation Entwicklungsmöglichkeiten hat, die durch die Umweltbedingungen verwirklicht werden, und zwar, soweit es die betreffende Pflanzenart für ihre Lebensweise braucht. Wird diese Entwicklungsmöglichkeit erschöpft und treten nun neue Bedingungen ein, so muss die betreffende Art eingehen, weil sie sich den neuen Verhältnissen nicht anpassen kann. So sind auch die Sigillarien durch günstige Umweltbedingungen zu ihrer Differenzierungshöhe gelangt, von der eine Weiterentwicklung nicht mehr möglich war. Ihre Entwicklungsmöglichkeit ist ganz erschöpft worden. Beim Eintritt neuer Lebensbedingungen konnten sie sich daher ihnen nicht anpassen. Es folgte ein Absterben der ganzen üppigen Flora, von der in der Jetztzeit keine direkten Nachkommen übrig geblieben sind. Wenn die Entwicklungshöhe aber durch besondere Umstände nicht erreicht wird, so kann die betreffende Art die noch vorhandene Entwicklungsmöglichkeit benutzen, um unter den neuen Verhältnissen leben zu können. Sie ist nämlich dann sehr anpassungsfähig und kann ein sehr hohes phylogenetisches Alter erlangen. Ähnliche Verhältnisse liegen vielleicht bei unseren *Isoetales* vor. Auch sie sind wahrscheinlich schon im frü-

hestem Stadium in ihrer Weiterbildung in Bahnen gelenkt worden, die eine bestimmte gerichtete Spezialisierung hervorriefen. Sie sind in ihrem Zustande bis jetzt erhalten geblieben, weil solche Bedingungen immer vorhanden sind. Sie lebten und leben noch jetzt an Orten, die ihnen nicht strittig gemacht werden, da hier die Lebensverhältnisse so einseitig und notdürftig sind, dass andere Pflanzen mit einer höheren Organisation nicht fortkommen können. Daher ist es den *Isoetales* bis in die Gegenwart hinein möglich gewesen, dort ihr "kümmerliches Dasein" zu fristen.

Wir nehmen nun an, dass sich der ganze Ast, auf dem Isoetaceen, Sigillarien mit den übrigen Lepidophyten stehen, aus einer der primitivsten Formen entwickelt hat. Schon am Ende des Devons teilte er sich in den *Isoetales*-Ast, dessen Vertreter schon damals im Karbon unter den

dürftigsten Bedingungen gelebt haben dürften und sich daher nicht wesentlich weiter entwickelten, und in den Lepidophyten-Ast, der in seiner eigentlichen Vegetations-Periode, dem Karbon, die mannigfaltigsten Formen bildete, doch am Ende dieser Zeit einging. Daher sind die ähnlichen Merkmale, die bei Isoetaceen und Lepidophyten vorkommen, nur phylogenetisch zu erklären. Beide Formkreise haben nämlich "sekundäres" Dickenwachstum im Stamme. Bei den Lepidophyten hat man gleichfalls Makro- und Mikrosporen beobachtet. Auch sie besaßen eine Ligula, worauf das Ligularnärbchen an den Blattnarben des Stammes hinweist (Fig. 13). Ihre Wurzeln, die man als *Stigmaria*-Appendices bezeichnet hat, sind denen der Isoetaceen zum Verwechseln ähnlich (Fig. 14, 15). Der charakteristische seitliche Verlauf der Wurzelgefäßbündel ist auch in der Lepidophytenwurzel vorhanden (Fig. 15).

Der Grund des Stammes weist bei beiden grosse Ähnlichkeit auf. Das Stammgefäßbündel verläuft auch bei den Lepidophyten in der Mitte des Stammes. Die Blätter sind bei beiden Formkreisen langlineal und nur mit einem Leitbündel versehen.

Eine viel nähere Verwandtschaft besteht aber zwischen den *Isoetales* und

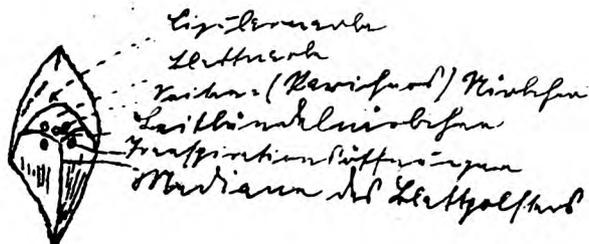


Fig. 13.

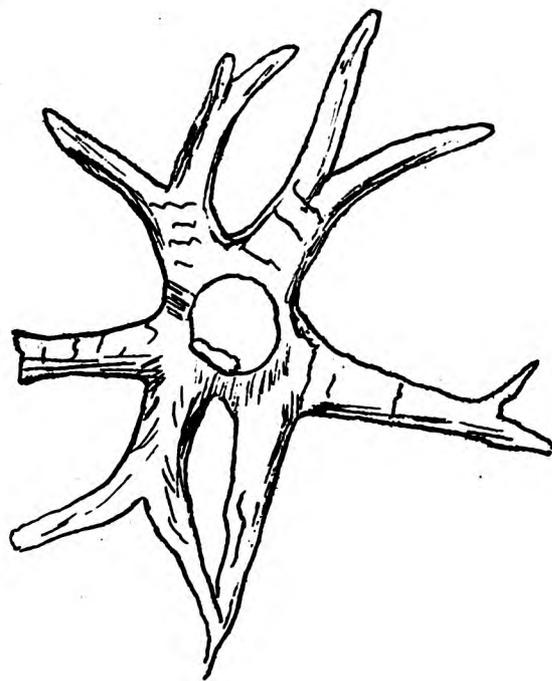


Fig. 14.

Geometrischer Grundriss eines Lepidophyten-Stumpfs mit *Stigmaria* aus dem mittleren produktiven Carbon. Nach POTONIE.



Leitbündel

Fig. 15.

Appendices von *Stigmaria ficoides*. Quer durchschnitten. Nach POTONIE.

Wir sehen, dass es ebenso unrichtig ist zu sagen, die Isoetaceen seien primitiv, wie sie seien reduziert. Wir möchten geneigt sein zu behaupten, dass sich bei den Isoetaceen Primitives und Reduziertes menge. Es ist oft ungeheuer schwer, das Richtige zu treffen. Daher begrüßen wir es gerade, in der Sero-Diagnostik ein Hilfsmittel zu besitzen, das uns die Rückschlüsse erleichtert.

GOTHAN (4) weist auf die "auffälligen Beziehungen" zwischen den Isoetaceen und Sigillariaceen hin und vermutet, dass die Isoetaceen direkt aus den Sigillariaceen hervorgegangen sind. Er stützt diese Vermutung darauf, dass die *Isoetales* erst im Mesozoicum gefunden worden sind, also zu einer Zeit, als die Sigillariaceen-Periode vorüber gewesen ist. In seinem Stammbaum lässt er aus den Ur-*Lycopodiales* 3 parallele Äste entstehen: Lycopodiaceen, Selaginellaceen und Ur-Lepidophyten. Aus diesem letzteren Aste soll sich der Hauptast entwickelt haben, auf dem im Palaeozoicum die Favularien, Rhytidolepen und Subsigillarien, im Mesozoicum die Pleuromeiaceen und vom Känozoicum bis zur Jetztzeit die Isoetaceen stehen.

Die Entwicklungsweise: Subsigillarien, Pleuromeiaceen und Isoetaceen erscheint nicht sehr wahrscheinlich. Nach dem Gesetz der Irreversibilität ist eine Rückbildung eines so entwickelten Organismus in dem Ausmasse wie von den Sigillarien zu den Isoetaceen schwer denkbar. Die ersteren sind hoch differenzierte Bäume mit gut entwickelten Stämmen und Blättern gewesen. Die letzteren dagegen sind sehr primitive Gewächse, bei denen die einzelnen Organe garnicht so scharf differenziert sind. Es wäre nämlich auch denkbar, die Blätter als Zweige aufzufassen, die sich aus dem Stamme entwickelt haben. Es erscheint daher nicht möglich, dass Pflanzen mit einer niedrigen Organisation die direkten Nachkommen solcher hochentwickelten Pflanzen wären, wie es die Subsigillarien sind. Scherzhaft bemerkt DUBOIS-REYMOND zu diesen Fällen, ob es vielleicht in der Pflanzenwelt ebenso wäre wie bei den Menschen, bei denen man im Greisenalter Rückbildungen sieht, die viel Ähnlichkeit mit Charakterzügen aus der Kindheit haben, bis sie sich wieder zum Ei umbildeten. Wie die kindlichen Züge im Greisenalter eigentlich nichts mit dem Stadium der Kindheit zu tun haben, sondern eine ausgesprochene spezifische Entwicklungsphase sind, auf die schliesslich der Tod folgt, so haben wir auch in der Pflanzenwelt eine ähnliche Entwicklungsphase, die auch mit dem Tode endigt, der meist durch Eintritt besonderer Bedingungen herbeigeführt wird. Die Vorläufer unserer Isoetaceen können vielleicht schon Zeitgenossen der Subsigillarien gewesen sein. Zwar ist es bis jetzt noch nicht gelungen, eine fossile Isoetacee im Paläozoicum zu finden, doch ist dabei zu beachten, dass sich die Substanz der zarten Pflanzen den zersetzenden Einflüssen der Umwelt nicht entziehen konnte, und dass gerade die Umweltverhältnisse, unter denen die *Isoetales* leben mussten, dazu angetan waren, die toten Pflanzen vollständig zu vernichten. Auch könnte ein gefundenes Teilstück eines Sigillarienastes oft grosse Ähnlichkeit mit einer fossilen zu den *Isoetales* gehörigen Pflanzen besitzen. Wir wissen, dass jede Art in ihrer inneren Organisation Entwicklungsmöglichkeiten hat, die durch die Umweltbedingungen verwirklicht werden, und zwar, soweit es die betreffende Pflanzenart für ihre Lebensweise braucht. Wird diese Entwicklungsmöglichkeit erschöpft und treten nun neue Bedingungen ein, so muss die betreffende Art eingehen, weil sie sich den neuen Verhältnissen nicht anpassen kann. So sind auch die Sigillarien durch günstige Umweltbedingungen zu ihrer Differenzierungshöhe gelangt, von der eine Weiterentwicklung nicht mehr möglich war. Ihre Entwicklungsmöglichkeit ist ganz erschöpft worden. Beim Eintritt neuer Lebensbedingungen konnten sie sich daher ihnen nicht anpassen. Es folgte ein Absterben der ganzen üppigen Flora, von der in der Jetztzeit keine direkten Nachkommen übrig geblieben sind. Wenn die Entwicklungshöhe aber durch besondere Umstände nicht erreicht wird, so kann die betreffende Art die noch vorhandene Entwicklungsmöglichkeit benutzen, um unter den neuen Verhältnissen leben zu können. Sie ist nämlich dann sehr anpassungsfähig und kann ein sehr hohes phylogenetisches Alter erlangen. Ähnliche Verhältnisse liegen vielleicht bei unseren *Isoetales* vor. Auch sie sind wahrscheinlich schon im frü-

hestem Stadium in ihrer Weiterbildung in Bahnen gelenkt worden, die eine bestimmte gerichtete Spezialisierung hervorriefen. Sie sind in ihrem Zustande bis jetzt erhalten geblieben, weil solche Bedingungen immer vorhanden sind. Sie lebten und leben noch jetzt an Orten, die ihnen nicht strittig gemacht werden, da hier die Lebensverhältnisse so einseitig und notdürftig sind, dass andere Pflanzen mit einer höheren Organisation nicht fortkommen können. Daher ist es den *Isoetales* bis in die Gegenwart hinein möglich gewesen, dort ihr "kümmerliches Dasein" zu fristen.

Wir nehmen nun an, dass sich der ganze Ast, auf dem Isoetaceen, Sigillarien mit den übrigen Lepidophyten stehen, aus einer der primitivsten Formen entwickelt hat. Schon am Ende des Devons teilte er sich in den *Isoetales*-Ast, dessen Vertreter schon damals im Karbon unter den

dürftigsten Bedingungen gelebt haben dürften und sich daher nicht wesentlich weiter entwickelten, und in den Lepidophyten-Ast, der in seiner eigentlichen Vegetations-Periode, dem Karbon, die mannigfaltigsten Formen bildete, doch am Ende dieser Zeit einging. Daher sind die ähnlichen Merkmale, die bei Isoetaceen und Lepidophyten vorkommen, nur phylogenetisch zu erklären. Beide Formkreise haben nämlich "sekundäres" Dickenwachstum im Stamme. Bei den Lepidophyten hat man gleichfalls Makro- und Mikrosporen beobachtet. Auch sie besaßen eine Ligula, worauf das Ligularnärbchen an den Blattnarben des Stammes hinweist (Fig. 13). Ihre Wurzeln, die man als *Stigmaria*-Appendices bezeichnet hat, sind denen der Isoetaceen zum Verwechseln ähnlich (Fig. 14, 15). Der charakteristische seitliche Verlauf der Wurzelgefäßbündel ist auch in der Lepidophytenwurzel vorhanden (Fig. 15).

Der Grund des Stammes weist bei beiden grosse Ähnlichkeit auf. Das Stammgefäßbündel verläuft auch bei den Lepidophyten in der Mitte des Stammes. Die Blätter sind bei beiden Formkreisen langlineal und nur mit einem Leitbündel versehen.

Eine viel nähere Verwandtschaft besteht aber zwischen den *Isoetales* und

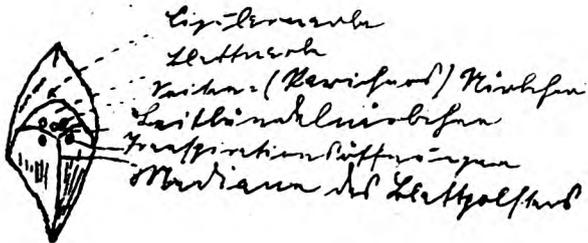


Fig. 13.

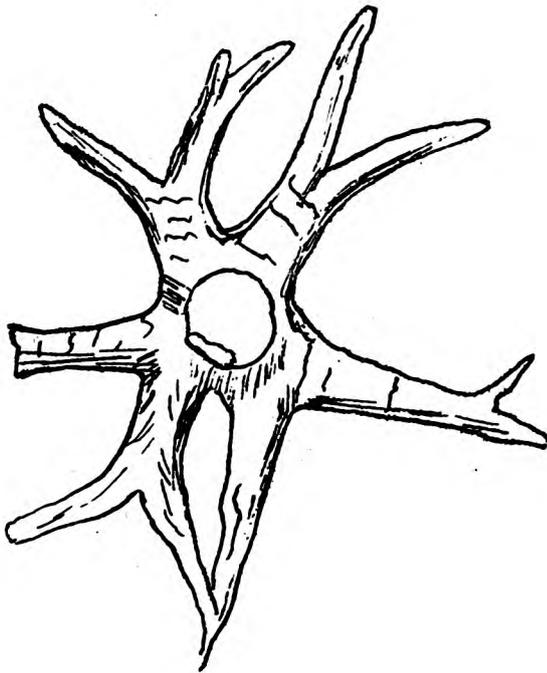
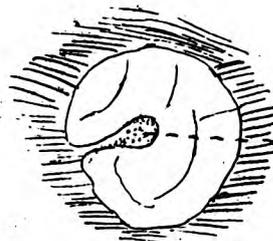


Fig. 14.

Geometrischer Grundriss eines Lepidophyten-Stumpfs mit *Stigmaria* aus dem mittleren produktiven Carbon. Nach POTONIE.



Ligularnärbchen

Fig. 15. Appendices von *Stigmaria ficoides*. Quer durchschnitten. Nach POTONIE.

den *Pleuromeiaceae*. Diese haben sich wahrscheinlich später, wohl erst am Anfange des Perms, vom *Isoetales*-Aste abgetrennt. Sie haben sich viel kräftiger entwickeln können. Da sie aber durch allzu einseitige Ausbildung ihre Wandelfähigkeit verloren hatten, konnten sie sich beim Eintritt neuer Bedingungen an diese nicht anpassen. Ihr Vorkommen ist daher auf die Permzeit beschränkt geblieben.

Schon die Beschaffenheit des eigenartigen Stammes bei beiden (Fig. 16) lässt ihre nahe Verwandtschaft sehr deutlich erkennen. Abgesehen von der kräftigeren Entwicklung des *Pleuromelia*-Stammes sind die Stämme beider Formen beinahe vollständig gleich. Auch ihre physiologische Identität tritt klar hervor. Beide sind Nahrungsspeicher, die das Leben dieser Steppenpflanzen in der dünnen Jahreszeit erhalten sollen, denn wahrscheinlich handelt es sich sowohl bei den *Pleuromeien*, als auch bei den *Land-Isoetaceen*, der Stammform der *Isoetales*, um Xerophyten, die sehr trockene Standorte bewohnt und als Zeitgenossen im Buntsandstein gelebt haben konnten. An der Basis des *Pleuromelia*-Stammes finden sich 4 unverzweigte, abgerundete, mehr oder weniger hakenförmig aufgekrümmte Lappen, die durch tiefe Furchen getrennt und ganz mit Wurzelnarben bedeckt sind, was sehr grosse Ähnlichkeit mit dem gelappten Stamm der *Isoetaceen* hat (siehe Fig. 16, I - IV). Von den Wurzelnarben gehen, ähnlich wie bei den *Isoetaceen*, kleine Appendices ab. Die Stamm-

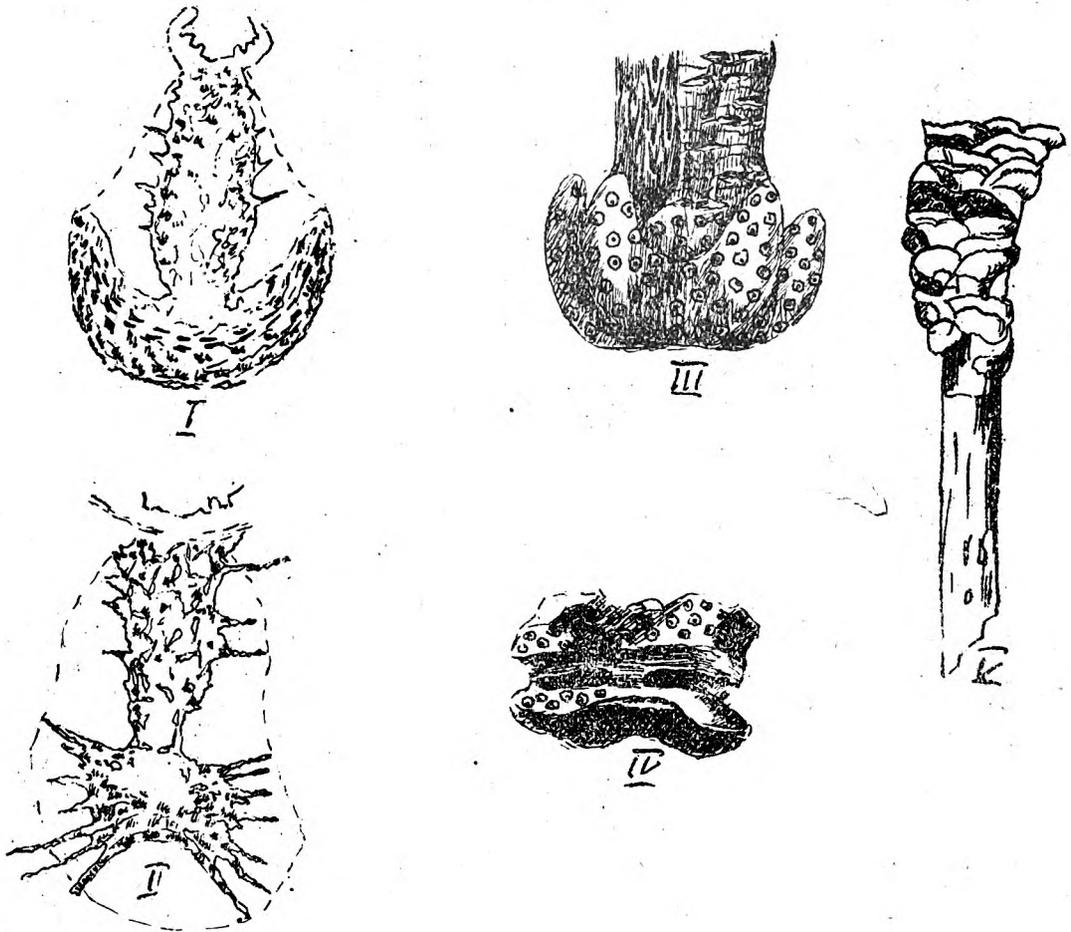


Fig. 16.

I. Längsschnitt durch das Stammgefässbündel in der Furchenebene. - II. Derselbe mitten durch die Furchen, beide nach STOKEY. - III. Stammknolle mit Wurzelnarben und einem Stück des oberirdischen Stammteiles (nach BISCHOFF). - IV: Stammknolle von unten gesehen (nach POTONIE). - V. Stammrest mit dem unteren Teile des terminalen Strobis (nach BISCHOFF). -

I und II = *Isoetes echinospora*. - III - V = *Pleuromelia Sternbergi*.

Oberfläche der Pleuromeien trägt locker stehende, an Subsigillarien erinnernde Blattnarben, denen aber das Ligularnärbchen fehlt. Die Ligula ist wahrscheinlich wie bei den Isoetaceen auf dem Blatte gewesen und hat daher auf dem Stamme keine Närbchen zurückgelassen. Auch bei den Pleuromeien geht die Stele durch die Mitte des Stammes. Von dieser gehen obere und untere Leitbündel in die Blätter und Wurzeln ab wie bei den Isoetaceen. Auch sind sie heterospore Pflanzen gewesen. In der Sporangien-Bildung zeigen sie besonders grosse Ähnlichkeit mit den Land-Isoetaceen. Sie hatten ebenfalls endständige Sporophylle mit je einem Sporangium.

Fassen wir nach unseren Ausführungen die Stellung der Isoetaceen in einer kurzen Übersicht zusammen.

Die Isoetaceen bilden einen selbständigen Ast, der sehr alt sein dürfte. Die beiden rezenten Ligulaten, die Isoetaceen und Selaginellaceen, haben wohl einzelne Merkmale gemeinsam, doch reichen diese nicht aus, um von einer irgend wie näheren Verwandtschaft zwischen beiden zu sprechen. Selaginellaceen finden sich übrigens schon in alten Schichten vor und waren damals den *Isoetes* ebenso unähnlich wie heute. Den Isoetaceen stehen dagegen die fossilen Lepidophyten sehr nahe. Die engste Verwandtschaft, sowohl im Bau als auch in der Lebensweise besteht zwischen den Pleuromeiaceen und den Land-Isoetaceen.

Dieses Ergebnis über die Stellung der Isoetaceen im Stammbaum ist auch durch unsere sero-diagnostischen Analysen voll und ganz bestätigt worden. Wir sind durch unsere morphologischen, physiologischen und phylogenetischen Untersuchungen zu demselben Ergebnis gekommen wie CONRADI durch die Sero-Diagnostik. Das beweist uns wieder, mit welcher Exaktheit unsere Sero-Diagnose arbeitet, die mit mathematischer Sicherheit dasselbe Resultat erhalten hat, wie auf oft nicht so sicherer Bahn die alten Forschungsmethoden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Königsberg Pr. ausgeführt. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, Herrn Professor Dr. MEZ und Herrn Privatdozenten Dr. ZIEGENSPECK für ihre wertvollen Ratschläge und ihr warmes Interesse meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch bin ich Herrn Prof. Dr. ABROMEIT sehr zu Dank verpflichtet für die Bereitstellung eines grossen Teiles der für diese Arbeit benötigten Literatur.

LITERATUR-VERZEICHNIS.

- (1) CONRADI, Das System der Farne unter Berücksichtigung der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Paläontologie und Serodiagnostik dargestellt. Botan. Archiv, Königsberg 26. - (2) NEGER, Biologie der Pflanzen 1913, Stuttgart. - (3) PFEIFFER, Monograph of the Isoetaceae, Ann. Missouri, Bot. Garden 1922, 9. - (4) GOTHAN, Lehrbuch der Paläobotanik, Berlin 1912. - (5) Graf SOLMS-LAUBACH, *Isoetes lacustris*, seine Verzweigung und sein Vorkommen in den Seen des Schwarzwaldes und der Vogesen. - (6) HEGELMAIER, Zur Kenntnis einiger Lycopodidae. Bot. Ztg. XXXII, 1874. (7) HOFMEISTER, Beiträge zur Kenntnis der Gefässkryptogamen. Abh. der math. phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaft. Leipzig 1852. - (8) BRUCHMANN, Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoetes*. Jenaer Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1874. - (9) SCOTT and HILL, The Structure of *Isoetes hystrix*, Annals of Botany XIV, 1900. - (10) WEST and TAKEDA, On *Isoetes Japonica* A.Br., The transactions of the Linnean Society of London, 2. Ser. Botany, Vol. VIII Part 8, 1915. - (11) WEBER, Zur Anatomie und Systematik der Gattung *Isoetes*. Hedwiga Band 63, 1922. - (12) FARMER, On *Isoetes lacustris*, Annals of Botany V, 1890. (13) BRAUN, A., Weitere Bemerkungen über die *Isoetes*-Flora 1847. - BRAUN, A., Über die *Isoetes*-Arten der Insel Sardinien. Monatsberichte der Akademie der Wissensch.

zu Berlin 1863. - (14) RUSSOW, Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg sér. 7, XIX, 1872. - (15) STOKES, The Anatomy of Isoetes, Bot. Gazette XL VII 1909. - (16) MOHL, Über den Bau des Stammes von Isoetes lacustris. Vermischte Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845. - (17) SMITH (R. WILSON), The Structure and Development of the Sporophylls and Sporangia of Isoetes, Bot. Gazette XXIX, 1900. - (18) MAGER, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten, Bibliotheka Botanika Band XIV, 1907. - (19) GÖBEL, Über Sprossbildung auf Isoetesblättern. Bot. Ztg. 1879. - (20) SEYD, Zur Biologie von Selaginella, Inaugural-Dissertation Jena 1910. (21) GOEBEL, Organographie der Pflanzen, Jena 1915 - 18. - (22) LOTSY, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Band, Jena 1909. - (23) FUCHS und ZIEGENSPECK, Wurzeln der Orchideen, in Mez, Archiv XII (1926). - (24) BELAJEFF, Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodinen, Bot. Zeitung 1886.

Morphologisch-serologische

Bearbeitung des Systems der Basidiomyceten.

Von W. NEUHOFF und H. ZIEGENSPECK (Königsberg Pr.).

Für die Basidiomyceten sind die mannigfaltigsten Systeme aufgestellt worden. Es lag daher nahe, an diese Fragestellung mit der Methode der Serologie heran zu treten. Wir sind uns dessen bewusst, dass wir manchen Widerspruch erwecken werden, aber es mögen unsere Angreifer bedenken, wie mannigfaltig und different ihre eigenen Ansichten sind. Man wird uns den Vorwurf machen, wir versuchten mit der Eiweissdifferenziation ein künstliches System aufzustellen, weil wir nur eine Eigenschaft herausgriffen und diese dann als das Mass der Dinge bezeichneten. Es sei unmöglich, primitives und reduziertes Eiweiss zu unterscheiden. Diesen Einwänden möchten wir unsere Erfahrungen entgegenhalten, dass gerade die Serologie unabhängig von der Konvergenz ist. Der zweite Teil unserer Arbeit wird zudem zeigen, dass unsere Resultate sich sehr gut morphologisch stützen lassen, ja, wir möchten glauben, dass unsere morphologische Ableitung viel weniger künstlich ist, als die mancher unserer Vorgänger. In vielen Fällen fällt sie zudem mit deren Ansichten überein. Daneben hat sie aber die Gewissheit voraus, dass sie experimentell gestützt ist.

SEROLOGISCHE ABLEITUNG.

Wenn wir diese an den Anfang unserer Abhandlung stellen, so ist es nicht etwa Hochmut oder Überschätzung derselben, sondern das Bewusstsein, dass sie uns als heuristisches Prinzip geleitet hat. Sie ist im Stande, die grossen Linien zu geben, die Einzelheiten lassen sich dann auf morphologischem Wege viel bequemer und leichter ableiten.

Über die Methode wollen wir uns das Schreiben ersparen, weil diese in letzter Zeit genügend der Gegenstand von Veröffentlichungen war. Wir möchten nur die Schwierigkeit dieser Gruppe hervorheben. Die Pilze gehören zu den für die Tiere sehr giftigen Gruppen. Auch sonst ganz harmlose Pilze, wie der Steinpilz oder der gelbe Pfifferling, wirken bei parenteraler Gabe rasch tödend. Die Gefährlichkeit geht oft an die des Aalserums heran.

Aber auch hinsichtlich der Extraktbereitung liegen hier Schwierigkeiten vor. Betrachten wir die Weite der Hypen, so finden wir in den tiefen Reihen der Pilze ganz weite, bei den mittleren Reihen mittelweite, endlich oben ganz enge. Die Extraktion der Eiweissstoffe ist nun in hohem Masse davon abhängig, weil es nur aus

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Grenda Arthur

Artikel/Article: [Ueber die systematische Stellung der Isoetaceen 268-296](#)