

Über die Serologie und Morphologie des Farnastes

VON KURT WILKOEWITZ, Königsberg (Pr.)

Mit 9 Figuren

Es wurde mir die Aufgabe gestellt, eine Ergänzung und einen Ausbau der CONRADISCHEN Arbeit (Mez, Archiv XIV, 1926, S. 74) (1) vorzunehmen. An den Anfang der Arbeit soll die serologische Abhandlung gestellt werden.

Da in CONRADIS Arbeit die bisher vorhandenen Zentren restlos mitverarbeitet sind, so soll eine ausführliche Wiederholung vermieden werden. Ich werde nur meine ergänzenden Zentren einsetzen. Die Technik der serologischen Untersuchungen ist in früheren zahlreichen Arbeiten der Königsberger Schule geschildert worden und ich kann mich daher auf die

Auswertung der sero-diagnostischen Reaktionen

beschränken. Die von mir angewendete Methode ist die übliche der Konglutination und Präzipitation (2).

Wir gehen zunächst von CONRADIS Fig. 15 aus und fügen ergänzend aus CONRADIS Fig. 13 *Microlepis*, *Cyathea* und *Dicksonia* ein. Hierzu benutzen wir das *Marsilia*-Zentrum:

<i>Marsilia</i>	554	<i>Dennstaedtia</i>	553
<i>Pilularia</i>	554	<i>Alsophila</i>	553
<i>Schizaea</i>	554	<i>Osmunda</i>	542
<i>Aneimia</i>	554	<i>Marattia</i>	532
<i>Trichomanes</i>	553	<i>Helminthostachys</i>	531
<i>Azolla</i>	542	<i>Psilotum</i>	431

Aus diesem Zentrum können wir erstens die Nähe der Schizaeaceen und Pilulariaceen bestätigen. *Dennstaedtia* steht in gleicher Entfernung wie *Alsophila*. Die Stellung, welche *Dennstaedtia* bei *Microlepis* gegeben wurde, ist somit fraglich. Die anderen Stellungen stimmen fast. Wir möchten nur die *Cyatheaceae* nicht als das Bildungszentrum selbst ansehen, sondern sie etwas mehr auf den *Polypodiaceae*-Ast verschieben, was nicht in Widerspruch mit den Reaktionen steht.

Wir wollen weiter *Microlepis* und *Dennstaedtia* nachkontrollieren. Hierzu ist unser *Alsophila*-Zentrum geeignet:

7 <i>Alsophila</i>	554	7 <i>Aneimia</i>	543
7 <i>Dicksonia</i>	554	5 <i>Schizaea</i>	532
7 <i>Cyathea</i>	554	5 <i>Pilularia</i>	331
6 <i>Gleichenia</i>	554	3 <i>Marsilia</i>	332
6 <i>Dennstaedtia</i>	543	7 <i>Osmunda</i>	554
6 <i>Trichomanes</i>	554	7 <i>Todea</i>	554
5 <i>Azolla</i>	322		

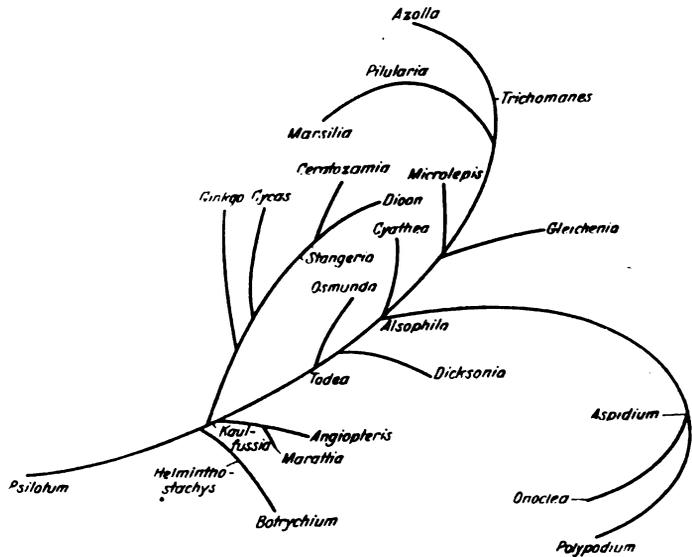


Fig. 1.

Es folgt das *Alsophila*-Zentrum von CONRADI (l. c. S. 111—113) (3):

7 <i>Alsophila</i>	6666	4 <i>Aneimia</i>	5544
5 <i>Dicksonia</i>	4443	4 <i>Pilularia</i>	4443
3 <i>Cyathea</i>	4432	6 <i>Osmunda</i>	6666
4 <i>Microlepis</i>	5554	7 <i>Todea</i>	6666
7 <i>Trichomanes</i>	6666		

Nach unseren im allgemeinen mit CONRADI übereinstimmenden Reaktionen möchten wir *Dennstaedtia* und *Microlepis* auf den Grund des anderen Astes, allerdings in nächste Nähe der früheren Position stellen. Die Stellung auf dem Ast gegen *Gleichenia* zu hat sich nicht völlig bewährt. Sie müßte schon *Marsilia* etwas näher sein. Wir zeichnen also um (siehe Fig. 2 auf Seite 445):

Von weiteren Zentren, welche uns die Stellung der *Dennstaedtia* zu kontrollieren gestatten, steht uns das CONRADISCHE *Aneimia*-Zentrum zur Verfügung (l. c. 124—127) (4):

7 <i>Aneimia</i>	5555	<i>Alsophila</i>	5511
7 <i>Psilotum</i>	5550	7 <i>Cyathea</i>	5551
7 <i>Dennstaedtia</i>	5443	<i>Todea</i>	5543
7 <i>Gleichenia</i>	5555	<i>Osmunda</i>	5543

Auch hier ist *Dennstaedtia* deutlich abgerückt. Unser *Gleichenia*-Zentrum zeigt die tiefe Lage der *Dennstaedtia*, ohne eine Präzision zuzulassen. Zugleich wird hier die Lage von *Gleichenia* deutlich:

<i>Gleichenia</i>	555
<i>Dennstaedtia</i>	555
<i>Osmunda</i>	555
<i>Alsophila</i>	555
<i>Dicksonia</i>	554
<i>Trichomanes</i>	554
<i>Aneimia</i>	555
<i>Marsilia</i>	543
<i>Marattia</i>	554
<i>Angiopteris</i>	553

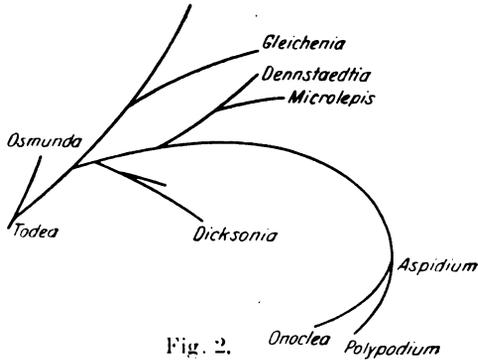


Fig. 2.

Um die Stellung von *Davallia* zu klären, benutzen wir ein *Dicksonia*-Zentrum von CONRADI (5) (l. c. 117—119), das uns darüber Aufschluß gibt:

6 <i>Dicksonia</i>	6664	3 <i>Aneimia</i>	6541
4 <i>Alsophila</i>	6661	3 <i>Trichomanes</i>	—
4 <i>Cyathea</i>	6664	4 <i>Marattia</i>	6554
4 <i>Pteridium</i>	6654	3 <i>Struthiopteris</i>	6600
4 <i>Davallia</i>	6650	4 <i>Osmunda</i>	—
4 <i>Platycterium</i>	—		

Wir sehen also die *Davallien* nunmehr nach *Pteris* dem Grunde des Astes genähert.

Von CONRADI (6) (S. 114—116) wurde *Microlepis* auch mit seinem *Pteris*-Zentrum eingesetzt:

<i>Pteris</i>	6666	<i>Osmunda</i>	6600
<i>Platycterium</i>	6664	<i>Marattia</i>	6500
<i>Davallia</i>	6650	<i>Aneimia</i>	6600
<i>Microlepis</i>	6530	<i>Blechnum</i>	6666
<i>Dicksonia</i>	6640	<i>Oenoclea</i>	6650
<i>Cyathea</i>	6640	<i>Aspidium</i>	6665
<i>Todea</i>	6660	<i>Asplenium</i>	6666

Auch hier erscheint *Microlepis* mehr am Grunde des Astes und von *Davallia*, *Dicksonia* und *Alsophila* nicht allzusehr entfernt zu sein. Nach alledem ist es sicher statthaft, *Dennstaedtia* an den Grund des Polypodien-Astes in die Nähe von *Davallia* und *Dicksonia* zu setzen:

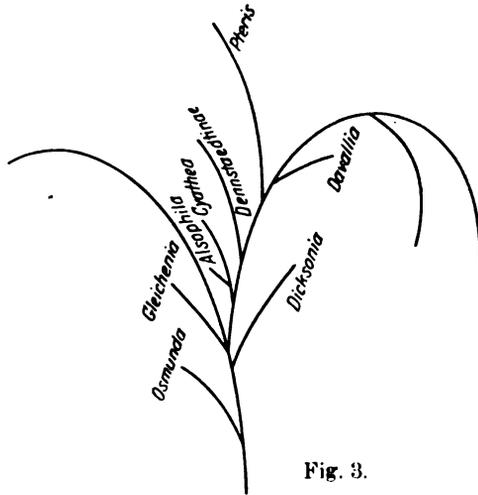


Fig. 3.

Die Stellung von *Gleichenia* wollen wir noch von unserem *Ginkgo*-Zentrum aus, das CONRADI nicht aufgestellt hat, prüfen:

6 <i>Ginkgo</i>	555	<i>Cycas</i>	543
4 <i>Bolrychium</i>	554	<i>Stangeria</i>	543
4 <i>Ophioglossum</i>	554	<i>Dioon</i>	530
4 <i>Helminthostachys</i>	554	<i>Osmunda</i>	542
3 <i>Marattia</i>	543	<i>Alsophila</i>	332
3 <i>Angiopteris</i>	543	<i>Gleichenia</i>	331
3 <i>Psilotum</i>	533		

Zugleich ist dieses Zentrum in der Frage der Abzweigung von *Ginkgo* ebenso wertvoll wie hinsichtlich der Stellung der *Ophioglossales*.

Wie aus der Zeichnung der Fig. 1 hervorgeht, ist durch die CONRADISCHE Arbeit die Stellung der letzteren nicht ganz geklärt worden (7) (l. c. S. 95). Es zeigt sich die Stellung am Grunde des Astes an, der zu *Ginkgo* führt. Hierzu ist uns als Kontrolle unser *Ophioglossum*-Zentrum wichtig:

6 <i>Ophioglossum</i>	555	4 <i>Bowenia</i>	553
6 <i>Helminthostachys</i>	555	3 <i>Ceratozamia</i>	552
6 <i>Angiopteris</i>	554	3 <i>Dioon</i>	552
5 <i>Marattia</i>	554	3 <i>Alsophila</i>	442
4 <i>Ginkgo</i>	554	3 <i>Gleichenia</i>	443
— <i>Stangeria</i>	552	4 <i>Psilotum</i>	554

Erstens sehen wir demnach *Ginkgo* etwas näher bei *Ophioglossum* als die Cycadeen. Die ursprünglichen Zamieen mit breiten Blättern wie *Stangeria* und *Bowenia* sind serologisch die tiefstehenden Cycadeen. Sie sind fast so weit von *Ophioglossum* abstehend wie die Marattiaceen. Sehr wichtig ist desgleichen die Nähe von *Psilotum*.

Wollen wir den Ast nun ergänzen, so können wir folgendermaßen zeichnen:

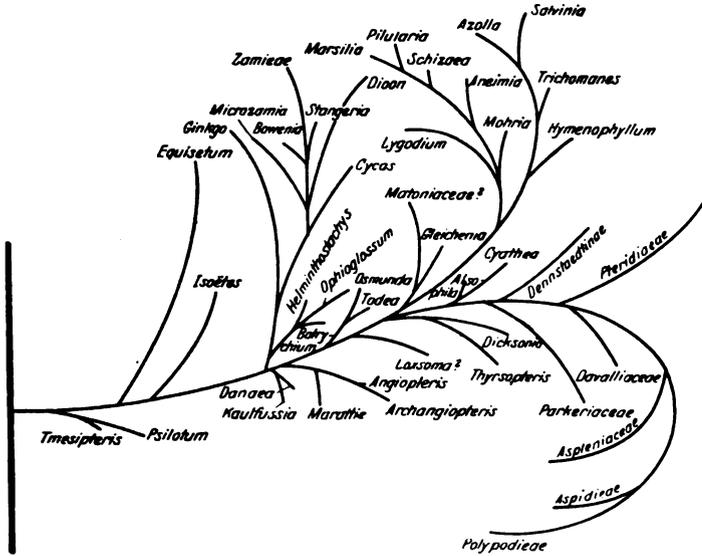


Fig. 4.

Die Stellung der *Ophioglossales* kann nochmals einer Kontrolle unterzogen werden, wozu wir unser *Alsophila*-Zentrum einsetzen:

7 <i>Alsophila</i>	554	5 <i>Psilotum</i>	322
7 <i>Todea</i>	554	3 <i>Anthoceros</i>	110
7 <i>Marattia</i>	543	5 <i>Ginkgo</i>	321
7 <i>Angiopteris</i>	552	5 <i>Cycas</i>	333
7 <i>Helminthostachys</i>	441	6 <i>Stangeria</i>	332
7 <i>Botrychium</i>	443	6 <i>Bowenia</i>	332
6 <i>Ophioglossum</i>	433	— <i>Dioon</i>	221
		4 <i>Ceratozamia</i>	220

Man könnte also dazu neigen, *Ophioglossum* am Aste etwas nach oben zu verschieben, aber deutliche Unterschiede sind nicht da.

Damit wäre die aus meinen Untersuchungen sich ergebende Ergänzung des serologischen Teiles der CONRADISCHEN Arbeit erledigt

und es soll nun der Versuch gemacht werden, den *Ginkgoales*-Ast und die Farne auf Grund der Morphologie zur gliedern, wobei wir mit den Gametophyten beginnen wollen.

Morphologischer Teil

Von den beiden Generationen der Farne und aller ihnen nahestehenden Formen ist der

Gametophyt

den Moosen am ähnlichsten. Wenn wir daher einen Ausgangspunkt für die morphologische Ableitung der Prothallien irgendwo zu suchen haben, so kann dies nur im Bereiche der Moose sein. Hier werden wir uns mit GOEBEL diejenige Form aussuchen, welche im Sporophyten noch am ähnlichsten gestaltet ist, beziehungsweise, die uns am leichtesten eine Ableitung der Farnpflanze gestattet. Das kann aber nur

Anthoceros und seine Verwandten

sein. Bevor wir also an die Besprechung der Gametophyten gehen können, müssen wir ebenso wie für die Laub- und Lebermoose (MIELINSKI, in Mez, Archiv XVI [1926], STEPPUTAT u. ZIEGENSPECK in Mez, Archiv ined.) eine Beschreibung des Gametophyten dieser Pflanze kurz vorzuschicken. Aus später einleuchtenden Gründen ist es hier besonders vorteilhaft, mit der Keimungsgeschichte zu beginnen.

Im großen Ganzen gehen alle Untersuchungen auf die „Lebermoosstudien“ von LEITGEB zurück.

Wenn die Sporen im Lichte keimen, bilden sie unmittelbar ein kleines Zellkörperchen. Im Schatten kommt dagegen ein Zellfaden zum Vorschein. „Letzterer ist wohl“, nach LORSY (8, Bot. Stammesgeschichte II, S. 63) „der primitivere Zustand.“ Seine Vorteilhaftigkeit hindert uns nicht an dieser Annahme, da ja eine sonst unterdrückte ancestrale Eigenschaft bei geänderten Bedingungen zum Vorschein kommen kann. Es bildet sich früher oder später ein Zellkörperchen.

An diesem schmalen und zunächst dünnen Gebilde ist noch keine ausgesprochene Scheitelzelle vorhanden. Erst später tritt eine solche in die Erscheinung. Es sprechen die Analogien von *Marchantia* dafür, daß diese zunächst zweischneidig, keilförmig ist. Sehr bald nähert sie sich der im Längsschnitt dreiseitigen Gestalt. Das heißt, aus einer vorwiegend flächenförmigen Wuchsform geht der Thallus in eine mehr körperhafte über. Die Zahl der Scheitel-

zellen nimmt zu, und das führt einerseits zu einer gabeligen Verzweigung des Thallus, andererseits entstehen zwischen ihnen Wucherungen des Randes. Diese Mittellappen stellen eine organographische Komplikation dar, Bildungen, die physiologisch dem Festhalten von Wasser dienen.

An der Unterseite entwickelt der Thallus Rhizoiden. Eigentümliche Schleimspalten entstehen durch Auseinanderweichen je zweier oberflächlicher Zellen. Nach dem Auffinden von echten Spaltöffnungen durch GOEBEL zu urteilen, ist der Thallus etwas reduziert. Er bildet keine größere Innengliederung mehr aus. Daneben haben wir aber bei *Anthoceros arachnoides* Platten und Haare, die im trockenen Zustande die Pflanze mit einem spinnewebigen Überzuge versehen, welcher wie ein kapillarer Apparat das Wasser aufsaugt und festhält.

Von gewissem Interesse sind die Knöllchen mancher Arten, mittels derer schlechte Zeiten überdauert werden können. Sie sind außen von einer Art „Kork“ umgeben und speichern im Innern Fett und Aleuron. Aus Thalluslappen entstehend, bohren sie sich an Stielen in den Boden ein (GOEBEL, Organographie II, S. 649) (9).

Für die Ableitung einiger Farnprothallien sei auf die Schilderung GOEBELS (9a) (l. c. S. 579) von *Dendroceros* hingewiesen, wonach es solche mit mehrschichtiger Mittelrippe und einschichtigem Rande gibt.

Vergleich der Typen der Prothallien mit der Entwicklung von *Anthoceros*

Wollen wir unter den Polyciliaten ein Prothallium suchen, das noch am allermeisten der an und für sich schon etwas reduzierten Form des Gametophyten der *Anthocerotaceae* entspricht, so finden wir das bei den

Equiseten.

Wir folgen in der Beschreibung vornehmlich GOEBEL (10) (l. c. S. 942—947). Die Art der Keimung ist sehr stark von den Umweltbedingungen abhängig. Es erfolgt zunächst eine scharfe Gliederung in Rhizoid und Prothalliummutterzelle. Aus dieser geht bei günstiger Beleuchtung zunächst eine Zellreihe hervor. Bald verwandelt sie sich in eine Zellfläche. Aus einzelnen Zellen derselben entsprossen Verzweigungen. Erst wenn das Prothallium auf der Schattenseite schon mehrere Zellagen dick ist, tritt ein Meristem auf. Letzteres bildet neue Lappen. Das Meristem ist intercalar.

Im Hinblick auf die Anthocerotaceen sei die Fähigkeit zur Bildung von Knöllchen hervorgehoben, wenn die Bedingungen ungünstig werden.

Auffällig ist die geringe Widerstandsfähigkeit gegen Pilzinfektionen.

Besonders umfangreiche Gebilde sind die Prothallien von *Equisetum debile*. „Sie bilden annähernd kreisrunde Krusten von bedeutendem Umfang (bis 3 cm Durchmesser) und bieten durch ihre dicht gestellten, kurzen aber feinen Lappen ein ähnliches Bild wie etwa die monströsen Blumenkohl-Infloreszenzen.“

„Diese Lappen erheben sich auf einem flachen, stärkeführenden, auf der Unterseite mit zahlreichen, langen Rhizoiden versehenen Teil.“ Im Lichte werden sie rot. Sie können mehrere Keimlinge ernähren. GOEBEL hebt die Ähnlichkeit mit den Prothallien mancher Lycopodien hervor.

Von diesen unter den Polyciliaten wohl am ursprünglichsten Prothallien der Equisetaceen können wir drei Reihen ableiten: die mycotrophen, die reduzierten und endlich die auf der Mutterpflanze parasitierenden. Zunächst wollen wir von den saprophytischen Formen absehen, wenn wir auch betonen, daß diese nur dann möglich sind, wenn eine längere Lebensdauer und eine gute anatomische und morphologische Gliederung in den Stammformen noch vorhanden war. Wir gehen nun zu der Reduktionsreihe der

Filices

über. — Auch im Prothallium stehen am Grunde die

Marattiaceen.

Ihre Prothallien zeichnen sich durch Mehrschichtigkeit auch der Randteile aus. Sie werden meist von vornherein als Zellkörper angelegt. Das ganze Gebilde ist langlebig und massiv. Seine Größe beträgt ungefähr einen Zentimeter und kann bei Ausbleiben der Befruchtung bis auf zwei Zentimeter wachsen. Die beiden Gattungen *Danaea* und *Kaulfussia* haben mehrzellige Rhizoiden, eine Eigenschaft, welche sehr an die Moose erinnert. Daß bei ungünstiger Belichtung ein Faden entsteht und nicht sofort der Gewebekörper, ist eine Erscheinung, die uns nicht überrascht, aber für die Anknüpfung der höheren Farne einen gewissen Wert besitzt.

An die *Marattiales* lassen sich anreihen die

Osmundaceae.

Die Prothallien sind zunächst herzförmig, das heißt, sie zeigen mehr das Flächenwachstum. Wenn die Befruchtung ausbleibt, werden sie zu Gebilden, die manchen Lebermoosen täuschend äh-

lich sehen. Der bandförmige Thallus wird bis 4 Zentimeter groß und hat mehrere Jahre Lebensdauer. Am Vegetationspunkte erzeugt der Thallus „lappenförmige Aussprossungen“ (GOEBEL, l. c. S. 949) (11), „die man mit der rudimentären Blattbildung bei *Megaceros giganteus* vergleichen kann“. Der ganze in der Mitte dicke Körper verzweigt sich noch.

„Für eine Rückbildung der Prothallien spricht aber namentlich der Umstand, daß charakteristische Eigentümlichkeiten des Prothalliums oft dadurch nicht hervortreten, daß dieses schon vor deren Ausbildung infolge der Hervorbringung eines Embryos sein Wachstum einstellt.“ Wir können es uns nicht versagen, diesen Satz von GOEBEL (ibidem) an dieser Stelle besonders hervorzuheben, weil er der Schlüsselpunkt für die Deutung der phylogenetischen Reihen ist.

Wir sehen hier einen Prothalliumbau, der, wie LORSY (12) (l. c. S. 590) ausführt, „wie das Prothallium der Marattiaceen langlebiger ist, einen an das *Metzgeria*-Blatt erinnernden Mittelnerven hat und Adventivknospen wie das Prothallium der Marattiaceen bildet“. Er ist sehr wohl geeignet, als vermittelndes Glied angesehen zu werden.

Unter den nun folgenden echten leptosporangiaten Farnen zeigen die

Cyatheaceae

„eine Prothalliumgestaltung, welche durch den Besitz von chlorophyllhaltigen Schuppen und den Bau der Antheridien sich als verhältnismäßig hochstehend erweist. Dazu kommt, daß die Neigung zur Verzweigung bei den Cyatheaceen-Prothallien stärker hervortritt, als bei denen der meisten übrigen Farne“. (GOEBEL, II, S. 952) (13). Eine Eigentümlichkeit dieses Kreises und auch der ihm benachbarten Familien sind die Schuppenhaare. Es handelt sich um borstenartige Zellflächen. Sie können beide Seiten des Prothalliums bedecken, aber durch vorzeitige Befruchtung kann diese Gliederung an den proleptischen Prothallien auch ausbleiben. Ähnliche Bildungen sind bei den

Loxsomaceae,

die sich mit ihren Schuppen auf der Unterseite der Prothallien eng an die *Cyatheaceae* anschließen, und bei einigen *Polypodiaceae* vorhanden. Bei den *Loxsomaceae* finden sich vielleicht Mycorrhizen. GOEBEL (14) (Flora, Neue Folge, 5. Band, 1913, S. 44) schreibt: „*Loxsuma* ist eine der Formen, welche, wie wir sehen, in der Prothallienbildung den Übergang zwischen Cyatheaceen und Poly-

podiaceen vermitteln“, wir wollen sagen, eigentümliche Merkmale beider als Bindeform führen. Die Prothalliumgestaltung der

Gleichenien

ist ebenfalls hier anschließbar. Anhangsorgane gibt es zwar bei diesen nicht, dafür aber „eine (wenigstens bei einigen Arten) rudimentäre Blattbildung“ (15) (GOEBEL, Organogr. I. c. S. 953). Einige Sätze mögen das noch weiter illustrieren (16) (GOEBEL, I. c. S. 949): „Man findet auch an Wegböschungen auf dem roten Lateritboden die eigenartigen, langen, schmalen Prothallien, welche manchen *Fossombronia*-Arten gleichen. Die Lappen des Randes sind kraus und nach oben eingekrümmt, das Prothallium selbst lang gestreckt. Man könnte versucht sein, die Bildung der blattähnlichen Randlappen abzuleiten von der von *Lycopodium* und *Equisetum* dadurch, daß die Lappenbildung in eine Ebene verlegt wurde.“

Nach LORSY (17) (I. c. S. 601) hat das Prothallium der *Gleicheniaceae* noch eine Reihe von primitiven Merkmalen darin, „daß bisweilen ein Mittelnerv gebildet wird, und es bildet auch wie das Prothallium von *Osmunda* reichlich Adventivsprosse“. Über die vermutlich überleitende Stellung der *Loxsomaceae* haben wir bereits gesprochen. Wir möchten durch sie die

Hymenophyllaceae

anreihen, dabei aber betonen, daß es sich nur um eine Bindeform handelt. In dieser Familie haben wir zwei Typen zu unterscheiden: *Hymenophyllum* und *Trichomanes*.

Hymenophyllum

Die reich verzweigten, einschichtigen Prothallien sind platten- oder bandförmig. Erst wenn weibliche Geschlechtsorgane gebildet werden, entstehen mehrere Schichten. Diese werden an die Seite gedrückt und das Meristem verlängert sich bandförmig weiter. Wir sehen also die Jugendform als ein Verbreitungsorgan weiter entwickelt. Durch das Absterben der Verbindungsbänder werden die Spitzen selbständig, daneben gibt es noch besondere Brutkörper (GOEBEL, II, S. 965) (18).

Trichomanes

„Die Fadenprothallien einiger Arten erinnern an die Protone-mabildung mancher Leber- und vieler Laubmoose. Sie als Anpassungserscheinungen aufzufassen (wie das versucht wurde), dürfte kaum möglich sein. Ihre Lebensverhältnisse sind anscheinend dieselben, wie die der ganz anders gestalteten *Hymenophyllum*-Prothallien. Mit diesen verglichen, behalten sie die Jugendform länger bei“ (GOEBEL, I. c. S. 956) (19).

Man kann die *Trichomanes* eigene Gestaltung sehr leicht von *Hymenophyllum* ableiten, weil es in dem Prothalliumbau Übergangsformen gibt, z. B. *Trichomanes sinuosum*. Bei diesen entwickeln sich ähnlich wie die Protonemablätter von *Tetraphis* Zellflächen begrenzten Wachstums.

Es können an den Flächen direkt die Körper der Archegoniophore entsprossen. Ein Zellfaden kann in eine Zellfläche übergehen, er kann aber auch unter Überspringen der Flächengestalt unmittelbar die Archegoniophore tragen. Wenn die Befruchtung der Archegoniophore unterbleibt, kann seitlich von ihnen wieder eine Zellfläche abgehen. Das Bild gleicht dann völlig der Gestaltung von *Hymenophyllum*. Während es hier noch vorkommen kann, daß die Flächengestaltung unmittelbar an den Fadenansatz anschließt, also die gesamten Organisationsmerkmale von *Hymenophyllum* reproduziert werden, ist dies bei anderen *Trichomanes*-Arten nicht der Fall.

Bei der Keimung der Sporen entwickeln sich auch bei *Hymenophyllum* drei Fäden. Zwei von ihnen werden aber sehr bald gehemmt, und der dritte allein bildet die Fläche.

Es gibt nun *Trichomanes*-Arten (*T. maximum* und *T. radicans*), die die geschilderte Determination der Fäden noch besitzen. Andere dagegen lassen alle drei Fäden zur Ausbildung gelangen. Diese hier beeinflußt erfolgende Neotenie der Jugendform sahen wir bei den vorhergehenden und werden sie bei den Polypodiaceen (nur induziert durch Ungunst der Beleuchtung usw.) erfolgen sehen.

Hieran schließt sich unmittelbar die Gestaltung heterosporer Farne an.

Salvinia

Am meisten Ähnlichkeit mit den Prothallien der Hymenophyllaceen hat das weibliche von *Salvinia*. Wir haben eine sehr frühzeitige Determination, indem die Macrosporen sehr groß und reich an Nährstoffen sind. Sie machen das Prothallium in seiner Entwicklung unabhängig von der Außenwelt. Die Keimung erfolgt innerhalb der Sporangien, welche im Wasser schwimmen. Das hat außer der Abkürzung der Entwicklung und dem besseren Schutze den Vorteil, daß keine Schwimmorgane vorhanden zu sein brauchen.

Wie bei allen Wasserfarne erfolgt die Keimung der Macrosporen rein nucleär. Der untere Teil des Prothalliums bildet keine Wände aus, sondern stellt einen reinen Dotter dar. Oben gliedert

sich eine Art Keimscheibe aus, in der viel Chlorophyll enthalten ist. Auch gibt es noch ein Meristem. Das ganze Gewebe ist am allerbesten mit einem Archegoniophor zu vergleichen. Wie sich bei *Trichomanes*-Arten beim Ausbleiben einer Befruchtung Zellflächen entwickeln können, so kann das Meristem später nach rückwärts zwei Flügel abgeben. Sie vergrößern die absorbierende Oberfläche des Prothalliums der Umwelt gegenüber. SADEBECK (20) betont die Bedeutung für die richtige Schwimmlage der Prothallien. Es können noch eine größere Zahl (bis 40) von Archegonien entwickelt werden. Wir fassen also die Macrospore als durch Reduktion des Fadenprotonema entstanden auf. Während bei den *Trichomanes*-Arten das Fadenprotonema die Ernährung des Sporangiphors und damit des Embryos zu besorgen hatte, wird dies hier durch die Fermente produzierenden freien Kerne des Dotters besorgt. Dadurch wird auch das Licht für die Entwicklung entbehrlich gemacht.

Die Mikrosporen sind viel einfacher gebaut. Ebenso wie bei *Trichomanes* zur Erzeugung der Antheridien kein breiteres Gewebe nötig war, so kann auch hier der Dotter ganz minimal bleiben.

Rhizoiden gibt es bei *Salvinia* keine. Deren Mangel war ja bereits bei den *Trichomanes*-Archegoniophoren vorbereitet, wo ihre Zahl spärlich war.

Noch weiter verkümmert sind die Prothallien bei

Azolla.

Das Meristem gliedert sich nicht mehr aus, auch ist das Chlorophyll nur spärlich. Die Zahl der Archegonien ist bedeutend gesunken. Die Keimung erfolgt unter Wasser. Erst später steigt die Pflanze in die Höhe, aber nur, wenn die Befruchtung erfolgt war. Der Bau der Prothallien ist wenig von dem von *Salvinia* verschieden.

Es seien noch einige Punkte erwähnt, welche die Verkettung der Hymenophyllaceen mit den Salviniaceen erleichtern. Die Keimung der Sporen im Innern des Sporangiums wird uns bei Formen mit ähnlichem Wachstum wie manche Moose zwar nicht verwundern, aber doch von Wert für die Überleitung sein. Die Prothallien sind oft geschlechtlich differenziert. Daneben gibt es jedoch noch zwittrige. Wenn auch die Ernährung besonders von Einfluß ist, so handelt es sich hier um eine induzierte Eigenschaft, die bei den Heterosporen endonom wird. Die Verknüpfung der Salviniaceen mit den Hymenophyllaceen durch die Prothallial-

bildung ist, wie gezeigt, möglich; sie wird durch unten zu besprechende morphologische Vergleiche überzeugend werden.

Von den oben besprochenen Gleichenien, welche wir nur als Bindeformen, nicht als die eigentlichen Stammformen betrachten, leiten sich ab die

Schizaeaceae.

Wir gehen auf die Arbeit von BAUKE (21) (Bot. Zeitg. 1879, Pringsh. Jahrb. 1878) zurück, wenn wir

Lygodium, Aneimia und *Mohria*

an den Anfang stellen.

Die einfachsten Prothallien hat wohl die Gattung *Lygodium*. Sie schließen sich den *Cyatheaceae* an. Das Wachstum in die Dicke erfolgt frühzeitig, und die beiden Hälften der ursprünglichen Endzelle des Fadens weichen durch eine größere Beteiligung an der Formung einer Zellfläche von dem üblichen herzförmigen Prothallium der *Polypodiaceae* ab, worin wir noch Anklänge an eine ursprünglichere Gestaltung erblicken.

Etwas weiter abgeleitet und sich einem Typ nähernd, der in mancher Hinsicht an die Gestaltung von *Hymenophyllum* erinnert, sind die Prothallien von *Aneimia* und *Mohria*. Aus der Spore geht ein deutlicher Zellfaden hervor. Der Übergang zur Zellfläche erfolgt allmählich. An der Fläche entstehen seitlich die Gewebepolster. Diese werden von den anderen Prothalliumteilen übergipfelt. Die Prothallien erhalten dadurch eine breite nierenförmige oder spatelige Gestalt, ein Verhalten, das wir als eine Reduktion des Flächenprothalliums etwa von *Lygodium* auffassen. Das Prothallium ist aus der Flächenform länger bandartig entwickelt. Zu einer Gabelung kommt es aber nicht. Die nächste Gestaltung müßte etwa nach Art von *Hymenophyllum* sein, das ja auch seitlich die archegonientragenden Gewebepolster entwickelt.

Eine sehr starke Bevorzugung der Fadenform besitzen die protonemaartigen Prothallien von

Schizaea.

Wir folgen hierin besonders GOEBEL (l. c. S. 957) (22). Von einem Moosprotonema sind sie nur durch die geraden Querwände unterschieden, was auch für *Trichomanes* gilt.

Schizaea rupestris entwickelt noch Archegoniophore, d. h. „Zellkörper, entstanden durch Längsteilung der Fadenzellen, an der Basis der Fäden“.

Diesem noch einfacheren Verhalten stehen die Fadenprothallien von *Schizaea bifida* gegenüber. „Eigentümlich sind die blasen-

förmig angeschwollenen, mit blaßgrünen Chromatophoren versehenen Zellen (‚Blasenzellen‘), aus denen ein oder zwei kurze mit braungefärbten Wänden versehene Rhizoide entspringen. Sie finden sich auch bei *Schizaea bifida* und *Sch. pusilla*. Es liegt nahe, in den Blasenzellen ‚Pilzwirtzellen‘ zu sehen. Jedenfalls sind die Rhizoiden meist mit Pilzhypphen infiziert, die auch in die Blasenzellen eindringen können.“ Die Archegonien stehen „bei *Schizaea bifida* nach THOMAS unmittelbar auf den Fäden, was auch bei *Schizaea pusilla* gelegentlich der Fall ist. Solche ‚freien‘ Archegonien stellen dann zweifellos das einfachste Verhalten unter allen Pteridophyten dar. Womit es zusammenhängt, daß dem Embryo viel weniger Reservestoffe, als sie sonst in Archegonienpolstern abgelagert sind, zukommen, ist unklar“.

Dies ist eine sehr interessante Erscheinung, welche unbedingt eines weiteren Studiums würdig wäre. Unserer Ansicht nach könnte hier ein merkwürdiger Fall von Mycotrophie an Prothallien vorliegen. Aber erst die Weiterentwicklung dieser Gebilde und der Nachweis echter Mycotrophie derselben würde uns tieferen Einblick gewähren.

Die Antheridien sind stark reduziert und stehen ebenfalls frei auf den Fäden.

Genau so wie bei den *Trichomanes*-Arten kann man auch aus derartigen Fadenprothallien heterospore Farne ableiten. Dabei wird man natürlich nicht mehr von den heutigen Schizaeen ausgehen können, da sie eine Seitenentwicklung sind. Dagegen muß es auch in diesen Kreisen Formen gegeben haben, welche den *Trichomanes*-Arten glichen. Von solchen Ur-*Schizaeae* kann man, auch sonst durch Morphologie gestützt, die

Pilulariaceae

abzweigen lassen.

Der weiteren Reduktion der Ausgangsformen der *Schizaeae* entsprechend ist ebenfalls bei ihren Abkömmlingen das Prothallium in der weiblichen Generation recht klein. Gleich bei seiner Anlage entwickelt es das Archegonium. Es ist eigentlich nicht viel mehr als dessen Nachbarschaft. Das Prothallium von *Pilularia* ergrünt bereits bei der ersten Anlage des Archegons. Wenn bei ihm die Befruchtung ausbleibt, so nimmt es an Größe zu, entsendet einige Rhizoide und bleibt eine Zeitlang selbständig lebensfähig. Aber neue Archegonien und Sprossungen vermag es nicht zu erzeugen. Da auch nach der Befruchtung das Prothallium einige Zeit weiterwächst, ist in dem Auswachsen nichts Absonderliches zu erblicken.

Die Microprothallien zeigen dieselbe hochgradige Reduktion, die wir bei den Salviniaceen angetroffen haben.

Die Polypodiaceen können gleichfalls, was ihre Prothallialbildung betrifft, angereicht werden; die Absicht der vorliegenden Arbeit, sich auf die niederen Regionen des Pteridophytenastes zu beschränken, läßt uns von weiteren Ausführungen absehen.

Dagegen ist es nötig, auf eine anders geartete Entwicklung einzugehen, die noch ursprüngliche Existenz von umfangreichen Prothallien körperhafter Gestaltung voraussetzt: die Prokormi.

Bereits in den Kreisen der Primitiven ist uns diese Art erhalten bei den

Psilotaceae.

Die Übergänge können wir in diesen Kreisen nicht studieren: dazu sind vor allem die Lycopodien geeignet, die eine ausgesprochene Analogie zeigen. Da aber fast gleiche Gestalten in den Mycorrhizomen der Orchideen wiederzufinden sind, so muß man sich hüten, auf die Gestaltung des Prokormus eine Verwandtschaft zu begründen.

Beide Vertreter der *Psilotaceae* haben unterirdische Procormi. Chlorophyll fehlt denselben. Allseitig sind sie mit Rhizoiden besetzt. Ihre Größe ist 2—20 mm. Im Alter verzweigen sie sich.

Nach den Analogien der Lycopodien kann man sagen, daß ein so großer Gewebekomplex nur in Kreisen gebildet werden kann, die im Prothallium noch keine überstarken Reduktionstendenzen zeigen. Der Vergleich mit den ebenfalls mycotrophen Blaszellen der *Schizaeae* ist ein Zeichen für die andere Gestaltung von mycotrophen Prothallien, falls die entsprechenden Bildungen der Ahnen schon zum Fadenprothallium übergegangen sind. — Genau das gleiche wie für die *Psilotaceae* gilt von den Procormi der

Ophioglossales.

Diejenigen sind wohl als die ursprünglicheren aufzufassen, welche noch eine Andeutung von Lappenbildung zeigen. Das gilt besonders von *Helminthostachys*. Es muß aber hervorgehoben werden, daß der Lappenteil hier an der Basis steht. Wir folgen darin besonders LANG (23) (Ann. of Bot. 1902, XVI, 23—56). Wenn man seine Bilder ansieht, so fällt die sprechende Ähnlichkeit mit den Mycorrhizomen von *Neottia* und vielleicht noch mehr von *Epipogon* und *Corallorhiza* auf (24). (FUCHS und ZIEGENSPECK, Orchideen, Mez, Archiv, Band XVIII.)

Die Lappen sind korallenartige Zwischenbildungen zwischen Wurzeln und Axenorganen, sofern man von derartigen morpho-

logischen Kategorien hier überhaupt reden kann. Die Lappen sind in ihrem Innern hochgradig verpilzt. Es handelt sich um eine Vergrößerung der Pilze verdauernden Gewebезonen. An diesem radiären Gebilde stehen Wurzelhaare. Der Aufbau ist anatomisch täuschend den allerersten noch Stelen-freien Mycorrhizomen der genannten Orchideen ähnlich. Das ganze Gebilde soll oberirdisch sein. Es kommt bei dem Procormus zur Ausbildung einer Scheitelzelle.

An etwas älteren Stücken entwickelt sich dann ein fertiler Pol. Es liegt also eine ziemlich weitgehende Metamorphose der Gestaltung vor. Auch dieser Übergang zu einer höheren Organisationsstufe, die ein einziger Langtrieb erreicht, während die Kurztriebe zurückbleiben, zeigt einerseits Ähnlichkeit mit den Orchideen, deutet andererseits auf die verhältnismäßig tief erfolgte Abzweigung von *Helminthostachys*. — In ihren Prothallien zeigen manche

Ophioglosseae

eher noch ursprünglichere Züge. Besonders wertvoll sind die Beobachtungen von METTENIUS. Das Prothallium von *Ophioglossum pendulum* vermag noch zu ergrünen. Es bildet dann eine Lappenkrone. Andere Arten wurden von BRUCHMANN untersucht. Er konnte zwar ein Ergrünen beobachten, jedoch kam es nicht mehr zur Bildung von Lappen. Bei vielen Arten findet eine reiche Verzweigung statt. Die aufsteigernden Massen erinnern an Korallen und werden leicht zerbrochen. Die Infektion des Procormus erfolgt sehr frühzeitig.

Mit am genauesten ist *Ophioglossum vulgatum* studiert worden. Es bedarf wohl kaum eines Hinweises auf den Namen BRUCHMANN. Die Körper haben ein unbegrenztes Wachstum. Ihre Gestalt ist die eines Wurmes. Daneben finden sich auch geweihartig verzweigte Typen. Das Alter der oft bis 6 cm langen Gebilde schätzt man auf etwa 20 Jahre. Die Geschlechtsorgane sind reichlich vorhanden.

Neben derartigen langlebigen Formen kommen auch noch solche von kurzer Dauer und geringer Größe ($\frac{1}{2}$ —1 cm) vor. Auch bei diesen Ophioglossen (*O. moluccanum*) gibt es eine anfängliche Chlorophyllbildung, obwohl die Procormi unterirdisch sind.

Von großer Wichtigkeit wäre die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte jener bekannten *Ophioglossum*-Art, die völlig autotroph lebt. Sie dürfte vielleicht auch in der Haplophase ursprünglichere Verhältnisse zeigen. Sicher ist das aber natürlich nicht, denn auch die „Imagines“ der Lycopodien sind autotroph, nicht dagegen in allen Fällen die Procormi.

Wir sind also der Meinung, daß bei *Ophioglossum pendulum* ein etwas primitiverer Typus der Prothallien zu finden ist. Bei den

Botrychien

gibt es ebenfalls größere Procormi (*Botrychium virginianum*) neben kleineren (*Botrychium Lunaria*). Immerhin erreichen sie nie die Größe derjenigen von *Ophioglossum*. Die erstere Art hat Ausmaße von 2 cm Länge und 1,5 cm Breite, die andere 1—2 mm Länge und 0,5—1 mm Breite. Während *Ophioglossum* genau wie unter den Orchideen etwa *Neottia* keine Rhizoiden hatte, sind solche in sehr guter Ausbildung bei *Botrychium* vorhanden. Am Grunde des Procormus finden wir ein Protonema. Es ist kein Wachsen mit einer Scheitelzelle, sondern ein solches mit vielen Initialen. Die Prothallien sind hier zusammengedrückt. Es gibt dafür zwei Lesarten: entweder ist es, wie GOEBEL meint, eine Verbreiterung des Scheitels, oder es ist in Wirklichkeit eine echte Dorsiventralität.

Wir möchten in der Procormus-Bildung von *Botrychium* ein Stehenbleiben auf einer viel tieferen Organisationsstufe annehmen. Immerhin sind natürlich alle diese Typen nicht etwa etwas Primitives.

Die Verbindungsglieder der von den *Ophioglossales* zu den höheren Reihen aufsteigenden Formen sind fossil. Ein Studium eines hierher gehörigen Procormus oder Prothalliums ist derzeit unmöglich. Selbst wenn man die Prothallien oder Procormi hätte, könnte man kaum die Zusammengehörigkeit feststellen. Endglieder der von den *Ophioglossales* abzuleitenden System-Äste sind uns in den *Ginkgoales* und *Cycadales* erhalten. Wir wollen studieren die Prothallien oder Geschlechtsgenerationen der

Cycadaceae.

Die Analogien zu der Entwicklung der Macrosporen finden wir vor allem bei den heterosporen Farnen. Da wir der Meinung sind, daß dem Grunde der Abzweigung des von den *Ophioglossales* zu den *Cycadaceae* führenden Astes *Isoetes* noch am nächsten steht, so müssen wir hier die Analogien suchen. Auch *Isoetes* zeigt nämlich eine heterospore Entwicklung, welche sich aus Kreisen mit wenig reduzierten Prothallien ableitet. Die *Marsiliaceae* und *Salviniaceae* sind unserer Ansicht nach nicht in dem Maße zum Vergleich geeignet, weil ihre Stammformen schon sehr weitgehende Reduktionen des selbständigen Prothalliums zeigten. Wir senden kurz eine Schilderung der Prothalliumbildung von *Isoetes* voraus:

Im Innern der großen Megasporen wird das Prothallium gebildet, das zuletzt die Sporen ganz ausfüllt. Der große Nucleus der an Reservestoffen überreichen Spore bildet bis fünfzig freie Kerne. Die Kernbildung erfolgt zunächst in der Peripherie, um gegen das Zentrum vorzuschreiten. Vom Rande her erfolgt allmählich die Wandbildung, so daß alles ein zelluläres Gewebe darstellt. An dem Pole, der später die Sexualorgane trägt, sind die Zellen kleiner. Eine scharfe Gliederung in primäres und sekundäres Prothallium haben wir hier noch nicht.

Die anderen heterosporen Farne hatten kein sekundäres Prothallium, sondern bei ihnen bildete sich nur das Archegoniophor aus. Wir wollen also die Archegoniophore mit dem primären Prothallium homologisieren. Der Unterschied gegen die sich selbständig ernährenden Prothallien ist also die proleptische Entwicklung der Archegoniophore. Das Nährprothallium wird bei den Heterosporen verspätet oder gar nicht mehr als Gewebe ausgebildet, sondern bleibt im Dotter.

Wir werden nun sehen, daß die Anreihung von *Cycas* nur an eine Gestaltung möglich ist, bei welcher der Dotter sich noch in Zellen gliedert.

Die Keimung der Megaspore, die von Anfang an sehr groß ist, verläuft so, daß ebenfalls ein vielkerniger, protoplasmatischer Belag vorhanden ist. Es bilden sich nun die Wände gegeneinander aus, nicht aber gegen das Zentrum. In Hinblick auf die HABERLANDTSCHEN Gedanken der Wandbildung und Kernlage möge hervorgehoben werden, daß der Kern an der nach dem Zentrum gelegenen Seite liegt. Bevor diese Zellen, deren Kerne sich geteilt haben, im Zentrum zusammenstoßen, gliedern sie sich durch transversale Wände. Schließlich füllt das Prothallium die ganze Megaspore aus, ja, beim Ausbleiben einer Befruchtung kann es sogar ergrünen und aus der Micropyle herauswachsen. Während dieser Teilungen ist noch eine Größenzunahme des Raumes der Megaspore zu beobachten.

Hinsichtlich des Megaprothalliums ist *Microcycas* besonders ursprünglich. Die gesamte Oberfläche ist noch imstande, als Archegonträger zu wirken. Dagegen ist die tiefe Lage im Innern von manchen Archegonien anders zu bewerten. Auf die hier sehr hohe Zahl der Archegone werden wir noch zu sprechen kommen.

Die anderen Arten weisen eine geringe Anzahl auf. Auf die Entwicklung der Microsporen soll erst an späterer Stelle einge-

gangen werden, wo alles viel klarer wird, weil die Zusammenhänge vorhanden sind.

Von besonderem Interesse und wegen der Konvergenzen zu manchen Coniferen besonders hervorzuheben sind die Beziehungen zwischen Prothallientwicklung und Bestäubung. Bei *Ceratozamia* soll sich nach GOEBEL (25) (l. c. III. S. 1553) vielleicht das Prothallium bis zur Archegonbildung durchsommen ohne Bestäubung. Andere Formen wie *Cycas*, *Stangeria*, *Dioon* und auch *Ginkgo* entwickeln die Archegonien nur unter dem Reize der Bestäubung. Diese Dinge sind unserer und auch GOEBELS Ansicht nach ebenso wie bei Coniferen, Amentales und Orchideen ein Zeichen für abgeleitetes Verhalten. — Die Gattung

Ginkgo

schließt sich in allen wesentlichen Punkten den *Cycadaceae* dermaßen an, daß eine Schilderung der Einzelheiten unnötig ist. Die Zahl der Archegonien ist nur bisweilen größer als zwei. Das möchten wir auch für ein Zeichen weiterer Ableitung ansehen.

Zusammenfassung der Prothallial-Eigenschaften.

Fassen wir diese unsere Ausführungen zusammen, so können wir sagen: Es ist möglich, die Prothallien der Polyciliaten in Reihen verschiedener Entwicklungs- bzw. Reduktionsgrade anzuordnen. Als Ausgangspunkt kann der Gametophyt der Anthocerotaceen dienen. Das ursprünglichste Prothallium besitzen die *Equisetaceae*. Die Reduktionen gehen von Körperform zur Flächengestalt, zur Bandform und endlich zum Protonema-artigen Faden. Wir fassen mit GOEBEL diese Reduktionen als proleptische Entwicklungen der Archegonien und Antheridien auf. Die Prolepsis kann soweit gehen, daß sich die Sexualorgane entwickeln, bevor überhaupt ein Prothallium entstanden ist, oder die Archegoniophore entstehen, bevor ein richtiges Prothallium gewachsen ist. Die Ernährung muß dann natürlich durch Mitgabe von Material aus dem Vorrat der Mutterpflanze erfolgen. Gleichen Schritt mit dieser Gestaltung hält die Bildung von Heterosporen und gar die Keimung derselben auf der Mutterpflanze selbst. Man kann es aber den einzelnen Reihen doch, wenn auch wenig, ansehen, ob die Prolepsis bei Mitgabe von Material durch die Mutterpflanze unter Ausgang von einer höheren oder geringeren Reduktion der Ahnen erfolgt. Das Gleiche gilt von der merkwürdigen Mycotrophie der Procormi. Der Gegensatz von *Schizaea* einerseits und *Psilotaceae* und *Ophioglossaceae* andererseits ist hierin deutlich.

Anschließend soll es unsere Aufgabe sein, dieselben phylogenetischen Versuche an Hand der

Antheridien

vorzunehmen. Auch hier gehen wir von den

Anthocerotaceae

aus. Im Gegensatz zu sehr vielen Lebermoosen haben wir bei den *Anthocerotaceae* keinerlei Gliederung in besondere Thallusteile, welche die Geschlechtsorgane tragen. Da sie in Höhlungen stehen und sich endogen entwickeln, sind ja keine besonderen Hüllorgane nötig. Man kann aber auch sagen, der körperhafte Thallus ist das Hüllorgan. Ohne weiteres kann man diese zerstreute Verteilung als etwas Ursprüngliches ansehen. Dabei darf man jedoch nicht aus dem Auge lassen, daß auch die Prothallium-Entwicklung in dieser Familie, wie GOEBEL gezeigt hat (Stomata), mancherlei Spuren einer einsetzenden Reduktion trägt.

Dafür, daß der ganze Thallus bei den *Anthocerotaceae* eine Art Hülle ist, zeugt unter anderem der Öffnungsmechanismus der Höhlung und das häufige Beisammenstehen mehrerer Antheridien in einer solchen. Wie wäre es, wenn man jede Höhlung als männlichen Stand bezeichnete? Es drängt sich der Vergleich mit den Peritheciën der Ascomyceten auf. Mit Recht lehnt GOEBEL die Homologisierung der Antheridien anderer Lebermoose mit den Ständen der *Anthocerotaceae* ab.

Gerade der Öffnungsmechanismus der Höhlung mit seinen verschleimenden Zellen, die sich ebenso wie sonst die Wandschicht eines einzelnen Antheridiums zurückgeschlagen, ist ein Zeichen für ein sehr wohlausgebildetes Hüllorgan.

Hiernach kommen die Antheridien an die Oberfläche und öffnen sich mit Hilfe ihrer Wände.

Die Spermatozoiden der *Anthocerotaceae* sind biciliat. Mit den Polyciliaten hat also *Anthoceros* im wesentlichen die Gestalt der Antheridien gemeinsam. Wir können wohl annehmen, daß die Entwicklung in einer Höhlung ein Zeichen für eine Sonderentwicklung ist. Das Hüllorgan ist in diesem Falle der körperhafte Thallus.

Wenn wir zu den in der Gestalt der Prothallien primitiven Formen des Polyciliatenastes übergehen, so müssen wir wieder mit den

Equisetaceae

beginnen. *Equisetum debile* ist im Gegensatz zu den anderen be-

kannten Arten zumeist hermaphrodit. Mit seinen Antheridien sind gehemmte Lappen von Paraphysengestalt häufig vereinigt. Wenn die männlichen Prothallien bei den anderen Equiseten beginnen, Antheridien zu erzeugen, so haben sie ein Meristem, das nach oben hin neue Antheridien bildet. Die Lappenbildung wird bei diesem Meristeme unterdrückt. Falls aber durch besondere Umstände veranlaßt, die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane früher einsetzt, so stehen diese an der Spitze der Lappen. Die Prothallien sind „ameristisch“ geworden.

Man unterscheidet nach GOEBEL (26) (l. c. II, S. 918) zweierlei Antheridien: die eingesenkten und die frei hervorragenden. „Bei *Equisetum* finden sich aber Übergänge zu den „freien“ Microgametangien. Es können hier diese Organe auch an Zellwänden oder Zellflächen auftreten, dann entsteht zur Bildung des Microgametangiums zunächst ein Zellkörper.“ „Das leitet über zu dem Verhalten der leptosporangiaten Farne, bei denen die „Antheridien“ meist kugelig über das Prothallium hervorragen. Es läßt sich zeigen, daß ihre Entwicklung mit der der „eingesenkten“ in den Grundzügen übereinstimmt. Letztere betrachten wir als die ursprünglicheren, die „freien“ als die abgeleiteten. Gelegentlich treten übrigens eingesenkte auch bei solchen Farnen auf, die normal nur freie tragen.“

Man kann sich die Sache nun verschieden vorstellen. Entweder, die endogen entstehenden Antheridien sind an sich die primitiven. Das Verzweigen derselben und die Entstehung mehrerer Antheridien in einem gemeinsamen Becher der *Anthocerotaceae* wäre damit eine Sonderentwicklung. Oder die Verzweigung obliteriert, und die Verschmelzung der Antheridialwand mit der Hülle wird vollständig. Welche Ansicht die richtige ist, ist schwer entscheidbar. Uns erscheint die erstere plausibler.

Einige Worte sind über den Öffnungsmechanismus zu erwähnen. GOEBEL (27) ist auch hier bahnbrechend, indem er betont, „daß bei den Pteridophyten (l. c. S. 919) ebenso wie bei den Bryophyten die Wandschicht aktiv am Öffnungsvorgang beteiligt sei, was sich auch durch spätere Untersuchungen bestätigt hat. Am klarsten erscheint es bei den Equiseten. Die Antheridien sind, wie in allen anderen Fällen, von einer Kutikula überzogen, die später gesprengt wird. Die Deckschichtzellen, ausgezeichnet durch ihre helle Färbung, weichen auseinander und lassen so eine weite Öffnung entstehen, die bei einigen Arten von den in Gestalt eines „Krönchens“ auseinanderstehenden Deckschichtzellen umgeben ist.

So bei *Equisetum limosum*, während bei andern, z. B. *Equisetum pratense*, die Krönchenbildung viel weniger auffallend ist. Ich finde bei dieser Art die Deckschicht gewöhnlich nur in zwei Zellen geteilt, die bei der Öffnung in der Mitte auseinanderweichen, etwa wie die Schließzellen einer Spaltöffnung. Es sind hier also (ebenso wie bei den Archegonien, wo die vier obersten Zellen des Halses auseinanderweichen) noch alle Zellen der Deckschicht an der Öffnung beteiligt.“

„Das Auseinanderweichen der Zellen wird durch Ablagerung einer bei Wasseraufnahme stark quellenden Schleimschicht auf der Außenwand bedingt. Die Quellung des Antheridieninhaltes wirkt mit, indem sie einen Druck auf die Wandschicht ausübt, die nach dem Öffnen sich zusammenziehenden, schleimigen Inhalt hervorpreßt.“

Über solche Feinheiten im Bau der Antheridien sind wir bei den *Psilotaceae*

nicht unterrichtet. Hier liegen sie weder völlig eingesenkt noch völlig frei. Es handelt sich bei den ziemlich umfangreichen Bildungen um solche nach Art der Equiseten, die dort an den Lappen entstehen. Die Spermatozoiden sind wie am ganzen Aste spiralig aufgerollt und polyciliat. Die Procormi sind einhäusig.

Einen sehr ursprünglichen Typus in den Antheridien besitzen die

Ophioglossaceae.

„Die Antheridien von *Botrychium* und *Helminthostachys* haben in ihrer Deckschicht noch mehrere Öffnungszellen. Bei *Ophioglossum vulgatum* ist die Deckschicht in der Mitte aus einer, seitlich aus zwei Zellagen aufgebaut. Von der Fläche gesehen, teilt sich die ursprüngliche Deckschicht durch in einer Schraubenlinie aufeinanderfolgende Zellwände, so daß in der Mitte (wie bei *Lycopodium*) eine dreieckige Zelle abgeteilt wird. Diese wird — offenbar durch Schleimbildung — gesprengt bzw. abgeworfen.“ (GOEBEL, l. c. II, S. 921.) (28)

Auch in der Entwicklung der Antheridien haben wir bei den *Ophioglossaceae* sehr primitive Verhältnisse. Durch Teilung einer oberflächlich gelegenen Zelle werden zwei Zellen gebildet, deren äußere die Wand, deren innere die Spermatozoiden erzeugt, die zahlreich vorhanden und von auffallender Größe sind. Sie sind spiralig aufgerollt und tragen an der Spitze ihre vielen Wimpern. Am wenigsten fortgeschritten sind die Botrychien und *Helminthostachys*. *Ophioglossum* zeigt bereits die Ausbildung einer Öffnungs-

zelle, welche wir auch bei den Marattien besitzen. Vielleicht ist es für die Ableitung der *Ginkgoales* und *Cycadales* wertvoll, zu erfahren, daß *Helminthostachys* bereits eine unvollkommene geschlechtliche Differenzierung besitzt. Rein männliche Prothallien kommen vor, die weiblichen bilden aber ausnahmslos im Anfang auch noch Antheridien. Wir sehen also die männlichen Organe gewissermaßen als das Kleid der jungen, noch wenig entwickelten Prothallien auftreten. Es ist uns daher sehr leicht, die männliche Determination als eine Folge der schlechteren Versorgung von proleptischen auf der Mutterpflanze einen hohen Grad von Reifung erlangenden Prothallien zu interpretieren. Damit mag natürlich nicht das ganze Wesen der Sache getroffen werden. — Es ist schwierig, die Microsporen der

Cycadaceae

von irgendwelchen Farnen abzuleiten. Am ursprünglichsten ist wohl *Microcyas*. Wir haben nach der GOEBELschen Auffassung (29) hier wie bei allen *Cycadaceae* (l. c. III, S. 1511) nur ein Antheridium und eine Prothalliumzelle. An die Prothalliumzelle, welche erhalten bleibt, schließt eine steril gewordene Antheridiumzelle an, der Dislocator. Die anderen Antheridiumzellen — es sind bis 9, meist 8 — entwickeln große Spermatozoiden in Zweizahl. Diese Spermatozoid-Mutterzellen ragen in den Pollenkornraum hinein, der einen Schlauchkern besitzt. Beim Austreiben wird der Schlauchkern mit dem Pollenschlauch nach hinten in das Gewebe der Pollenkammer getrieben und wirkt als Haustorium.

Wie bei allen *Cycadaceae* und auch *Ginkgoaceae* gehen bekanntlich die Sexualzellen nicht in den Pollenschlauch, den man also gar nicht mit dem der Coniferen und auch Angiospermen vergleichen kann. Diese akrogramen Pollenschläuche besitzen bewegliche Spermatozoiden und müssen sie ja auch besitzen. Der Pollenschlauch ist hier gar nicht der Überträger der Sexualzellen, sondern nur deren Haustorium. Die Öffnung des Pollenschlauches kann folglich nicht durch die Synergiden oder durch die Archegoniumhäuse erfolgen; es muß ein anders gearteter Öffnungsapparat vorhanden sein. Wenn man hier den Pollenschlauch als die Deckzelle des Antheridiums auffassen kann, so muß man den Öffnungsmechanismus als eine völlig neuartige Funktion auffassen.

Die Dislocatorzelle und auch die Prothalliumzelle führen in ihrem Innern reichlich Stärke. GOEBEL glaubt nun, daß diese Stärke verzuckert wird und durch die hohe Spannung in den beiden Zellen

der Pollenschlauch reißt. Es wäre sehr interessant, einmal über die Art der Wandungen Genaueres zu erfahren.

Die anderen *Cycadeae* und *Zamieae* haben nur eine fertile Antheridienzelle und besitzen nur zwei, allerdings viel größere Spermatozoiden. Hervorzuheben ist die Lagerung der Cilien in einer Spirale an der Kreiselspitze. Wir möchten in diesem Zusammenhang auf die gestaltliche Ähnlichkeit der Spermatozoiden von *Ophioglossum* mit denen dieser Familie hinweisen.

Nur geringe Unterschiede finden sich bei

Ginkgo.

Die Pollenschläuche sind hier wirklich die Haustorien im Gewebe der Pollenkammer. Nach den Bildern von HIRASE muß eine Vermehrung der Zellkerne stattgefunden haben. Das zitronenförmige andere Ende des angeschwollenen Pollens hängt von oben in die Pollenkammer herab.

Die generative Zelle bildet zunächst eine Stielzelle aus, eine Wandbildung unterbleibt. Die Körperzelle bildet durch Teilung die zwei Spermatozoiden. Es enthält somit auch das Vorende des Microprothalliums mehrere Zellkerne. Über die Öffnung ist nichts bekannt.

Im Bau der Antheridien und Archegonien sind die *Ginkgoaceae* und *Cycadaceae* stark von den Coniferen verschieden, so daß wir an eine Verkettung mit ihnen nicht glauben können. — Kehren wir nun an den Ausgangspunkt der Cycadaceenreihe zurück und gehen auf die

Marattiaceae

ein. Im Bau der Antheridien finden wir so gut wie keine Unterschiede im Vergleich mit den *Ophioglossales* und mit Recht hat man ja beide Gruppen vereinigt. Unter anderem besitzen sie dieselbe dreieckige Deckelzelle wie diese.

Die männlichen Geschlechtsorgane werden sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite gebildet. Die Anzahl der in dem Antheridium enthaltenen Spermatozoiden ist zum Teil sehr groß, eine Eigenschaft, die als nicht abgeleitet zu deuten wäre. *Marattia* und *Angiopteris* haben bis 500 Spermatozoiden, die nur zwei Windungen besitzen, ein Verhalten, das dem ganzen Grunde des Polyciliatenastes eigen zu sein scheint.

Neben den sehr komplizierten Antheridien mit Wandabgabe von seiten der benachbarten Prothallialzellen gibt es bei kümmerlichen Exemplaren weit einfachere und an Spermarien ärmere Antheridien.

Daß diese Jugendform der Antheridien die für die weiteren Kreise maßgebende ist, zeigt das Auftreten von eingesenkten Antheridien als seltene Ausnahme an alternden Prothallien von selbst ziemlich hochstehenden Polypodiaceen. Wir sind also der Ansicht, daß diese nach GOEBEL (l. c. S. 921) (30) „als erstes Anzeichen der bei diesem Farn sich an alternden Prothallien findenden pathologischen Veränderungen der Sexualorgane“ betrachteten Bildungen als die Organisationshöhe der erwachsenen Prothallien der Eusporangiaten anzusehen sind. Für gewöhnlich gelangen die Prothallien eben nicht zu dieser Altersform, sondern entwickeln „proleptisch“ vereinfachte, nicht eingesenkte Antheridien.

Wir können nicht umhin, GOEBEL (31) wörtlich zu zitieren (l. c. S. 924). Bei der Besprechung der Antheridien der *Equisetaceae* spricht er von der Wandschicht, die wir ja auch bei den Eusporangiaten fanden: „Wir werden die ersteren also als ursprünglich nicht zum Antheridium, sondern zum Prothallium gehörig betrachten. Indes können sie durch Chlorophyllarmut oder Chlorophyllmangel sich als eine besondere Wandschicht des Antheridiums ausbilden, die auch an dessen Entleerung teilnimmt. Ist diese Ausbildung eine von vornherein eintretende, so gelangen wir damit zu den Verhältnissen, wie sie bei den leptosporangiaten Farnen auftreten. Bei diesen läßt sich eine Vereinfachung im Antheridienaufbau feststellen, die ihre Endstufe erreicht bei den *Polypodiaceae*, während *Osmundaceae*, *Gleicheniaceae*, *Hymenophyllaceae* und *Cyatheaceae* — wengleich nicht ohne Schwankungen im einzelnen — eine höhere Gliederung zeigen. Daß solche Schwankungen selbst innerhalb einer und derselben Familie vorkommen (z. B. bei den *Gleicheniaceae* und *Hymenophyllaceae*) entspricht anderen Fällen von Rückbildung.“

Unseres Erachtens kann man die angeführten Momente als eine gleichsinnige Entwicklung dieser Organe in den betreffenden Gruppen auffassen.

An dem Grunde, förmlich auf der Schneide der Eu- und Leptosporangiaten stehend, haben wir gefunden die

Osmundaceae,

„welche (32, GOEBEL, II, S. 924) auch sonst den Eusporangiaten am nächsten stehen und dies gleichfalls in der Antheridienentwicklung zeigen“. Es treten mehrere, die Bildung eines Antheridienstieles einleitende Zellwände auf, ganz entsprechend den Vorgängen, die bei *Equisetum* stattfinden, wenn das Antheridium an einem Zell-

faden entsteht, also in unserem Sinne proleptisch angelegt wird. „Dann folgt eine kuppelförmig gebogene Wand, die eigentlich erst der entspricht, welche bei *Marattia*, *Equisetum*, *Lycopodium* die ‚Deckzelle‘ abtrennt. Aus der ersteren wird erst durch weitere Teilungsschnitte wie bei *Marattia* die Deckzelle des Antheridiums herausgeschnitten.“ In diesem Sinne ließe sich wohl auch die große Anzahl der Antheridien deuten, die auf der Unterseite allein stehen. — Schon früh sind nach der Ansicht von LORSY (33) (S. 594) die

Gleicheniaceae

abgezweigt. Das erkennt man auch zum Teil an ihren Antheridien. Nach den Arbeiten von CAMPBELL ist ein Teil der Antheridien sehr denen der *Osmundaceae* ähnlich. Daneben finden sich andere Arten, welche schon „vereinfacht“ sind. Die Deckschicht ist hier noch stets geteilt.

Während wir auf der Seite der Gleichenien die Abzweigung des quer-annulaten Astes annehmen, sind die

Cyatheaceae

der Abgangspunkt der *Polypodiaceae*. Dies ist in der SCHLUMBERGERSCHEN Arbeit (34) (Flora 102, 1911) sehr schön ausgeführt und spiegelt sich auch im Antheridienbau. Ein wesentlicher „Unterschied im Antheridialbau zwischen *Cyatheaceae* und *Polypodiaceae* ist nur im Bau der Deckelzelle vorhanden“. Aber es gibt auch tiefstehende *Polypodiaceae*, wie *Diacalpe aspidioides* und *Woodsia obtusa*, die ebenfalls eine geteilte Deckelzelle besitzen.

In der Reihe der Entwicklung ist von dem genannten Autor eine schöne Parallelität zwischen Haarbildungen am Prothallium und Teilung der Deckelzelle gefunden, so daß man sehr gut die *Woodsiae* an den Grund der *Polypodiaceae* setzen kann. Damit ist aber nicht gesagt, daß nun eine enge phylogenetische Verwandtschaft der Gattungen vorliegt.

Bei den an die *Polypodiaceae* anschließenden

Parkeriaceae

bleiben die männlichen Prothallien klein und werden nicht herzförmig. Am Rande der spateligen Gebilde stehen zahlreiche Antheridien von geringer Größe. Das Leben dieser kleineren Prothallien pflegt nur beschränkt zu sein. Offenbar hat das Wasserleben eine Begünstigung der Heterosporie mit sich gebracht. Die Prothallien können sehr klein bleiben, da das Wasser eine leichte Befruchtungsmöglichkeit gibt, und brauchen also keine lange Lebensdauer zu haben. Geteilte Deckelzellen haben auch die

Hymenophyllaceae.

Azolla, die wir an diese anschließen möchten, hat noch eine Deckzelle, welche *Salvinia* fehlt. Man könnte die Mikrosporen dieser Farne als weit reduzierte Fadenprothallien auffassen.

Die anderen Querannulaten haben bereits in den noch nicht heterosporen Prothallien eine weitgehende Reduktion der Antheridien. So ist ihr Bau bei *Aneimia* weit zurückgebildet, so daß hier eigentlich noch einfachere Verhältnisse als bei den *Polyodiaceae* vorliegen. Bei den *Schizaeae*, die durch ihr Fadenprothallium weit umgebildet sind, findet man sowohl geteilte wie ungeteilte Deckzellen. Wir vermögen also auch hier noch die Annäherung an den Grund der *Osmundaceae* zu erkennen.

Die *Marsiliaceae* haben eine einfache Deckzelle. Das Prothallium ist noch dorsiventral und in der Mikrospore sind zwei Antheridien, die mehrere Spermatozoiden haben. Es macht den Eindruck, als ob das Fadenprothallium verkürzt ist und zwei genäherte Antheridien trägt. Die Zahl der Windungen der Spermatozoiden scheint sich in beiden von den *Osmundaceae* abgehenden oder von deren Grunde abzweigenden Ästen bedeutend zu vermehren. Nur der eine Ast hat zur Heterosporie an zwei Stellen geführt. Es ist ganz kennzeichnend, daß die Reduktion der Antheridien bei dem Aste am weitesten geht, der auch die Fadenprothallien in viel größerem Ausmaße hat (*Hymenophyllaceae*). Der andere (*Marsiliaceae*, *Schizaeaceae*) hat die Fadenprothallien nicht in so ausgedehntem Maße und auch in den Heterosporen deutlichere Antheridien.

Zusammenfassung der Antheridial-Eigenschaften

Die bei Betrachtung der Prothallien gefundene Anordnung der Formenkreise kann durch die Morphologie der Antheridien gestützt werden. Wir leiten die Polyciliaten von den biciliaten *Anthocerotaceae* ab. Die eingesenkten Antheridien derselben finden wir bei den *Equisetaceae* zum Teil wieder. Daneben finden wir (der seitlich abgeleiteten Natur derselben entsprechend) auch schon die freien und dann meist kleineren Antheridien, denen wir oben im *Filicales*-Aste begegnen. Im allgemeinen besitzen die tiefstehenden Formenkreise umfangreiche Antheridien mit der Neigung zur Bildung von spiralkegelförmigen Spermatozoiden.

Die eingesenkten Organe des geschilderten Baues besitzen z. B. *Ophioglossum* und manche der *Psilotaceae*. Die Art der Öffnungszellen der *Ophioglossaceae* erinnert an die ihnen nahestehenden *Marattiaceae*. Die Entwicklung auf *Cycas* und *Ginkgo* hin ist

eine von hier ausgehende extreme Spezialisierung und Progression unter stärkstem Anschwellen der Spermatozoiden. *Ginkgo* und *Cycas* haben derart gemeinsame Züge, daß man sie schwerlich völlig voneinander trennen kann. Sie stellen zwei Entwicklungen aus gemeinsamem, bei den *Ophioglossaceae* zu suchendem Grunde dar. Ihre Befruchtung ist von derjenigen der Coniferen fundamental verschieden, obwohl sie sich gleichfalls auf der Mutterpflanze vollzieht.

Zwischen dem Bau der Antheridien der *Ophioglossaceae* und der anderen Eusporangiaten, also der *Marattiaceae* bestehen kaum nennenswerte Unterschiede. Die Antheridien rutschen bei der weiteren Entwicklung auf die Unterseite der mehr flächenartig werdenden Prothallien. Auf der Schneide der Entwicklung stehen die *Osmundaceae*, welche viele Ähnlichkeiten mit den *Marattiaceae*, aber auch mit dem Grunde der echten Leptosporangiaten zeigen. Die *Gleicheniaceae* nähern sich ihnen mehr als die übrigen höheren *Filicales*. Eine Gliederung nach der Ausbildung der kleineren Antheridien mit ihren mehr locker gewundenen Spermatozoiden zur Unterscheidung der beiden großen Aeste der Leptosporangiaten ist nicht möglich. Die heterosporen Formen derselben haben manche gemeinsame Züge, doch könnte dies durch Konvergenz bedingt sein.

Hiermit haben wir die Ableitung der Familien in Verfolg der männlichen Organe durchgeführt und wollen dasselbe an Hand der

Archegonien

versuchen. Auch hier beginnen wir am besten wieder mit den

Anthocerotaceae.

Nach der landläufigen Darstellung ist das weibliche Organ in den Thallus eingesenkt. Das ist, wie besonders GOEBEL (II 531) (35) nachweist, nicht so ganz der Fall.

Die Mutterzelle ist zwar im Gewebe versenkt. Die Halskanalzelle wird von der Deckelzelle abgetrennt. Diese beteiligt sich nicht am Aufbau des Halskanales. Sie bildet noch zwei bis vier Zellen. Die Zellen der Umgebung des Archegons lassen deutlich ihre Zugehörigkeit zu dem weiblichen Organ erkennen. Da sie ja bei der Embryoentwicklung noch weiter wachsen müssen und wohl auch Fermente abscheiden, die das Gewebe zur Herleitung und Abgabe von Nährstoffen veranlassen, so ist ihre besondere Organisation eigentlich verständlich. Ihr Wachsen bedingt eine Hervorwölbung des Thallus. „Die Kutikula dieser Hervorwölbung wird durch

Schleimbildung abgehoben.“ Da ferner die Deckelzellen stark verschleimen, umgibt die Öffnung des Organs eine riesige Schleimblase. Nach GOEBEL „wird der Mangel eines hervorragenden Halssteiles also bei *Anthoceros* durch gesteigerte Schleimbildung ersetzt.“ Nebenbei bemerkt finden sich gelegentlich auch Archegonien auf der Unterseite des Thallus. Auch LORSY schließt aus den Anfangsteilungen auf eine Art Archegonwand. Wir erblicken hierin ein ursprüngliches Verhalten.

Die Eizelle gliedert eine Bauchkanalzelle ab. Die Zahl der Halskanalzellen schwankt, es gibt Formen mit 3, 4 und 6.

Eine völlige Homologisierung ist nicht möglich, da bei den Farnen die Halskanalmutterzelle nicht aus der Deckelzelle hervorgeht. Sie wird hier eigentlich aus der ersten abgegliederten Bauchkanalzelle gebildet.

Die Entwicklung hat also bei den Lebermoosen und Farnen eine andere Richtung eingeschlagen. Es bildet sich in beiden Fällen aus der primären Zentralzelle zunächst die Halskanalzelle, aus der sekundären Zentralzelle die Bauchkanal- und Eizelle. Dagegen werden die Halskanalzellen bei *Anthoceros* und den Laubmoosen aus der Deckelzelle gebildet. Wir hatten bei *Anthoceros* die Möglichkeit der Entwicklung nach zwei Richtungen: Einmal geben die Deckelzellen die Halskanalzellen, was zu den Laubmoosen führt. Im anderen Falle unterbleiben die Teilungen der Deckelzelle und die Halskanalzellen werden aus der ersten Teilung der primären Zentralzelle erzeugt. Diese Entwicklung haben die Pteridophyten und Lebermoose eingeschlagen. — Die Archegonien der

Psilotaceae

sind bereits nicht mehr in das Prothallium, hier besser Procormus genannt, eingeschlossen, sondern ragen aus demselben hervor. Die Deckelzellen auf der Spitze sind genau wie bei vielen *Anthocerotaceae* zu vierein angeordnet. Es scheinen etwa fünf Halszellen vorhanden zu sein, die wir mit den Hilfszellen von *Anthoceros* auf gleiche Stufe stellen. Halskanalzellen sind offenbar nicht viele vorhanden. Ob diese für *Psilotum* geschilderten Verhältnisse auch für *Tmesipteris* gelten, ist nach den Abbildungen von WETTSTEIN etwas zweifelhaft. Man könnte bei *Tmesipteris* an eingesenkte Archegonien denken. Hier sei auch erwähnt, daß diese größere Antheridien haben. Beide Eigenschaften würden gut mit der etwas weniger abgeleiteten Natur von *Tmesipteris* übereinstimmen. Die Antheridien liegen gleichmäßig auf dem Procormus verstreut. Auch bei den

Equisetaceae

sind die Archegonien nicht mehr eingesenkt. Wir haben es folglich auch auf diesem Aste nicht mehr mit Ursprünglichem zu tun.

Wenden wir uns nun den eusporangiaten Farnen zu, so sehen wir gleichfalls, daß die Archegonien nicht mehr völlig eingesenkt sind. Zunächst greifen wir die

Ophioglossales

heraus. Die Anlage der Archegonien gleicht völlig der der Anthedriden im Anfange. Eine Oberflächenzelle teilt sich in Mantelzellen, die mittlere Zelle durch in der Oberfläche gelegene Wände in eine Deckzelle und primäre Zentralzelle. Die Zentralzelle gliedert nach unten eine Basal-, nach oben eine Halskanalzelle ab. Die Deckzelle teilt sich nun nicht nur in vier in einer Ebene liegende Zellen, sondern bildet einen Hals, der sich bloß wenig über der Procormus erhebt. Die Mantelzellen heben ebenfalls durch einige Teilungen den Halsteil empor. Die bei *Anthoceros* eingeleitete Halsbildung ist hier also weiter fortgeschritten. Beim Betrachten der Loursyschen Bilder gewinnt man den Eindruck, als ob die erste von der Zentralzelle abgegebene Halskanalzelle sich nicht weiter teilt, sondern allein ohne Hinzutreten einer Bauchkanalzelle den Hals ausfüllt. Dieses Verhalten würde sehr gut von *Anthoceros*, das ja auch nur eine Bauchkanalzelle hat, zu den *Ophioglossales* überleiten. An letztere schließen wir gleich die

Marattiaceae

an. Die Archegonien stehen nur selten wie bisher auf der Oberseite. Zumeist sind sie auf das mediane Polster der Unterseite beschränkt, eine Entwicklung, die auf die Leptosporangiaten zugeht.

Um das Archegon werden, nicht immer vollständig, Mantelzellen herumgelegt. Die Bildung nimmt ihren Ausgang von Oberflächenzellen. Es gliedern sich eine Deck- und eine primäre Zentralzelle aus. Nicht in allen Fällen wird eine Basalzelle abgegeben; sie fehlt z. B. bei *Danaea*, *Angiopteris* und einige Marattien. Die Deckzelle gibt die vier in einer Ebene liegenden Zellen und diese heben, drei Etagen erzeugend, einen kurzen Hals empor. Bevor das Organ reif ist, bilden die Anliegerzellen eine Art Hülle um dasselbe. Die primäre Zentralzelle bildet eine Halskanalzelle, welche letztere sich meist nur wenig oder unvollkommen teilt. Die Zentralzelle dagegen gliedert immer eine Bauchkanalzelle ab. — Wir wollen weiter an die Eusporangiaten die

Cyadaceae

angliedern. Bei *Microcyas* finden wir die Archegonien noch auf das ganze Prothallium verstreut. Ihre Zahl geht bis zu 200. Die

anderen Arten haben viel weniger, etwa 3—10, diese sind dafür aber viel größer. Wir möchten bei *Microcycas* von einer Art Nährarchegonien in ganz ausgesprochenem Sinne reden. Der Parasitismus auf der Mutterpflanze bringt durchaus andere Verhältnisse mit sich. Jedes Archegonium entsteht aus einer Randzelle. Durch Teilung der noch kleinen Zellen erhalten wir eine Deck- und eine primäre Zentralzelle. Die Deckzellen teilen sich in zwei in einer Ebene liegende Zellen, für die man wohl mit Unrecht den Ausdruck Halszellen gebraucht. Die primäre Zentralzelle macht noch eine weitere Teilung durch, doch bildet sich die Halskanal- oder Bauchzelle nicht, da der Kern bald degeneriert.

Unterstützt von Mantelzellen, die durch Plasmastränge mit der Eizelle verbunden sind, erlangt die Eizelle die relativ gewaltigen Ausmaße von 3—6 mm. Bezeichnenderweise erreicht auch der Eikern eine Größe bis zu 500 μ . Dies Verhalten ist uns im Hinblick auf die Kernplasmarelation voll verständlich. Eigentlich steht die ungeheure Plasmamasse unter der Herrschaft aller Kerne des Mantels und diese wieder unter dem determinierten Eikern.

Diese Hilfskerne der Eizelle wirken als Fermenterzeuger. Haben sie ihre Schuldigkeit getan, so haben sich die Kerne aufgelöst und werden von der Eizelle „resorbiert“. Im Hinblick auf die Erfahrungen in manchen Geweben, z. B. bei den Knöllchen der Leguminosen, könnte man an ein Auflösen der Kerne unter Fermentproduktion denken.

Hinsichtlich des Eikernes bestehen starke Differenzen. So gilt das Maß von 500 μ für *Dioon*; *Cycas* hat nur 75—120 μ . Die Größe der Kerne ist als etwas Abgeleitetes zu betrachten. Es wird förmlich die Nahrung bereits in der Eizelle in hohem Maße konzentriert. Gleichzeitig wird ein großer Raum für den Embryo vor der Befruchtung geschaffen.

Die Erzeugung der Pollenkammer ist eigentlich auf das Wachsen der den Archegonien benachbarten Zellen zurückzuführen, das der Halszellen fehlt. Allmählich verschmelzen die Archegonien zu Gruppen und das Wachstum geht auf die Umgebung der Gruppen über.

Die Entwicklung der Archegonien ist von der Bestäubung abhängig, doch gilt das nicht für alle in gleichem Maße. Bei *Ceratozamia* kann die Archegonbildung auch ohne diese eintreten (GOEBEL, l. c. III, S. 1553) (36). Bei *Cycas*, wohl auch bei *Dioon* und *Stangeria* ist das nicht der Fall. Die unbefruchteten Prothallien vertrocknen, bevor Archegonien gebildet sind.

Wir sehen hier also eine ebenso weitgehende Ableitung als Spezialisierung und können in diesem Verhalten durchaus nichts Primitives erblicken. Aus so komplizierten und differenzierten Verhältnissen entstehen keine fortschreitenden Neubildungen mehr.

Wie im männlichen Geschlecht schließt sich auch im Bau der Archegonien

Ginkgo

sehr an die *Cycadaceae* an. Die Zahl der Archegonien ist sehr stark reduziert. Es sind deren nur zwei vorhanden, doch gibt es immerhin zuweilen noch mehrere. Die Entwicklung ist bis in die Einzelheiten gleich, auch die Mantelzellen sind da. Die Deckzellen, die kurz vor der Befruchtung abgegebene und absterbende Bauchkanalzelle, alles erinnert so sehr an die *Cycadaceae*, daß die Entwicklung dieser beiden Familien einen gemeinsamen Ausgangspunkt haben muß, der bereits diese Dinge besaß. Auch nur der Gedanke daran, von einer solch komplizierten Gattung etwa die Coniferen oder gar die höheren Pflanzen ableiten zu wollen, erscheint uns absurd. Viele Coniferen sind in der Embryologie primitiver als diese Kreise.

Kehren wir nunmehr zu den Eusporangiaten zurück und gliedern an sie die

Osmundaceae

an. Diese haben einige Ähnlichkeit mit den *Marattiaceae* auch im Bau des Archegoniums. Mit einer noch zu besprechenden Ausnahme, welche die Verkettung ermöglicht, besitzt der Bau die vollen Eigenschaften der gesamten nun folgenden Pteridophyten.

Eine Oberflächenzelle bildet eine obere und untere Zelle. Die Deckzelle teilt sich in vier Zellen. Durch hier kaum kenntliche Mantelzellen wird die Deckzelle aus dem viel weniger Schichten besitzenden Prothallium etwas emporgehoben. Bei den Eusporangiaten teilt sich jede der vier Deckzellen ebenfalls in Halszellen, die vier Reihen bilden. Meist werden aber weniger Zellen erzeugt, hier sind es drei bis sechs. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß bei den folgenden Gruppen keine Umwallung des Halses durch die Mantelzellen mehr erfolgt. Das könnte mit der Reduktion des Prothalliums zusammenhängen. Der Hals muß sich eben durch eigene Zellteilungen mehr aus dem Gewebe herausheben.

Die primäre Zentralzelle hat eine Halskanalzelle abgegliedert, die sich zwischen die Halszellen einkeilt. Wie bei den *Marattiaceae* und *Equisetaceae* kann sich gelegentlich die Halskanalzelle teilen. Bei den anderen ist das nicht mehr der Fall. Die primäre Zentralzelle grenzt eine Bauchkanalzelle ab.

Wir halten somit die langen Hälse für ein abgeleitetes Merkmal.

Sehen wir von der Teilung der Halskanalzellen ab, so haben wir den Typus der Leptosporangiaten geschildert, dem die Gleichenien und ein Teil der

Schizaeaceae

folgen. Diesen normalen Gattungen *Lygodium*, *Aneimia*, *Mohria* stehen die *Schizaea*-Arten gegenüber. Die Archegonien sind bei einigen gar nicht eingesenkt, sondern sind ganz frei. Eine Oberflächenzelle der Fadenprothallien wächst zu einem dreizelligen Faden aus. Die Deckzelle der Anlage bildet wie gewohnt die vier viergliedrigen Zellreihen aus. Nach unten entsteht aus der Basalzelle, welche hier deutlich hervortritt, der Bauch des Archegoniums. Wir haben es bei dieser Entwicklung nicht mit einer primitiven Form der Prothallien, sondern einer weitgehenden Reduktion zu tun.

Marsiliaceae

Am ähnlichsten ist vielleicht *Pilularia*. Hier erfolgt bei der Keimung die erste Teilung in der Makrospore so, daß eine obere kleine Zelle von dem Dotter abgeschnitten wird. Diese Zelle bildet zunächst eine Basalzelle aus. Die obere Zelle bildet drei Mantelzellen. Bei *Marsilia* werden die Mantelzellen zuerst abgegeben, dann erst entsteht die Basalzelle. Die Mantelzellen legen einige perikline Wände ein und schaffen einen etwas umfangreichen Mantel, der das Archegonium emporhebt. Auch die Basalzelle bildet eine umfangreichere Scheibe. Wie bei *Schizaea* entsteht so aus den Zellen ein sehr rudimentärer Mantel. Die nun vorhandene Oberflächenzelle teilt sich in die Deck- und die primäre Zentralzelle. Die Deckzelle erzeugt wieder vier Zellen und diese wiederum je zwei, so daß das Archegonium schwach hervorragt. Von der primären Zentralzelle wird eine sich ausnahmsweise teilende Halskanal- und eine Bauchkanalzelle abgegeben.

Wir haben also bei den *Marsiliaceae* in der Entwicklung des Archegoniums mit seinem Mantel, der auf einem zum Dotter reduzierten Prothallium schmachtet, ein Verhalten, das einen ganz guten Anschluß an die *Schizaea*-Arten ermöglicht.

Dieser Entwicklung zur Heterosporie aus den freien Archegonien bzw. den Archegonien mit Mantel stehen die

Hymenophyllaceae

mit ihrem Archegoniophor gegenüber.

Über die Archegoniophore, welche bei den bandförmigen Prothallien der *Hymenophyllum*-Arten als randständige Polster entstehen und bei den Fadenprothallien der *Trichomanes*-Arten als Anschwellungen von Seitenzweigen auftreten, bitten wir das bei den Prothallien Gesagte zu vergleichen. Hervorheben möchten wir aber, daß die Archegoniophore vor dem Beginn der Archegonientwicklung erscheinen. Das gilt selbst bei sehr kleinen Archegoniophoren. Diese haben immer noch eine Scheitelzelle.

Der Bau der Archegone selbst ist kaum von dem des geschilderten Normalfalles verschieden. Während bei *Hymenophyllum* noch zahlreiche Archegone auf den großen Polstern stehen, wird ihre Zahl bei *Trichomanes* geringer, eine gute Überleitung zu

Salvinia.

Der Beginn der Keimung der Makrospore ist eine Ansammlung des Protoplasmas und des Kerns an dem Pole. Nach Abschnürung einer Dottermasse entfaltet sich eine ameristematische Zelle, die als eine Vermittlungs-, vielleicht Haustorialzelle wirkt.

Die Scheitelzelle erzeugt ein ausgesprochenes Archegoniophor, daneben entfaltet sich ein Höcker, der die Sporenwand sprengt. Die drei, wie bei den *Trichomanes* meist zweiseitig angelegten Archegonien entstehen akropetal. Nach ihrer Befruchtung werden keine weiteren mehr gebildet, sonst aber kann eine weit größere Zahl entstehen, nämlich bis 40.

Die Entwicklung der Archegonien selbst folgt ganz dem Schema der höheren Farne, nur ist der Hals etwas rudimentär. Von einem ausgesprochenen Mantel kann im befruchtungsreifen Zustande ebenfalls keine Rede sein.

Eine Oberflächenzelle erzeugt eine Deckzelle und die entstehende primäre Zentralzelle gliedert nach oben Halskanal- und Bauchkanalzelle ab. Letztere wird erst später gebildet. Die Deckzelle bildet das Krönchen aus vier Zellen. Die Entwicklung des Halses verläuft zunächst, ohne daß die Etagen emporgewölbt wurden. — Erst später treibt die Halskanalzelle die Mündung etwas vor. Der Hals wird auch nicht geöffnet, sondern von dem unteren Teile des Archegoniums weggerissen und gänzlich abgeworfen. — An *Salvinia* schließt sich die viel weiter reduzierte

Azolla

an. Wir haben schon sehr frühzeitig eine Teilung in Dotterzelle und die linsenförmige Prothallium-Mutterzelle. Diese liefert eine kleinere, hier noch bei Ausbleiben der Fertilität entwicklungsfähige Zelle. Die größere wirkt als Scheitelzelle. Bereits mit der nächsten

Teilung erzeugt sie eine sehr große zum Archegonium bestimmte Zelle. Jedoch bildet sich das Archegoniophor noch etwas weiter aus, bis das Archegonium sich zu entwickeln anfängt. Die „Oberflächenzelle“ gibt eine nur wenige Etagen, aber vier Deckzellen bildende Zelle ab. Eine Halskanalzelle ist nicht vorhanden, dagegen wird eine „Bauchkanalzelle“ vor der Befruchtung ausgegliedert. Der sehr kurze Hals ragt kaum aus dem Prothallium hervor. Der Bauch des Archegoniums ist tief in dem Archegoniophor eingeschlossen. Wird ein Archegonium nicht befruchtet, so kann das nun normal fungierende Archegoniophor neue Organe (bis 10) erzeugen. Wir haben also eine weitgehende Prolepsis der Befruchtung und Archegonienbildung.

Damit ist eine Entwicklungsreihe geschlossen. Die Spezialisierung der vegetativen Organe hat eine Fortbildung zur Samenpflanze (ebenso wie bei den *Marsiliaceae*) unmöglich gemacht.

Wir gehen nunmehr an den Grund unseres Astes zurück. Sehr nahe an die *Osmundaceae* reihen sich die

Cyatheaceae

an. Sie haben völlig das normale Archegonium der *Polypodiaceae*. Es macht den Eindruck, als ob zwei Basalzellen vorkommen, was vielleicht eine stärkere Ausbildung des Mantels andeuten könnte.

Das Archegonium der *Polypodiaceae* haben wir als Typus bei *Osmunda* besprochen.

Wie in allen Organen, so auch in diesem, schließen sich die

Parkeriaceae

eng an die *Polypodiaceae* an. Es ist vielleicht die Neigung zu geschlechtlicher Trennung zu erwähnen. Die größeren, besonders die weiblichen Prothallien, haben die Archegonien wie die *Polypodiaceae* auf der mehrschichtigen Mittelaxe.

So können wir auf Grund des eben Ausgeführten unsere Reihen bei den Archegonien wieder sehr gut verfolgen.

Zusammenfassung der Archegonien-Eigenschaften

Wir können eine fortschreitende Entwicklung von den eingesenkten Archegonien zu den freien, langhalsigen beobachten. Bei *Anthoceros*, unserem Ausgangspunkt, sind die Archegonien in den Thallus versenkt, der Mangel eines hervorragenden Halsteils wird durch gesteigerte Schleimbildung ersetzt. Bei *Psilotum* ragen die Archegonien bereits aus dem Prothallium hervor. Auch bei *Equisetum* sind sie, wie weiterhin bei den Eusporangiaten, nicht mehr ganz eingesenkt. Die bei *Anthoceros* eingeleitete Halsbildung

sehen wir bei den *Ophioglossaceae* weiter fortgeschritten. Bei den *Marattiaceae* fällt die Lokalisation der Archegonien auf die Unterseite des Prothalliums auf. Sie sind nicht immer vollständig von Mantelzellen umgeben. — *Cycas* und *Ginkgo* zeigen auch in der Archegon-Entwicklung ein durchaus abgeleitetes Verhalten, können aber mit den eusporangiaten Farnen in Beziehung gebracht werden.

Den *Schizaeaceae*, deren Archegone mit einem Mantel umhüllt sind, steht die von den *Hymenophyllaceae* ausgehende Reihe mit Archegoniophoren gegenüber. Diese treten bereits vor dem Beginn der Archegon-Entwicklung in Erscheinung. Die bei *Hymenophyllum* noch zahlreichen Archegone sind bei *Trichomanes* nur in geringerer Anzahl vorhanden. Dies stellt eine gute Überleitung zu *Salvinia* dar.

Die durch unsere Ausführungen gekennzeichnete Archegon-Entwicklung ist somit ein weiterer Faktor, welcher für die im Vorausgehenden bereits wahrscheinlich gemachte Anordnung spricht. Besonders möchten wir den Gegensatz der Archegoniophore der *Hymenophyllaceae*—*Salviniaceae* im Gegensatz zu den freien Archegonien der *Schizaeaceae*—*Marsiliaceae* hervorheben. Dies spricht deutlich für die Diphylie der *Hydropterides*, die unter anderem auch vom RUMPF (Bibl. bot. XIII [1904—06] S. 35) auf Grund der Ausbildung der Endodermen wahrscheinlich gemacht wurde.

Im Nachfolgenden seien die einzelnen Familien fortlaufend betrachtet in ihrer

Embryoentwicklung.

An den Anfang setzen wir wieder die

Anthocerotaceae.

Im Innern des Archegones teilt sich die befruchtete Eizelle durch eine Längswand. Hierauf werden unten kleinere Zellen, der Ursprung des späteren Fußes, abgeschnitten.

Eine zur ersten Längswand senkrecht stehende Wand erzeugt vier Zellreihen zu je 3 Stück. GOEBEL spricht von 2—3 Stockwerken quadrantisch gelagerter Zellen.

Der Fuß zeigt im Gegensatz zu den oberen großzelligen Etagen keine regelmäßigen Teilungen. In das Gewebe des Gametophyten werden Rhizeiden hineingetrieben. Sehr bald erfolgt die Ausbildung einer Perikline. Die Innenzellen geben der Columella den Ursprung. Die Außenzellen werden durch eine zweite Perikline in zwei Glocken geteilt. Aus der inneren entspringt das Archespor.

Aus der Außenschicht bilden sich die Wände des Sporophyten, die sehr reich gegliedert sind. Die Epidermis ist deutlich durch ihre kleineren Zellen differenziert. Vielfach sind in ihr nur Leukoplasten enthalten. Spaltöffnungen von dem charakteristischen Bau der höheren Pflanzen vermitteln den Gasaustausch. Nebenbei sei bemerkt, daß manche *Anthocerotaceae* diese vermissen lassen, was mit GOEBEL auf eine Reduktion schließen läßt. Bei einigen Arten kommen auch Schleimspalten auf dem Gametophyten vor, die völlig die Gestalt der Stomata besitzen.

Die nach innen gelegenen Teile sind ein Chlorophyll-reiches Gewebe. Vielfach ist hier bereits die Zahl der Chromatophoren auf mehr als eins gestiegen. Bei manchen Arten haben wir dieselben Rosenkranzketten der Chlorophyllkörner wie bei den Selaginellen. Auch diese haben in vielen Zellen nur ein Chromatophor, schließen sich also *Anthoceros* nach oben hin relativ nahe an. Die Columella besteht im Inneren aus langgestreckten Zellen, die sowohl eine mechanische Säule für die Festigung als auch ein Leitorgan für Wasser und plastische Stoffe darstellt. Im Archesporium stellen die Elateren Zellenzüge dar. Sie haben Spiralleistenverdickung. Nach GOEBEL sind sie an der Stoffleitung beteiligt. Die Spiralleisten können bei manchen Arten fehlen. Es ist interessant, daß derselbe Kohäsionsmechanismus die Elaterenbewegung hervorruft, der ja auch die Wasserleitung vermittelt. Wir stehen nicht an, diese Elateren als den polygenetischen Urtyp der Tracheiden anzusehen. Seitdem wir wissen, daß es Arten von *Anthoceros* gibt, deren Sporophyten sich selbständig machen können, ist uns diese polygenetische Verknüpfung noch verständlicher geworden.

Zwischen dem oberen Teil und dem Fuße ist ein Meristem eingeschaltet, das nach oben den Sporophyten wachsen läßt. Bei manchen Arten findet sich ein Sterilwerden des vom Meristem abgegebenen Gewebes.

Das ganze Gewebe des Gametophyten um den Embryo herum gerät in starke Teilung und bildet eine Art Mantel, der sehr stark nach außen ein Marsupium erzeugt.

Diese Wucherung schafft zunächst für den Embryo einen Raum zur Entwicklung. Zuletzt wird das Gewebe an der Spitze von dem Sporophyten durchbrochen.

Leider ist uns die Embryoentwicklung der *Psilotaceae* nicht bekannt, so daß das Bindeglied anderswo gesucht werden muß. Wie so oft ist uns

Equisetum

behilflich. Es hat eben noch manche ursprünglichen Eigenschaften bewahrt. Wir wollen die Entwicklung mit den Worten GOEBEL (l. c. S. 995) (37) wiedergeben:

„Zunächst ist daran zu erinnern, daß die Archegonien am Prothallium aufrecht stehen und daß die Blattbildung am Sporophyten zurücktritt. Dem entspricht die Embryoentwicklung. Hervorzuheben ist, daß der Sproßscheidung 1. dem Archegoniumhals zugekehrt ist, 2. frühzeitig sich entwickelt, 3. ein Haustorium als seitlicher Auswuchs der Sproßaxe nicht auftritt, vielmehr die ganze untere Hälfte des Embryo zunächst als Saugorgan dient.“

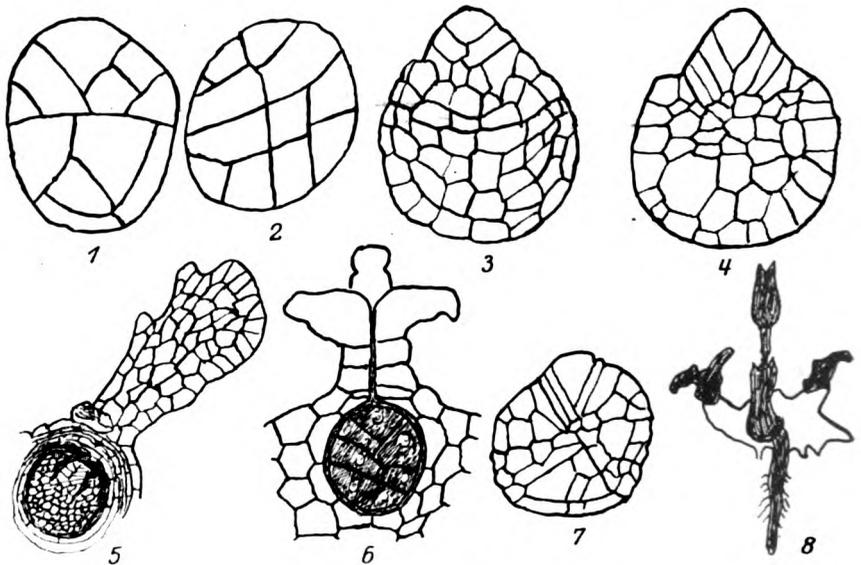


Fig. 5. Equisetum. (Nach GOEBEL)

Unverkennbar sind das dieselben Verhältnisse wie bei *Anthoceros*. Wir geben ein Faksimile nach GOEBEL (38) bei (Fig. 5).

Mit GOEBEL betrachten wir das nach oben gerichtete Erscheinen des Sproßpoles als eine Folge der aufrechten Archegonien. Doch möchten wir hier nicht eine Reduktion des Embryoträgers, sondern ein primäres Fehlen desselben annehmen. Das Auftreten der deutlichen Scheitelzelle ist vielleicht etwas Abgeleitetes. Die Wurzel entsteht an der Sproßbasis. „Ob in dieser oder in der ‚epibasalen‘ Hälfte die erste Wurzel entsteht, scheint ziemlich gleichgültig — sie entsteht eben (wie auch später) an der Sproßbasis.“ (GOEBEL, l. c. II, S. 995, 39). Die Wurzeln sind adventive Bildungen und diese entstehen, wenn das Organ im ganzen embryonal ist, unter Mitwirkung

sämtlicher benachbarter Zellen. Die Wurzel wird hier erst nach dem ersten Blatte gebildet. — Auch die Entwicklung von

Isoetes

erfolgt genau nach dem einfachen Schema von *Anthoceros*. Die erste Wand teilt die Zygote in einen oberen und einen unteren Teil. Aus dem letzteren entwickelt sich der Fuß. Von einem Embryo-träger ist nichts zu sehen. Wir möchten dies im Hinblick auf die biciliaten Lycopodien besonders betonen, mit denen man vielfach die Isoeten zusammenwerfen möchte.

Aus dem oberen Teile bildet sich auf der einen Seite ein starker Auswuchs, der, solange er noch klein ist, mit einer tetraedrischen Scheitelzelle zu wachsen scheint, welche später durch eine Initialgruppe ersetzt wird. Dieses erste „Blatt“ ist vorhanden, bevor ein Stammscheitel erkennbar ist. Das ist unserer Ansicht nach ein Zeichen dafür, daß wir hier noch keine Blätter im Sinne der Organographie der höheren Pflanzen vor uns haben. Wir können diese „Blätter“ im Gegenteil sehr wohl als Sprosse auffassen. Auf der anderen Seite bildet sich adventiv die Wurzel. Am Grunde des „Cotyledo“ erscheint sehr bald eine größere Zelle, die Mutter der Ligula. Mit der Ausbildung der Ligula tritt die Einschnürung auf, die Wurzel und „Cotyledo“ trennt. Neben der Ligula, auf die Wurzel zu gelegen, entsteht ein Wulst. In der tiefen Spalte desselben bildet sich als Adventivsproß der Stammscheitel.

Diese ganze Entwicklung hat im Prothallium eingeschlossen stattgefunden. Das Marsupium wird durch Wuchern des Mantels gebildet. Später bricht der Embryo durch, die Wurzel biegt nach unten, der „Cotyledo“ nach oben. Man könnte vielleicht den Stamm als ein einseitig wirkendes intercalares Meristem betrachten.

Im Hinblick auf die oft versuchte Verkettung mit den Selaginellen zitieren wir Goguel (l. c. S. 991–992) (40): „Da die äußeren Verhältnisse der Prothallienbildung mit denen von *Selaginella* übereinstimmen, so sollte man auch eine Übereinstimmung in der Embryoentwicklung erwarten. In Wirklichkeit finden sich aber erhebliche Verschiedenheiten. Sie bestehen in folgendem: 1. Es fehlt der Embryoträger vollständig und damit auch die frühzeitige polare Entwicklung; 2. Die Entwicklung des ersten Blattes eilt stark voraus, der Vegetationspunkt der Sproßaxe wird erst spät kenntlich; 3. Die Orientierung der Organe ist eine andere. Cotyledon und Wurzel gehen aus der dem Archegoniumhals zugekehrten oberen Seite des Embryo hervor, der Fuß nimmt die ganze untere Hälfte

ein; 4. Der Embryo entwickelt sich, ähnlich dem der Marattiaceen, hauptsächlich quer zur Archegoniumlängsaxe.“

Wir wollen hierzu nur bemerken, daß wir *Isoetes* zwischen *Equisetum* und die eusporangiaten Farne stellen.

Wie schon erwähnt, ist weder *Psilotum* einer Behandlung zugänglich noch die *Primofilices*. Wir haben aus diesem Bereiche nur einige Bindeformen, und diese sind zum Teil infolge von Mycotrophie stark abgeändert. Von den

Botrychien

nehmen wir daher die komplizierteste Form als den Ausgangspunkt der Entwicklung unserer Ableitung. Dazu eignet sich am besten

Botrychium obliquum,

bei dem wir einen deutlichen Suspensor haben. Die Zygote wächst zu einem solchen aus, der mehrzellig ist. Das Gebilde drückt die Spitze in das Prothallium hinein. Aus der Spitze entsteht der Keimling, der nach der einen Seite ein umfangreiches Organ, den Fuß, ausbildet. Wir sind geneigt, in diesem einen Cotyledon zu sehen. Die Gründe, welche uns dazu bestimmen, können wir erst bei den *Marattiaceae* genau ausführen. Der Cotyledon ist infolge des bei den Botrychien mehr oder minder ausgeprägten unterirdischen Lebens zu einem Haustorium geworden. Durch den Fuß geht die Infektion mit den endotrophen Mycorrhizenpilzen. Daher entwickelt sich nun zunächst eine Wurzel, welche aus dem Procormus hinausgeht und Pilze in sich aufnimmt. Auf der der Wurzel genäherten Seite bildet sich der zweite Cotyledon aus, der weniger spezialisiert ist und nur ein kurzes Schüppchen ausgliedert. Zwischen beiden Cotyledonen liegt der Stammscheitel. Da der zum „Fuß“ umgewandelte erste Cotyledon auf der einen Seite mit dem hypokotylen Gliede besonders stark entwickelt ist, so liegt der Sproß-Scheitel dem Suspensor gegenüber. In der Senkrechten zu dieser Linie liegt die Wurzel. Wir fügen eine Abbildung (Fig. 6) nach LORSY (S. 689) (41) bei.

Von den anderen bekannten Botrychien ist

Botrychium virginianum

am wenigsten umgewandelt. Einen Suspensor hat diese Pflanze aber nicht. Aus der hypobasalen Zygotenhälfte entsteht ein mächtiger „Fuß“. Der Spreitenteil dieses ersten Cotyledons ist noch kenntlich, aber viel weiter rückgebildet. Dagegen erscheint der zweite Cotyledon hier sehr spät. Die erste Wurzel, genau ebenso dem Fußteile gegenüberliegend adventiv angelegt, bricht sehr bald durch. Bevor es zur Entfaltung des zweiten Cotyledons aus dem Sproß-

scheitel kommt, sind bereits ein bis zwei weitere Wurzeln unterhalb der Blätter adventiv angelegt. Die Produktion von Blättern und das Austreiben derselben wird bei *Botrychium virginianum* bald erzielt. — Viel weiter als dieses ist

Botrychium Lunaria

reduziert, an das wir, soweit die noch nicht veröffentlichten Arbeiten von ZIEGENSPECK und RHODE gediehen sind, auch *B. matricariae* anschließen können.

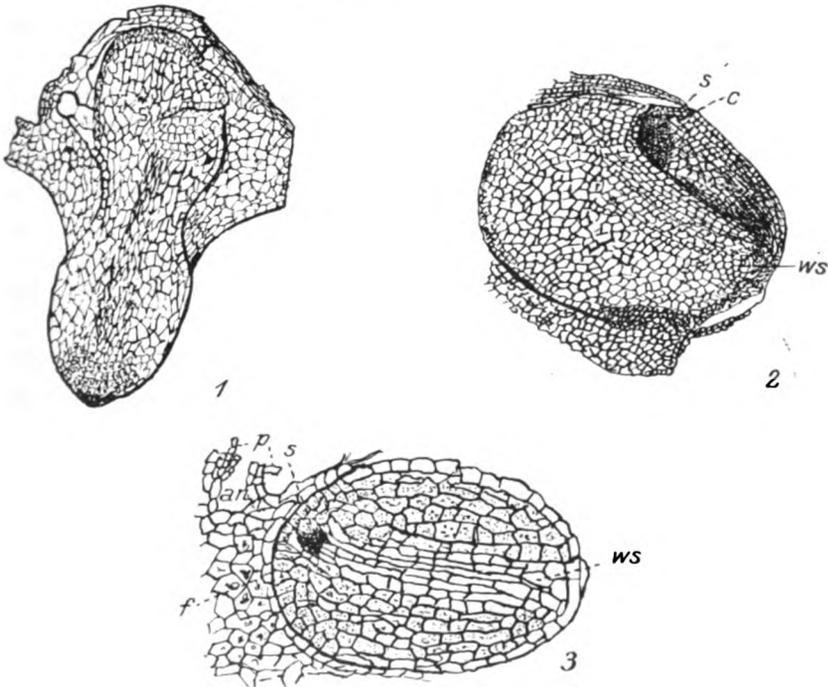


Fig. 6. Botrychium. (Nach LOTSY)

Die Entwicklung des Embryo ist hier genauer bekannt. Aus der Zygote bildet sich eine Vierzellgruppe, aus der ein regelmäßiger Oktant entsteht. Nun verliert die Entwicklung jegliche Regelmäßigkeit. Die ganzen Gewebe des Cotyledo und des Sproß-Scheitels verschimmen. Der „Fuß“ ist eine kräftige Vorwölbung, der Stammscheitel etwas seitlich verschoben, die erste Wurzel liegt dem Fuß genau gegenüber. Der Stammscheitel wird bald von benachbarten Zellen überwältigt und eingeschlossen. Dieser Ring sind die beiden rudimentären Cotyledonen. Die Entwicklung bleibt längere Zeit, 8—10 Jahre, unterirdisch. Da-

her ist die Produktion von Blättern stark unterbunden, die Wurzel-
erzeugung etwas reichlicher. Bei den Botrychien ist der sehr stark
verpilzte Fuß noch lange Zeit sichtbar.

Auf die weiteren Einzelheiten kann hier nicht eingegangen
werden.

Nach den Angaben von GOEBEL (l. c. S. 994) (42) findet sich
auch bei

Helminthostachys ceylancia

ein Suspensor. Bei LANG (Ann. of Botany 16, 1902) (42a) wird er
noch als fehlend angegeben. Prinzipiell ist die Embryoentwicklung
hier, soweit der Vergleich der Bilder und die Beschreibung ein Ur-
teil zulassen, fast der von *Botrychium obliquum* gleich. Das erste
Keimblatt ist stark obliteriert, der hypokotyle Fuß dagegen kräftig
entwickelt. Das zweite Keimblatt und der Stammscheitel dazwischen
kommt ebenso wie dort heraus. Über die weitere Entwicklung
möchten wir kurz LANG (l. c. S. 46) (43) zitieren: „The young plant
remains attached to the prothallus until several leaves are formed.
The first leaf has a ternate lamina and reaches the light. For a time
a single root is developed below each leaf.“

Nach unserer Auffassung käme wie bei *Botrychium virgini-
anum* das zweite Blatt ans Licht. Wir sehen also bei *Helmintho-
stachys* eine ziemlich ursprüngliche Embryologie noch vorhanden.
— Das letzte Genus

Ophioglossum

ist wenigstens in den bekannten und uns als Beschreibung zugäng-
lichen Arten nicht mehr so primitiv. Es handelt sich um eine
Reduktion infolge der Mykotrophie, wie wir das ja auch bei den
Orchideen unter den Blütenpflanzen finden. Wie noch durch RHODE
und ZIEGENSPECK nachzuweisen sein wird, besteht eine wundervolle
Konvergenz in der Entwicklung der Diplophasen beider Familien,
so daß man dafür ohne weiteres die beiden gemeinsame Art
der Keimungsmykotrophie verantwortlich machen kann. Das geht
so weit, daß die erste Wurzel seitlich angelegt wird, ja, daß sogar
der Suspensor verkümmern kann. Es ist hier nicht der Platz, auf
diese durch FUCUS und ZIEGENSPECK (44) ausführlich behandelten
Dinge einzugehen.

Nach der Ansicht GOEBELS ist *Ophioglossum moluccanum* noch
eine der ursprünglichsten Arten der Gattung. Es kommt zur Aus-
bildung eines Cotyledo, der das Prothallium durchbricht und ans
Licht gelangt. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist das der erste
Cotyledo. Eine Sproßaxe kommt nicht zum Vorschein, sondern

diese entsteht adventiv aus der Wurzel als wurzelbürtiger Sproß. Wenn der Stammscheitel nicht deutlich kenntlich ist, so wäre das ein klares Beispiel dafür, daß eben der Cotyledo ein „Sproß“ in unserem obigen Sinne und daß der Fortsetzungssproß immer adventiv ist.

Die anderen Ophioglossen sind weiter abgeleitet. Die Cotyledonen kommen nicht mehr ans Licht.

Ophioglossum pendulum entwickelt nur ein Fußstück und eine Wurzel. Der Stamnteil ist zunächst unterdrückt, so daß eine undifferenzierte Masse über dem Fuß liegt.

Ophioglossum vulgatum ist eingehender durch die BRUCHMANNschen Arbeiten bekannt. Hier geht die Entwicklung so vor sich, daß zunächst der erste Cotyledo völlig fehlt, ebenso wie der Sproßpunkt. Dagegen ist der Fuß unter dem „verschwundenen Cotyledo“ und die erste Wurzel kräftig entwickelt. Aus dem Anteil gegenüber dem Fuße differenziert sich der erste Cotyledo nachträglich als Hülle heraus. Diese umwallt den Vegetationspunkt. Letzterer bildet sehr bald das zweite Keimblättchen mit seinem umhüllenden Grunde aus. Das erste Blättchen geht aus dem Boden als steriles Gebilde hervor. Wir haben hier eine Bevorzugung der Wurzelorgane, indem die zu ihnen eigentlich gehörenden Blätter nachhinken.

Das Verhalten ist aber kein primitives, wie es SCHAEDE glauben machen möchte, sondern ein durch die Eigenart der Ernährung weit zurückgebildetes. Da die Rückbildung aber in einem verhältnismäßig tiefstehenden Kreise auftritt, so hat sie bei manchen Arten nicht völlig durchgreifen können. Die Untersuchung der Keimlinge von autotrophen *Ophioglossum*-Arten kann vielleicht noch manches Wertvolle zu Tage fördern, wenn es sich bei ihnen nicht auch um eine Keimungsmykotropie handelt, wodurch die Homologie mit den Bodenorchideen vollständig würde.

Zusammenfassend können wir uns aus den komplizierten *Ophioglossales* sehr wohl ein Bild von der Embryologie ihrer Vorfahren machen. Der hauptsächlichste Fortschritt ist der Erwerb eines Suspensors bei diesen. — Es ist nun weiter unsere Aufgabe, die

Marattiaceae

in der Embryologie vorzunehmen. Auch bei ihnen sehen wir den Suspensor, wenn auch sehr rudimentär, auftreten. Wir möchten hier jenes treffende Wort von WERTSTEIN anführen: „Ein Organ tritt niemals rudimentär in Erscheinung.“

Einer der in dieser Hinsicht sehr interessanten Vertreter ist
Danaea.

Nach GOEBELS Angabe hat der Keimling einen Embryoträger. Auf den Bildern von BREBNER (Annals of Botany, Band 10, 1896) (45) ist derselbe sehr schwer zu erkennen. Auf der einen Seite sieht man ein deutliches Keimblatt, bevor der Sproß-Scheitel in Erscheinung tritt. Von einem Fuß ist nichts zu finden. Diese Art von Entwicklung ist noch als eine den Vorfahren angenäherte zu betrachten. Auf der anderen Seite sproßt eine deutliche Keimwurzel nach unten. Der Vegetationspunkt scheint in der Pflanze auf einem Übergangsstadium von der ungegliederten Meristemzone zu der Scheitelzelle zu stehen. Unserer Ansicht nach ist die strikte Festlegung des Meristems auf einzelne „Keimblätter“ oder auf Scheitelzellen eine Differenziation. Das unbestimmte Wachsen ohne beide Einrichtungen fassen wir als das Ursprüngliche auf. Die Entwicklung ist im Farnreiche beide Wege gegangen, bei den echten Farnen zur wohlausgebildeten Scheitelzelle, bei den *Cycadaceae* zu den Meristemzonen. Hier bei den *Marattiaceae* ist die Scheitelzelle noch nicht deutlich herausgegliedert. Wir können uns also der vielfach geäußerten Meinung der Primitivität der Scheitelzellen nicht anschließen.

Marattia.

Allen *Marattiaceae* ist die Durchbohrung des Prothalliums gemeinsam. Das geht unter Vermittlung eines Beutels oder Mantels vor sich. Die ersten Keimblätter dienen als Saugorgan, um dem Prothallium die Nährstoffe zunächst zu entziehen. Dann aber ergrünt es und bildet ein kleines spatelförmiges Blättchen, auf welchem Stadium der Jugendform manche *Ophioglossum*-Arten stehen bleiben. Erst in später Entwicklung wird eine Art Fuß unterhalb des Cotyledo ausgegliedert, nämlich dann, wenn das Keimblatt nicht mehr als Haustorium wirkt. Diese Wucherung aus dem hypokotylen Gliede ist eine mit dem Suspensor erscheinende Neubildung, die, wie wir oben bei den *Ophioglossaceae* gesehen haben, auch vor der Keimblattbildung einsetzen kann, ja als einzige Andeutung des ersten Keimblattes übrig bleibt. Die Lage der Archegonien und das Vorhandensein der Embryoträger machen andere Typen nötig. Der Fuß kann hier lange Zeit wegen des Durchbrechens des Embryo durch das Prothallium entbehrt werden.

Wir gehen nun weiter mit GOEBEL einig, daß die anderen *Marattiaceae* sich von einem solchen Typ mit Embryoträger ab-

leiten, aber wir möchten diesen auf dem Ast gesondert von den Lycopodien erworben betrachten. Die anderen Genera haben keine Andeutung der Embryoträger mehr. Dagegen ist die Lage der Keimblätter und Wurzeln sowie der Durchbruch nur durch das Beibehalten der Orientierung zu verstehen. Näher auf die anderen Genera einzugehen, verbietet der Raum, da sie sich auch völlig in ihrem sonstigen Verhalten an *Danaea* anschließen.

Während bisher der sich entwickelnde Embryo ziemlich unabhängig von einer Formgebung des Prothalliums wachsen konnte und dadurch die Prothallien durch den Beutel deformiert wurden, wird das bei den Pflanzen, die heterospor und gar „gymnosperm“ werden, anders. Die Form der Eichen, ihre Hüllen usw. bringen den Keimling in eine gewisse Zwangslage, zumal wenn er sich eingeschlossen entwickeln muß. Die Lage der Wurzel kann nicht mehr seitlich sein, sondern ihre adventive Entstehung muß gegen die Mikropyle, also gegen den Suspensor, gerichtet sein, oder aber sie bildet sich erst später. Da die Samenschalen sehr kräftig sind, so werden sie nicht gesprengt. Die Keimblätter bleiben im Samen stecken. Durch ihre Streckung wird der nun symmetrisch gelagerte Sproßpunkt und die Wurzel nach außen geschoben. Die Coniferen, welche in ihrer Entwicklung große Ähnlichkeit mit dieser Gruppe haben, besitzen kleinere Samen, welche dadurch emporgehoben werden, und die Keimblätter können nach dem Abwerfen der Schale ergrünen. Die Keimung der folgenden Gruppen mit ihren übergroßen Samen erfolgt daher mit in diesen steckenbleibenden Keimblättern.

Von konkreten Fällen nehmen wir zunächst

Ginkgo

vor. Über die merkwürdigen Vorgänge bei der Befruchtung und der freien Kernteilung berichtet eine neue Arbeit von HERZFELD (46) (Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Band 66, Heft 5, 1927). Es kann hier nicht der Platz sein, auf die eigenartigen Karyomere einzugehen (47) (TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie S. 332 und 425 usf.). Es handelt sich um ungewöhnliche Kernteilungen. Diese sind in ähnlicher Ausbildung auch anderweitig im Pflanzenreiche bei Abgeleiteten (*Characeae*) vorhanden, jedoch machen sie die Verhältnisse sehr verwickelt.

Durch die merkwürdige Kernteilung kommt es in der sich vergrößernden Zelle zur Bildung von bis 256 freien Kernen. Über die Deutung dieser durch die Zellgröße und die Art der Ernährung und Erweiterung der Zelle bedingten Verhältnisse bitten wir

ZIEGENSPECK, Haploidgeneration, in Mez, Archiv XVII, 1927 nachzulesen. Es ist das ein physiologisch bedingter Vorgang.

Erst jetzt setzt eine Wandbildung ein und formt den undifferenzierten Proembryo. Die sich nicht weiter teilende, dem Archegoniumhalse zugewendete Zone ist eine Art Suspensor. Die charakteristische Suspensorbildung hat die Pflanze verloren. Am Grunde der Eizelle sind kleinere Zellen, die, sich stark teilend, in das Prothallium vordringen. Aus diesem Gewebekomplex differenzieren sich zwei Cotyledonen, das Stämmchen und die in der Nähe der Mikropyle gelegene Wurzel.

Dieser ganze Modus der Embryobildung ist alles andere als primitiv, er ist im Gegenteil ein typisches Beispiel für eine weit abgeleitete Entwicklung. Mit Recht betont GOEBEL (48) (III, S. 1554 usf.) die ungewöhnliche Größe der Zellen, eine „Megalomanie“.

Von der Keimung sei nur das Vorhandensein von Stomata auf den Cotyledonen erwähnt, die wir mit GOEBEL als Hemmungsbildungen, d. h. solche, die auf dem undifferenzierten Stadium stehen bleiben, auffassen. Die beiden ersten Blätter, welche auf die Keimblätter folgen, sind ebenfalls auf Schuppen reduziert, wohl infolge der reichen Vorratsstoffe der Samen (49) (GOEBEL III, S. 1227). Von paläontologischem Standpunkte aus ist dagegen die größere Aufteilung der weiteren Blätter zu berücksichtigen, die man als die Form der Vorfahren ansehen könnte.

In mancher Hinsicht unterschieden, zeigen aber doch einen hohen Grad von gemeinschaftlichen Zügen die

Cycadaceae.

Bei ihnen wird die Nährstoffmenge, die im Ei lagert, vornehmlich zur Bildung eines Suspendors verwendet. Der Embryo selbst saugt das Prothallium aus, wie GOEBEL (50) (III, S. 1556) das treffend bezeichnet.

In den Einzelheiten zeigen die verschiedenen Gattungen mancherlei Differenzen. Es ist so, daß die eine diese, die andere jene mehr ursprüngliche Eigenschaft aufweist. Daneben finden sich jedoch wieder Kennzeichen einer höheren Entwicklung. Es ist daher schwer zu sagen, ob die eine Form tiefersteht als die andere. Schon in der großen Anzahl der Archegonien und auch der Embryonen bei *Microcyas* können wir eine primäre Polyembryonie erblicken. Dagegen spricht die höhere Zahl der Cotyledonen (3—6) für eine nicht gerade primitive Entwicklung. Sie ständen also etwa mit *Sequoia* auf gleicher Organisationshöhe, wenn wir die Coniferen zum Vergleich heranziehen. Etwas sehr

Niedriges finden wir dementsprechend hier nicht mehr vor. Die Coniferen sind in dieser Hinsicht zum Teil viel einfacher, so daß man auf Grund der Embryologie eine Abstammung derselben von den *Cycadaceae* nicht herleiten könnte. Bei *Macrozamia* und *Cycas* bildet sich im Ei eine große Vacuole. Ob das eine Desorganisation von Eiweiß oder Kernen ist, erscheint uns fraglich, da wir nach den Angaben von HERZFELD (51) (l. c. S. 850) ähnliche Kernteilungen wie bei *Ginkgo* erwarten dürfen. Durch freie Kernteilung entsteht auch hier wie bei den anderen *Cycadaceae* eine große Anzahl von Kernen, die sich vornehmlich im Wandbelage und am Grunde anordnen. Bei *Zamia* entstehen so 256 freie Kerne, welche verhältnismäßig gleichmäßig auf das ganze Ei verteilt sind. Am Grunde aber häufen sie sich ebenfalls wieder wie beim Insektenei zu einem Keimpol zusammen. Die oberen Teile sind mehr Dotter. *Dioon* hat zunächst nach 64 Kernen eine vorübergehende Wandbildung. Mit Recht erblickt man hierin eine Ursprünglichkeit. Auch im Tierreich sind die Vergrößerung des Dotters und die dadurch bedingten Furchungen ohne Wände mit Bildung der Keimscheiben durch Anhäufung der Kerne eine Spezialisierung.

An der Basis des Proembryos formt sich das Meristem, das den Embryo bildet. Etwas darüber gelegene Zellen strecken sich stark zu einer Art Suspensor, welcher 5—7 cm lang und durch den Widerstand häufig gewunden den Embryo ins Innere des Samens versenkt. Gewöhnlich entstehen mehrere Embryonen, die allerdings bis auf einen nur Nähreembryonen sind. Diese helfen mit, einen Hohlraum für die Entwicklung des Sämlings zu schaffen und Hormone abzuscheiden, um die Zufuhr zu dem Embryo zu leiten und die Fermente zur Mobilisation der Nährstoffe abzugeben.

Unserer Ansicht nach ist es nicht ohne weiteres statthaft, die einfachen Suspensoren der *Ophioglossaceae* und evtl. *Marattiaceae* mit diesen Gebilden zu homologisieren, die eine Neuerwerbung sind. Die großen Suspensoren sind also nicht als die Ausgangsbildungen zu betrachten, von denen die kleinen sich durch Reduktion ableiten, sondern die Verhältnisse liegen gerade umgekehrt. Die riesigen Suspensoren oder die großen Füße sind eine durch die Größe der Samen bedingte neue Sache. Ein Lebewesen, das so komplizierte Dinge geschaffen hat, können wir uns nur als eine Endentwicklung denken. Wenn Ähnlichkeiten mit den Coniferen vorliegen, so resultieren sie aus der in beiden Fällen großen Ausbildung der haploiden Speicherorgane.

Die Keimblätter an der Spitze der Embryonen sind in der Regel in Zweizahl vorhanden. Bei den *Cycadaceae* pflegen sie zu verwachsen. Bei *Stangeria* scheinen die Keimblätter sehr rückgebildet zu sein. Der Embryo soll sich bei der Keimung vom Prothallium befreien, bevor die Cotyledonen entstehen. Hier soll auch eine sekundäre Polyembryonie auftreten können. Das Nährgewebe führt bei *Ginkgo* und *Cycadaceae* viel Stärke. Auch das ist ein Gegensatz zu den Coniferen, die Öl und Aleuron haben. Der Embryo des reifen Samens füllt $\frac{2}{3}$ bis fast die Länge des Nährgewebes aus. Der Hauptsache nach ist er aus den beiden Cotyledonen gebildet. Bei *Ceratozamia* ist der eine Cotyledo rückgebildet. Auffallend und wohl mit der Art der Keimung zusammenhängend ist das Fehlen der Wurzeln vor der Keimung. Das Glied unter den Cotyledonen und wohl auch deren verwachsene Basis strecken sich beim Keimen beträchtlich. Nun erst bildet das hypokotyle Glied adventiv die Pfahlwurzel.

Die Plumula treibt zum Hauptstamme aus. Da ist es im Vergleich mit *Ginkgo* vielleicht ganz interessant, daß sich vielfach zunächst nur Schuppenblätter bilden. Die Laubblättchen haben nur wenige Fiedern und sehen besonders bei *Bowenia* sehr farnartig aus.

Aus dem Grunde des Farnstammes, aus den Vorfahren der *Marattiaceae*, geht die Entwicklung nun zu den eigentlichen Farnen weiter.

Höhere Farne

Die einzelnen Familien derselben gehen hinsichtlich der Embryoentwicklung sehr konform. Eine detaillierte Schilderung dürfte daher überflüssig sein. Es gelingt sehr leicht, die höheren Farne an die *Marattiaceae* anzugliedern. Ein Suspensor fehlt. Der erste Cotyledo über dem Fußteil fehlt völlig oder ist höchstens durch ein paar Zellen angedeutet. Der Fußteil entwickelt sich daher frühzeitig, weil ja der erste Cotyledo nicht als Haustorium wirkt. Der Sproß-Scheitel wird „zur Seite geschoben“ (GOEBEL, S. 995) (52) und der zweite Cotyledo nach unten verlagert. Da nun der erste Cotyledo das Prothallium nicht mehr wie bei den *Marattiaceae* durchbrechen kann, so kommt ähnlich den *Ophioglossaceae* die Pflanze unten heraus. Die adventive Wurzel entsteht dem Sprosse gegenüber.

Wir stimmen hierin mit GOEBEL überein, nur hat dieser die Obliterierung des ersten Keimblattes nicht angenommen. Seine Sätze aber gelten für unsere Ansicht in noch höherem Maße

(52) (l. c. S. 983). „Es wird aber unten darzulegen versucht werden, daß man für den Farnembryo keine ‚Drehung‘ annehmen braucht. Entsprechend der Tatsache, daß er früher selbständig wird . . .“ (und wegen des schwächeren Prothalliums werden muß) „werden an ihm auch Wurzel und Saugorgan früher angelegt. Die frühe Ausbildung des Saugorgans auf der dem Prothallium zugewendeten Seite ist als Grund für die Änderung zu betrachten. Dieses frühe Auftreten der ernährungsphysiologischen Beziehungen macht es auch verständlich, daß die Organanlage am Farnembryo durch Licht und Schwerkraft anscheinend nicht beeinflußt wird. Wenn eine Beeinflussung durch äußere Faktoren überhaupt stattfindet, werden die Ernährungsbeziehungen in den ersten Entwicklungsstadien die wichtigsten sein.“

„Die Lage des Stammscheitels ist in beiden“ (*Marattiaceae* und *Leptosporangiaten*) „annähernd dieselbe — er liegt dem Archegoniumhals abgekehrt nach oben. Dagegen liegt der Cotyledon bei den leptosporangiaten Farnen nach

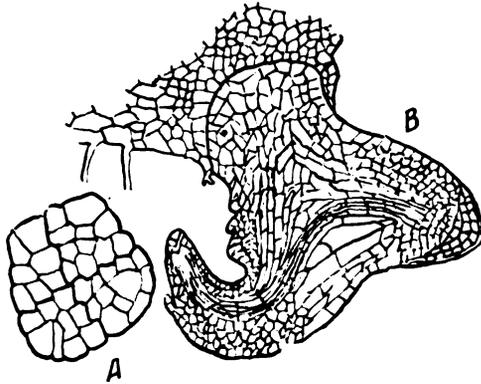


Fig. 7. (Nach GOEBEL)

unten, also anders als bei den *Marattiaceae*.“ Das ist unserer Ansicht nach ein Grund für die Obliteration des ersten Keimblattes. In der Abbildung unserer Figur 7 (54) (GOEBEL II S. 981) könnte man einen Buckel für den Rest deuten.

Damit ist der Typfall der *Leptosporangiaten* mit den *Marattiaceae* innig vereinigt.

Auch hier wieder erweisen sich die

Osmundaceae

als auf der Schneide stehend. LORSY sagt darüber (55) (l. c. S. 590): „Der Embryo ist zwar in seiner ersten Teilung typisch leptosporangiat, so daß die erste Wand in der Längsaxe des Archesporis liegt, in seinen weiteren Teilungen aber unregelmäßiger ist und sich dadurch dem *Marattiaceen*-Typus nähert.“

Zu den typischen *Leptosporangiaten* gehören die verschiedensten Familien: *Gleicheniaceae*, *Schizaceae* (ob auch die Fadenprothallien?), *Hymenophyllaceae* (ob alle, ist fraglich; denn es gibt

Arten ohne Wurzelbildung und solche mit Fadenprothallien), *Dicksoniaceae*, *Dennstaedtiaceae*, *Cyatheaceae*, *Polypodiaceae*. — Die Lage der Teile der

Marsiliaceae

gegeneinander lassen sich ohne Schwierigkeiten von denen der Farne ableiten. Der Dotter wurde durch ein Diaphragma abgetrennt. Da dieses sich beim Keimen vorwölbt, so wird der Fuß konkav. Der Fuß grenzt fast direkt an den Dotter, es fehlt eben das Archegoniophor der Salviniën, wo eine Prothalliumschicht dazwischen liegt. Das „erste Keimblatt“ könnte man etwa angedeutet finden. Das zweite Keimblatt ist sehr kräftig und liegt ebenso wie die Wurzel normal. Die Makrospore keimt horizontal liegend, daher liegt das Archegonium gleichfalls horizontal. Da der zweite Cotyledo stark wächst, so wird das auch später kenntliche Arche-

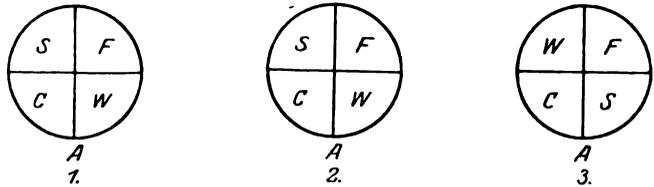


Fig. 8

gonium nach unten verdreht. Die Wurzel ist eine adventive Bildung. Die erste Wurzel und das zweite Keimblatt entwickeln sich sehr stark, der Scheitel bleibt zurück. Der allein vorhandene Beutel folgt dem Wachstum des Embryo lange, die Wurzel und das Blatt durchbrechen ihn. Nua erst kommen die anderen Organe. Das erste Blatt von *Marsilia* ist zylindrisch wie das Folgeblatt von *Pilularia*. Wollen wir die Dinge von den Leptosporangiaten ableiten, so können wir in übertragenem Sinne etwa folgendermaßen sagen:

Das dortige Prothallium ist in beiden Seiten gleichwertig. Die Anordnung ist derart, daß die Wurzel auf der zum Archegoniumhals gelegenen Seite neben dem zweiten Cotyledo liegt. Wird nun das Prothallium so in der Richtung Cotyledo—Scheitel um 90° verdreht, daß der Scheitel oben liegt, wird sich die Wurzel adventiv zwischen Cotyledo und Fuß anlegen, wie das auch bei den Farnen der Fall war. Diese Gedankengänge können wir niemals für die

Salviniaceae

durchführen. Wir haben das alles in einer schematischen Figur (Fig. 8) wiederzugeben versucht.

Der Scheitel wird hier auf der anderen Seite des zweiten Cotyledo angelegt. Da derselbe auf der oberen Seite dem Archegon zugewendet angelegt ist, so ist Stamm und Wurzel vertauscht. Aus diesen Ausführungen geht wohl mit Deutlichkeit hervor, daß die *Salviniaceae* einer ganz anderen Entwicklungsrichtung entstammen müssen als die *Marsiliaceae*. Es ist hier förmlich, als ob der Embryo sich bei der Drehung des Prothalliums in die Umkehrlage um eine hierzu senkrechte Achse verdreht hätte. Die Wurzel bildet sich adventiv auf der ihr zusagenden Stelle.

Das Maßgebende ist die Keimung unter Wasser resp. im Schlamm, nicht wie dort im schwimmenden Zustande.

Der zweite Cotyledo von *Azolla*, wenn wir den ersten als obliteriert betrachten, stellt das Schildchen vor. Er ist durch ein alles überholendes Wachstum ausgezeichnet. Die von ihm gebildete Glocke umschließt den Scheitel. Das die Makrospore bedeckende Indusium wird zur Seite geschoben. Das ganze Produkt schwimmt nach oben, und das Schildchen breitet sich auf der Wasseroberfläche so aus, daß die Makrospore senkrecht nach unten hängt. Die Fixierung auf der Wasseroberfläche ist eben ganz anders als das Keimen durch Schwimmen der Makrospore selbst. — Gewisse Unterschiede gibt *Salvinia*. Durch die ameristische Entwicklung des Prothalliums werden die befruchteten Sporen so emporgehoben, daß die Spore nach unten hängt. Die Basalwand verläuft schief zur Archegonaxe. Das Schildchen wächst sehr stark, so daß der Stammscheitel wie angehängt und von ihm bedeckt ist. Der Mantel wird wie bei *Azolla* bald gesprengt. Die alte Archegonmündung liegt dem Fuße genähert, nicht wie bei *Marsilia* ihm gegenüber. Das epibasale Glied streckt sich nun sehr stark auf beiden Seiten ungleichmäßig, der Sproß-Scheitel wird wie um 180° verdreht. Zur Ausbildung einer Wurzel kommt es hier nicht. Die anfänglich dreiseitige Scheitelzelle geht in eine zweischneidige über, wie das für die Folgeform maßgebend ist. Die ursprünglich wagrecht schwimmende Makrospore wird durch diese Organe, Schildchen Lappen, in die vertikale Richtung gebracht.

Wir sehen also auch in der Embryologie der *Salviniaceae* eine ganz andere Entwicklungsrichtung als bei den *Marsiliaceae*, ein Grund mehr für uns, hier zwei differente Entwicklungen anzunehmen.

Von den *Polypodiaceae* leiten sich die *Parkeriaceae* ab. Im Anfang ist die Embryoentwicklung gleichartig. Dann aber machen

sich einige Abweichungen geltend, welche wohl auf die Sonderentwicklung hinzielen.

Zusammenfassung der Embryo-Entwicklung

Die ursprünglichsten Typen (*Anthoceros*) sind durch einen nach unten liegenden Fuß charakterisiert. *Equisetum* und *Isoetes* folgen in ihrer Ausbildung durchaus dem einfachen Schema von *Anthoceros*. Mit der Lokalisation der Archegonien auf der Unterseite des Prothalliums kommen wir zur Ausbildung eines Suspensors, der bei *Ophioglossaceae* und *Marattiaceae* sich gelegentlich findet und bei *Cycas* und *Ginkgo* eine starke Entwicklung erfährt. Allen *Marattiaceae* ist die Durchbrechung des Prothalliums eigen. In der weitgehenden Entwicklung wird dieses Verhalten wieder aufgegeben und das Keimblatt als eine Art von Fuß angelegt. Die Leptosporangiaten lassen sich gut von den Vorfahren der *Marattiaceae* ableiten. Auch hier stehen die *Osmundaceae* gewissermaßen auf der Schneide zwischen Eu- und Leptosporangiaten.

Die verschiedene Ausbildung der Embryonen bei den *Marsiliaceae* und den *Salviniaceae* ist ein erneuter starker Stützpunkt für die diphyletische Auffassung der *Hydropterides*.

Wir möchten für diese Ableitung, die mit all dem, was über die Prothallien, Antheridien und Archegone ausgeführt wurde, in allerbesten Übereinstimmung steht, eine große Sicherheit annehmen.

Es war auf Grund des Gesagten sehr wohl möglich, die Zusammengehörigkeit und Ableitung der Einzelfamilien mit Hilfe der Embryoentwicklung durchzuführen.

Sporangien

Die Sporangien pflegt man in den Kreisen der Systematiker als Einteilungsprinzip zu nehmen. Es muß daher unsere Aufgabe sein, uns auch mit diesem Merkmal eingehend zu beschäftigen. Dies ist seinerzeit von Königsberg aus schon in der CONRADISCHEN Arbeit geschehen, welche wir in mancher Hinsicht ergänzen zu müssen glauben. Von den fossilen Farnen haben wir auch hier abgesehen, da wir die bisher bekannt gewordenen Fossilien vielmehr für Seitenentwicklungen halten, als daß sie der Ausgangspunkt der Fortbildung wären. Wiederum müssen wir von

Anthoceros

ausgehen. Wir haben in manchen Vertretern dieser Familie eine deutliche Columella, wenn sich auch bereits eine Reduktion geltend macht. Allgemein ist man des Glaubens, daß sich manche Psilo-

phyten eng an diese Gruppe anschließen, wenn es ja auch Stimmen gibt, die andere Ansichten zu vertreten belieben. Bei diesen

Psilophyten

finden wir in den Sporangien zum Teil noch eine Columella, was viele Forscher zu einer Ableitung der Psilophyten von den *Anthocerotaceae* gebracht hat. Da hier noch keine Blätter im eigentlichen Sinne vorkommen, sondern die Stämme rutenartig fein sind, so hat man von Sporangiphoren geredet. Wir haben darüber auch schon gehandelt, wiederholen hier nur, daß der Streit müßig ist und geben der Meinung Raum, daß es in so tiefstehenden Entwicklungsformen die scharfen Unterschiede von Stamm und Blatt, wie sie die höheren Pflanzen zeigen, nicht gibt. Wir möchten gestielte umfangreiche Sporangien, die noch nicht auf die Blatteile „gerutscht“ sind, mit dem Namen Sporangiphor bezeichnen. Die genaue Ableitung und auch die GOEBELschen Gedankengänge sind von ZIEGENSPECK (56) (Echo I, S. 75) gegeben worden.

Bei den heutigen

Psilotaceae

sind solche umfangreichen gestielten Sporangien vorhanden. Sie sind bei *Tmesipteris* mit blattartigen Flachsprossen vereinigt. Da wir diese Form, und zwar mit SAHNÉ besonders *Tmesipteris Vieillardii*, für die ursprüngliche halten, so möchten wir *Psilotum* selbst als einer Jugendform von *Tmesipteris* homolog betrachten, die infolge hochgradiger Mykotrophie so umgewandelt ist und nun neotenisch zum Fruchten kommt. Die „Synangien“ sind unserer Ansicht nach vielleicht nicht durch Verwachsung gebildet, sondern noch nicht völlig aufgeteilte Sporangiphore. Die Querfächer müßte man dann als Reste der Columella ansehen. — Die Sporangien der Articulaten lassen sich gleichfalls sehr gut in diesem Sinne deuten.

Ebenso sind auch die Isoeten ableitbar, wie das in der Arbeit von GREY (in Mez, Archiv XVI, 1926) geschehen ist. Es handelt sich nun darum, welche Form der Sporangien der Farne als die ursprünglichste anzusehen ist. Nach allen gegenwärtig angenommenen Auffassungen müssen wir sie in dem großen Sporangium der

Eusporangiaten

suchen. Bei der Entwicklung der ganzen Reihe ist der flachspießartige Wedel herausgebildet worden. Für Sporangiphore ist kein rechter Platz mehr da. Sie „rutschen“ auf die Blätter. So ist denn wohl der Typus der

Ophioglossaceae

als etwa der niederen Organisation nahestehend zu betrachten. Es wäre ein Irrtum, und ist von GOEBEL und GLÜCK bereits widerlegt, etwa *Ophioglossum* selbst für den Ausgangspunkt einer Entwicklung zu halten. Nur die *Größe* der Sporangien ist bei *Ophioglossum* ein ursprüngliches Merkmal. Auch hier steht wohl

Helminthostachys

am tiefsten. Die einzelnen Zweige der fertilen Ähre sind Anhäufungen von Sporangien. Die Anordnung in radialen Reihen ist nur eine scheinbare. Es handelt sich um zwei Seitenreihen. Auch der Vergleich mit den Sporangien der Equiseten ist nicht ganz richtig, obwohl sie in typischer Ausbildung ihnen ähnlich sehen. Wir haben es doch mit rückgebildeten Wedelteilen zu tun.

Die randständige Einfügung der Sporangien hält auch GOEBEL (57) (l. c. II, S. 1115) „nicht unbegründet“ für als ursprünglich bezeichnend. Das Kennzeichnende ist eben das Zurücktreten der Sporangiphore. Der Ausgangspunkt der Entwicklung sind Gestalten nach Art von *Tmesipteris*. Der ganze oberirdische Sproß wird zu einem Wedel, der die Sporangien nun am Rande trägt. Wenn heute eine ursprüngliche Anordnung vorhanden ist, so ist es die der „vergrüneten“ Sporophyllteile von *Helminthostachys*, die GOEBEL (58) (l. c. II, S. 1120) genau abbildet. Wir gehen mit GOEBEL in der Ablehnung der Sporangiphore hier völlig einig. Die Bildung des Wedels und damit die Aufgabe des Sporangiphors bzw. sein Aufgehen im Wedel, der einen Flachsproß darstellt, hat sich schon früher vollzogen. Er schreibt (l. c.): „Selbst wenn die STRASBURGER-CELAKOWSKY-BOWERSche Hypothese zuträfe, so könnte sie sich nur auf einen Vorgang beziehen, dessen Spuren längst verwischt sind.“ Wenn also etwas mit den Sporangiphoren vergleichbar ist, so sind es die Sporangien. Hier handelt es sich in der typischen Ausbildung um eine Reduktion der Wedelteile. Die Sporangien können dann congenial verschmelzen, wie es GOEBEL (l. c.) abgebildet hat. Für gewöhnlich sind die grünen Teile im fertilen Wedelabschnitt verkümmert. Da gleichzeitig merkwürdige Verschiebungen vorkommen, so ist uns eine leichte Ableitung der männlichen Blüten der *Ginkgoaceae* ermöglicht. Der Zapfen derselben ist also nicht mit dem Zapfen der Coniferen zu homologisieren, sondern von einem Wedel durch Verschiebungen abzuleiten, während er dort einem allseits beblätterten Sproß entstammt.

Noch viel stärker wird der Blattgrün-führende Anteil des Wedels bei den

Botrychien

reduziert; die Anordnung der Sporangien ist bei ihnen dagegen viel primitiver. „Die Übergangsformen zwischen Sporophyllen und Laubblättern sind bei *Botrychium* ebensowenig wie bei *Asplenium dimorphum* etwas, das man als eine „Mißbildung“ bezeichnen könnte“ (GOEBEL II, S. 1116) (59). Sie zeigen uns ebenfalls noch die auch bei fossilen *Marattiaceae* vorhandene randständige Einfügung der Sporangien. Die Entwicklungsgeschichte der fertilen Wedel der *Botrychium*- und *Helminthostachys*-Arten gibt uns durchaus klare Bilder.

Der eingerollte Wedelteil bildet zunächst, unten beginnend und nach oben fortschreitend, die Abschnitte, die sich verzweigen und die grünen Blatteile und die Sporangien randständig tragen. Diese atavistisch auftretende Organisation kommt nur mehr gelegentlich zum Vorschein.

Bei *Helminthostachys* pflegt die Verzweigung gehemmt zu sein, weshalb die Sporangien teilweise verschmelzen. Daneben kommen jedoch auch reguläre Einzelsporangien zum Vorschein. Der blattartige Teil ist hier noch angedeutet. Die Drehungen sind ein Neuerwerb.

Bei den *Botrychien* entwickeln sich die Sporangien proleptisch. Die Verzweigungen treten noch zum Teil auf. Der Blattteil verschwindet. *Botrychium simplex* kann nun die Wedelabschnitte insofern herabdrücken, als sich schon in den ersten Höckern proleptisch die Sporangien entwickeln. Kennzeichnend ist aber auch hier die völlige Unterdrückung der grünen Wedelabschnitte.

Wird diese Art der vorzeitigen Sporangienentwicklung schon durchgeführt, wenn die Abschnitte kaum angedeutet sind, so kommen wir zu einer Gestaltung, die

Ophioglossum

zeigt. Von ihnen dürften die Arten mit verzweigten Wedeln die ursprünglichsten sein. Es werden mehr Wedelabschnitte als zwei angelegt. Die Mycotrophie kann bei den *Ophioglossum*-Arten so weit gehen, daß gar keine Laubblätter mehr angelegt werden. Wir kommen dadurch zu Arten wie *Ophioglossum simplex*. Es ist aber durchaus verfehlt, solche Bildungen an den Anfang der Entwicklung stellen zu wollen. Es sind Endglieder, wie *Monotropa*, *Epipogon* und *Neottia*.

Die primitiven Botrychien sind die reich verzweigten, bei denen der Flachsproß noch recht viele Einzelteile ausgebildet hat. — Die Ableitung der

Ginkgoaceae

von *Helminthostachys* macht keinerlei Schwierigkeiten. Besonders die männlichen Blüten sind bei diesem Ausgangspunkt leicht zu verstehen. Es seien die Bildungen hervorgehoben, die FUJII fand. Bis zu 13 Sporangien standen an den Rändern der Laubblätter der Kurzzeige. Die sogenannten „Kätzchen“ sind also gar nichts anderes als Wedel mit vielen Abschnitten, die durch Verschiebung, sei es ontogenetisch, sei es phylogenetisch, die unregelmäßig spiralige Anordnung der „Stamina“ haben. Sie sind ebensowenig Blütenstände oder Sproßteile wie die „Zapfen“ von *Helminthostachys*. Danach wären die Stamina nur Wedelabschnitte, deren Blatteil bis auf das kleine Schüppchen verkümmert ist.

Über die weibliche Blüte existiert eine ganze Reihe von Deutungen, die bei PILGER (60) (Die natürlichen Pflanzenfamilien v. Engler-Prantl, 13. Band, S. 105) zusammengestellt sind. Wir möchten den ganzen Streit, ob Axenorgan oder Blattorgan, dahin entscheiden, daß das ganze Gebilde ebenso wie der fertile Wedel von *Helminthostachys* ein Flachsproß ist. Alle Streitigkeiten über die morphologische Natur sind dadurch hinfällig; denn die Flachsprosse sind zu Kurztrieben entwickelt, die völlig der konvergenten Bildung des Lycopodienstammes gleichen können. Gerade die Natur des weiblichen Blütenstandes zeigt so häufige Anomalitäten, die nach PILGER und WETTSTEIN nicht als Mißbildungen zu verstehen sind. Auch hier stehen die Sporangien primitiv randständig, wie besonders die FUJISCHEN Bilder lehren (61) (PILGER l. c. S. 104). Auch hier gibt es verzweigte und zweizeilige, wie verdrehte Wedel mit 7 Samenanlagen.

Diese ganzen Erscheinungen haben eine völlige Homologie mit den weiblichen Wedeln von

Cycas.

Die Gestalt von *Cycas revoluta* homologisiert gleichfalls mit den Wedeln von *Helminthostachys*. Der an der Spitze ganz nach Farnart gestaltete Wedel trägt an der Basis zweizeilig angeordnet 4—7 Samenanlagen, nicht in einem Zapfen, sondern in einzelnen herabhängenden Teilen. Bei den anderen *Cycas*-Arten (*C. Thouarsii*, *C. Rumphii*, *C. circinalis*) ist die Anordnung der aufrecht stehenden Eichen und ihre Zahl gleich. Der sterile Anteil ist deutlich ver-

kleinert und gesägt, nicht mehr als wedelartig eingeschnitten. Bei den australischen Typen (*Cycas Normanbyana* und *C. Cairnsiana*) ist die Zahl der Eichen auf zwei gegenständige verringert. Der sterile Teil gleicht den vorher erwähnten, ja ist eher vom Stiel aus verbreitert. — Von den anderen *Cycadaceae* steht

Dioon

im Bau der weiblichen Organe *Cycas* am nächsten, ohne daß wir gerade annehmen, daß dieses das Übergangsglied sei. Die weiblichen Blüten sind zu lockeren Zapfen angeordnet. Dieser ist terminal gestellt und wird von dem nach der Blüte sympodialen Stamm zur Seite gedrängt. Die Carpiden sind kurz gestielt, an der Spitze breit blattartig und sogar einmal eingekerbt. Die Eichen stehen mit dem Grunde in ein becherartiges Gebilde versenkt auf das Blatt verschoben, während sie bei *Cycas* am Stiele standen.

Gewisse Ähnlichkeit hat der Zapfen mancher Macrozamien. Andere Arten zeigen einen deutlichen Übergang zu den verbreiterten Schuppen. Der Endteil verdickt sich und die Spitze kommt als Stachel zur Geltung. Die Anlage der Zapfen ist lateral. *Encephalartos* schließt sich in der Stellung der Zapfen an *Macrozamia* an. Die Gattungen *Ceratozamia*, *Zamia*, *Microcycas*, *Stangeria* lassen das Zur-Seite-Drängen erkennen. Daneben kommen aber bei *Zamia* selbst mehrere seitliche Zapfen vor, die mehr oder minder deutlich verbreitert und schildartig sind.

Eine viel größere Gleichförmigkeit herrscht in den männlichen Zapfen. Es gibt keine so klare Andeutung der Wedel mehr, sondern nur eine verschmälerte Spitze, die den unteren Teil bedeckt. Daneben kann jedoch eine schildförmige Verbreiterung erscheinen. Interessanterweise haben auch hier *Cycas* und *Macrozamia* die sicher ursprünglichere Form.

Die Spitze und der Grund des Zapfens können bei beiden Blüten steril bleiben und zu einem kompakten Körper auslaufen, was im Hinblick auf manche *Bennettiteae* zu betonen ist.

Die Sporangien der männlichen Blüten sind nur in Einzelfällen am Rande oder in zwei Reihen auf der Unterseite angeordnet (*Macrozamia*, *Zamia* und *Bowenia*). Bei den anderen Formen bedecken sie in sehr großer Zahl die ganze Unterseite. Die Sporangien können (*Zamia*, *Macrozamia*) einem Kissen entstammen, das sich etwas über das Blatt erhebt. Wir könnten darin noch eine Andeutung der Wedel sehen. Sie stehen meist nicht allein, sondern in Gruppen von Sori (zu 2—6) vereinigt, was wir als eine Aufteilung

der Einzelsporangien aufgefaßt wissen möchten. Die große Zahl der Sporangien (bis 700) stellt wohl nichts Ursprüngliches dar, sondern eine Vermehrung, die die Windblütigkeit mit sich bringt. Die Zahl der Sporen kann gleichfalls zum Teil ungeheuer groß sein (30 000), doch gibt es bei anderen auch weniger (500).

Die *Cycadaceae* stellen sich so als eine Endreihe dar, die sich zum Teil zu extremen Windblütern entwickelt hat. Auch hier sind wohl die einfacheren Typen in einer weniger extremen Richtung zu suchen, wo vielleicht noch die Fähigkeit bestand, Insektenblütler (*Bennettites*) zu erzeugen. Es ist klar, daß man von einer derartigen Endentwicklung keine Coniferenzapfen ableiten kann. Vor allem fehlt die Zweigliederung der Schuppen.

An den Grund der Eusporangiaten müßten wir eine Reihe von fossilen Formen setzen. Absichtlich aber haben wir diese nicht berücksichtigt, da es wegen der Fülle des Materiales angezeigt scheinen dürfte, die ausgestorbenen Kreise einer Sonderbearbeitung zu überweisen. Sehr viele dieser Arten besitzen *randständige* Sporangien oder Sori. Sehr häufig finden wir „Synangien“. Es gibt alle Übergänge zu Formen, welche spreitenständige Sporangien führen. Man gewinnt den Eindruck, als ob diese Entwicklung eine in vielen Kreisen einsetzende ist. Danach wären die heutigen

Marattiaceae

eben auch etwas abgeleitet. An den Grund derselben wäre

Kaulfussia

zu stellen. Doch möchten wir das nur hinsichtlich der Organisationshöhe verstanden wissen. Nach unserer Auffassung sind die Synangien in Kreisform nicht durch Verschmelzung, sondern durch Fächerung der großen Sporangien entstanden. Das ganze Gebilde hat noch einen rudimentären Stiel, der bei Fossilien deutlicher ist.

Bei der anderen Reihe hat die Entwicklung andere Wege eingeschlagen:

Danaea

hat in die Länge gezogene Synangien, deren Einzelfächer sich aber genau wie bei *Kaulfussia* durch getrennte Pori öffnen. Die Synangien haben eine gesonderte Hülle um sich, das Indusium, und erstrecken sich von der Blattmitte bis zum Rande. Interessant sind die Ausführungen BITTERS (61a) (Engler-Prantl I, Abt. 4, S. 435): „Nach den Untersuchungen BOWERS (1896) stellt *Danaea* einen von den übrigen *Marattiaceae* abweichenden Typus der

Sporangienentwicklung dar. Die einzelnen Loculi (Fächer) würden nach ihm nicht den Sporangien entsprechen, sondern teilweise durch mehr oder minder vollkommene Septierung zustande kommen, die er sich teils durch Umwandlung sporogener Zellen in sterile, teils durch Hineinwachsen von Tapetenzellen und Dauerewebe in eine sporogene Gruppe gebildet denkt.“ Danach wäre das Synangium durch Aufteilung entstanden, nicht durch Verschmelzung. Auch bei *Ophioglossum* und *Helminthostachys* ist derartiges bekannt, Vorgänge, die zu einem Vergleich mit den Trabeculae von *Isoetes* Veranlassung geben. Bei

Marattia

ist das Synangium noch deutlich als ein Gesamtgebilde kenntlich. Es öffnet sich durch Aufklappen zweier Hälften. Der Längsspalt ist von Anfang an vorhanden — unseres Erachtens kein Beweis dafür, daß das Synangium durch Verwachsen entstanden ist. Es kann ebensogut eine phylogenetische Aufteilung sein. Die Einzelfächer öffnen sich dann durch Längsrisse. Wollen wir eine Parallelssetzung vornehmen, so wäre der gemeinsame Mittelstiel und die Scheidewand als Abkömmling der „Columella“ der *Anthocerotaceae* zu bewerten. Die gegenteilige Ansicht hat unter anderen in GOEBEL (62) (l. c. S. 1173) ihren Verfechter. Unterhalb des hier deutlich gestielten Synangiums, also des Sporangiphors, sind Reste des Indusiums vorhanden. Die Synangien sind dem Rande und den Spitzen der Zähne genähert.

Angiopteris

hat eine Sonderung in Einzelsporangien und die Sporen werden aus diesen abgeschleudert. Die Sporangien sind wie bei *Marattia* gleichfalls in zwei Reihen angeordnet, nur stehen ebensolche an den Enden. Noch zahlreicher und weniger gedrängt sind die sehr langgestreckten Sporangien von

Archangiopteris.

Die Indusiumschuppen stehen zwischen den Einzelsporangien, die Annäherung an den Grund ist noch erkennbar.

Nach alledem möchten wir die Sori mit den Sporangiphoren vergleichen. Die Einzelfächer des Sorus trennen sich bei den abgeleiteten Formen immer früher und bilden gesonderte Sporangien aus. Diese werden immer kleiner, dafür aber besser organisiert. Als Zeugen für unsere Anschauung der Aufteilung der Einzelsporangien bei den *Marattiaceae* können wir GOEBEL (63) (l. c. S. 1138) anführen: „Die Lycopodinen und Equisetinen besitzen nur

Einzelsporangien. Bei den *Marattiaceae* und *Psilotaceae* kommen Sporangiengruppen vor, die man entweder als Gruppen einzelner Sporangien („Synangien“) oder als durch Fächerung oder Teilung eines Sporangiums entstanden betrachten könnte. Daß jedes der „Fächer“ sich durch einen eigenen Spalt öffnet, ist kein Grund gegen eine solche Auffassung. Denn ganz dasselbe kommt bei den Microsporangien der Samenpflanzen gelegentlich vor (*Viscum*, *Eucharium*). Die „Trabeculae“ bei *Isoetes* könnte man als erste Andeutung einer solchen Teilung auffassen, obwohl sie nur sterile Gewebsbalken darstellen, welche das Sporangium durchsetzen.“ Im Anfang einer Aufteilung wird doch zunächst ein Sterilwerden eintreten. „Betrachtet man die Sporangien der *Marattiaceae* als durch Teilung eines Sporangiums entstanden, so würden alle Eusporangiaten nur einzelne, einfache oder gefächerte Sporangien haben. Bei den *Marattiaceae* würde durch Selbständigwerden der einzelnen Abteilungen dann ein Sorus entstehen, wie wir ihn z. B. bei *Angiopteris* haben.“

Ist dieser Gedankengang richtig, dann muß sich in den tiefstehenden Familien die Randstellung der Sori, die Größe der Sporangien und ihre Neigung zur Synangienbildung nachweisen lassen. Daß dies zutrifft, ist bekannt. Natürlich werden nicht alle Einzelformen diesen primitiven Charakter tragen, es handelt sich ja doch um Bindeformen, bei welchen nur einzelne ancestrale Merkmale zu erwarten sind. — Sehr nahe stehen dem Grunde der Leptosporangiaten die

Osmundaceae

Bei ihnen kommen bisweilen Synangien vor. Die Sori stehen bei *Osmunda* wenigstens allseitig. Man könnte hier allerdings an eine sekundäre Erscheinung denken, da die fertilen Abschnitte reduziert sind. Es liegt also eine gewisse Ähnlichkeit der Entwicklung mit den *Ophioglossaceae* vor, doch sind das Zeichen einer Ableitung. Die Sporangien haben, wie GOEBEL bemerkt, Ähnlichkeiten mit den *Ophioglossaceae*. Die Aufrißstelle steht dem Sporophyll abgekehrt. Der Ring zeigt keine bestimmte Orientierung. Er ist eigentlich eine Platte. Wir können in ihm sehr wohl den Rest des in kleinere Teile aufgegangenen großen Sporangiums wiedersehen. Der ursprünglich nach GOEBEL scheitelständige Ring soll durch einseitige Entwicklung seitlich verschoben sein, was uns allerdings kaum glaubhaft erscheint. Das Sporangium selbst hat einen Kohäsionsmechanismus, der die Sporen abschleudert. Auch die Öffnungsstelle ist vorgebildet.

Mit Recht deutet LORSY (64) (l. c. S. 590) auf die Ähnlichkeit mit den fossilen Botryopteriden hin. Der Ring ist eben durch seine Mehrreihigkeit noch als die Wand des Synangiums zu erklären. Auch die Größe der Sporangien ist vielleicht in dem Sinne der Ursprünglichkeit zu deuten. Der Stiel des Sporangiums entsteht aus mehreren Zellen. Die Sporen sind sehr groß. Das Indusium fehlt. Besonders solche Wedel von *Osmunda* sind für die primitive Randständigkeit charakteristisch, die nur teilweise fertil sind (65) (DIELS in Engler-Prantl, Abbildung S. 375).

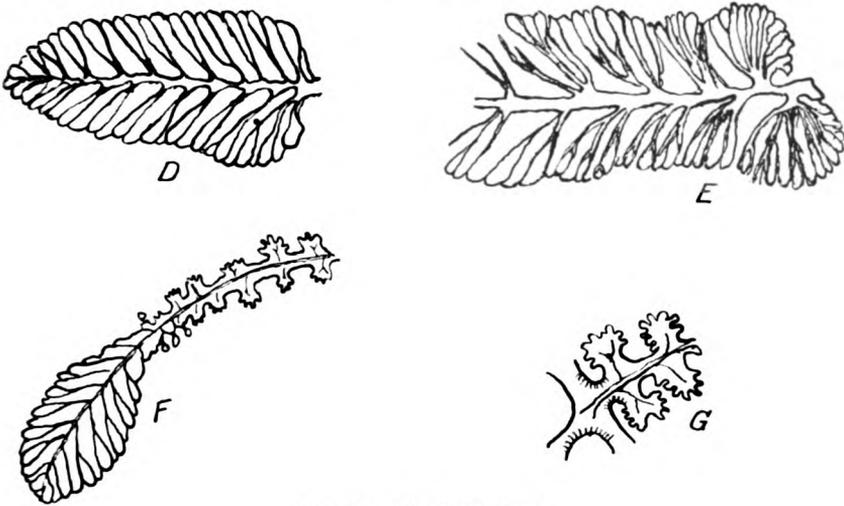


Fig. 9. (Nach DIELS)

Die Arbeiten von MILDE lassen eine Abstammung der *Osmunda*-Arten von Farnen vermuten, welche noch rückständige Sporangien, vielleicht sogar Synangien besaßen. Die Fiedern der am wenigsten umgewandelten fertilen Sprosse zeigen eine deutliche Lappenbildung, wobei eine Seitenader und ihre Verzweigungen einen Lappen beherrschen. Die weiteren Stücke lassen klar ein rückständiges Synangium erkennen. Der Stiel desselben ist das Ende des Bündels. Das wäre ein Sporangiochor mit oder ohne Aufteilung des großen Sporangiums. Die Reduktion des grünen Gewebes vereinfacht die Aderung, dafür aber erscheinen zahlreiche rückständige und freie Sporangien, die zu einem Sorus angeordnet sind. Wir können hier förmlich den ganzen Werdegang des Sorus erkennen. Da diese Dinge bei *Osmunda* sehr häufig vorkommen, so seien sie nicht schlechthin mit dem Worte „Mißbildung“ abgetan, und wir wollen sie zeichnerisch wiedergeben. (65). — Fig. 9.

Als nächste Verwandte der *Osmundaceae* gelten die
Gleicheniaceae.

Sie haben ebenfalls sehr große Sporangien, auch finden wir wieder Syngangienbildung. Sehr gut ist die Abbildung bei WETTSTEIN (66) (Handbuch der systemat. Botanik S. 374). Schon bei den *Todea*-Arten unter den *Osmundaceae* (siehe an eben genannter Stelle) findet sich die Neigung zum quergestellten Annulus der nun zu behandelnden Reihe. Die Abbildung bei GOEBEL (67) (l. c. S. 1175) beweist die Außenlage des quergestellten Ringes. In den hier erworbenen Einzelsporangien ist förmlich noch die Lage der Fächer eines weniggliedrigen Synangiums erhalten. Der Ring ist nicht vollständig, wie das ja auch bei einer Synangienwand der Fall ist. Daß natürlich die Anordnung der Sporangien die Funktion eines solchen Ringes begünstigt, ist klar. GOEBEL sieht darin das Primäre, wir halten die Entstehung aus einem Synangium dafür. Mit Recht hebt LOTSY (68) (l. c. S. 599) die Ähnlichkeit der Sori von *Gleichenia* mit den Synangien der *Marattiaceae* hervor (*Kaulfussia*). Er geht hier auf die tatsächlich außerordentlich ähnlichen Botryopteriden zurück. Die Typen mit den großen Sporangien und der großen Sporenzahl haben wenige Sporangien. Der Unterschied gegen die Botryopteriden liegt aber in der Querstellung des Annulus. Daneben finden sich Formen mit kleineren Sporangien unter Vermehrung derselben. Auch scheint es Arten mit ziemlich vollständigem Annulus zu geben. Die Dehiscenz ist noch vertikal gerichtet. Die durch Vermehrung im Sorus erzeugten Sporangien stehen erhöht über den ursprünglichen. Der flache Sorus wird zum erhabenen, wie wir ihn bei den *Hymenophyllaceae* und *Loxsomaceae* vorfinden. Die Sporangien stehen an den Adern der Blattunterseite dorsal, gabelständig oder terminal. Diese Gruppierung auf der Blattunterseite steht vielleicht mit dem Schutze gegen das Verschweben durch Regenwasser im Zusammenhang. Der Schleudermechanismus bringt dann die Sporen auch aus der ungünstigen Stellung in den Bereich der Winde und Luftströmungen. Indusien fehlen. Für die Ableitung anderer Kreise ist vielleicht das Versenken der Sori in Schüsseln (*Gleichenia polypodioides*) ganz wertvoll. Auch starkes Einrollen des Randes zum Schutze der Sori kommt vor. — Eine ebenso eigenartige Familie sind die

Maloniaceae.

Der Sorus ist von einem Indusium bedeckt. Der Sorus selbst ist ziemlich klein, er besteht nur aus 6—10 radial angefügten

Sporangien. Er steht auf einem konvexen Receptaculum auf der Anastomose feiner Äderchen oder am Ende einer Seitenader. Die Sporangien sitzen oder haben einen kurzen Stiel. Das Indusium ist schildförmig und besteht aus derben Zellen. Man könnte versucht sein, in ihm eine Gebilde zu sehen, das durch Verlängerung der Placenta entsteht. Die Sporangien führen einen vollständigen, geschlossenen schiefen Ring. Sie ähneln mit Ausnahme dieser Ringstellung und des schiefen Risses sehr den Gleichenien. Man kann sie direkt als eine leptosporangiate Entwicklung derselben bezeichnen und wir wollen sie diesen daher angliedern. Andererseits finden wir Typen unter den Gleichenien, welche offenbar eine sekundäre Reduktion der Sporangien im Sorus oder vielleicht auch eine Verkümmernng der Einzelfächer des Synangiums zeigen. Diese Bildungen können uns Analogien der Entwicklung geben, die zu den

Schizaeaceae

geführt hat. Die unserer Ansicht nach am ehesten an die Gleichenien anzuschließende Gattung ist

Mohria.

Die hier sehr großen Sporangien stehen selten zu zweien, meist allein. Sie stehen am Rande des fertilen Wedels, der sich wenig von dem sterilen unterscheidet. Der Blattrand umhüllt sie wie eine Klappe, wie es ja auch bei manchen Gleichenien anzutreffen war. Sie sind radiär gebaut, der Annulus steht an der Spitze. Ob dieses Verhalten ursprünglich ist, wie es etwa GOEBEL meint, oder ob die Sporangien an die Spitze gedrängt sind, ist schwer zu entscheiden. Es hat unserer Ansicht nach den Anschein, als ob sich die Verhältnisse mit der Annahme der Spitzenstellung als ein Hinaufwutschen oder ein alleiniges Erhaltenbleiben der früher multiseriellen Annuli deuten ließe. Die Aufrißstelle zeigt stets nach dem Blattrande. Der kurze Stiel geht rechtwinklig vom Sporophyll ab. — Bei

Aneimia

stehen die Sporangien schief zum Sporophyll. Die Rißstelle sieht hier gleichfalls nach außen. „Dementsprechend sind sie nach der Außenseite hinausgebauscht. Das Sporangium ist also auch in seiner äußeren Gestalt ausgesprochen dorsiventral. Die Rißstelle ist hier besonders deutlich ausgebildet“ schreibt GOEBEL (69) (l. c. S. 1176) von *Aneimia* und *Schizaea*. Der dadurch seitlich verschobene Ring ist eigentlich quer verlaufend. Im Innern desselben sind einige unverdickte Zellen. Die Sporangien stehen nicht

an besonderen Adern, sondern entlang der Mittelrippe des Segmentes. Oft sind sie randständig, der Blattrand kann sie etwas überragen. Wir haben also den Eindruck, als ob der Sorus auseinandergezogen ist. Während diese Eigenschaft eher als eine Sonderentwicklung gedeutet werden kann, ist die Reduktion des Wedels auch hier sicher ein Zeichen von Ableitung, die die Sporenausstreuung erleichtert. — An *Aneimia* läßt sich

Schizaea

anschließen. Die fertilen Wedelabschnitte sind gefiedert. Die Seitenadern fehlen und die Sporangien begleiten den Nerven zweireihig. Der umgeschlagene Blattrand bedeckt sie. Der Bau der Sporangien gleicht dem der Aneimien. Die fertilen Abschnitte sind unserer Meinung nach keine Neubildung, sondern die einfachen Wedel mancher Arten eine Rückbildung, die auf die *Marsiliaceae* zu geht. Wir schließen uns also GOEBEL an, der auch eine reichere Gliederung bei anderen fertilen Abschnitten von Farnen mit sonst einfachen Blättern annimmt.

Eine fraglos sehr spezialisierte Abteilung, die sich unseres Erachtens aus der Verarmung der Sori, wie sie *Mohria* zeigte, ableitet, ist

Lygodium.

Die ebenfalls reich verzweigten fertilen Segmente tragen an niedrigen Seitenadern die einzelnen Sporangien. Das Einrollen des Randes wird durch eine Tasche ersetzt, die, von der Rippe ausgehend, das Sporangium schützt. Die Sporangien selbst sind extrem umgebogen, so daß der Ring schief nach der Unterseite gerückt ist. Der Ring drückt nun die Tasche beim Öffnen auf, wie es GOEBEL (70) (l. c. S. 1177) beschreibt. Der genannte Autor bringt das mit der Exposition der herausragenden fertilen Teile zusammen. Wir halten es für glaubhaft, daß eine andere Art der Ausstreuung vorhanden ist. Es handelt sich nicht mehr um ein Hinausschleudern, sondern um ein langsames Ausstreuen aus der Tasche.

Die Umwandlung der fertilen Wedelabschnitte und das Vorkommen eines Restes eines fast apikalen Ringes wie bei *Pilularia americana* (CAMPBELL) läßt uns die

Marsiliaceae

an die *Schizaeaceae* angliedern.

In diesem Zusammenhang sei ein Satz aus GOEBELS Organographie (71) (l. c. S. 1111) gebracht, den er anlässlich der Schilderung der fertilen Wedelanteile von *Schizaea rupestris*

schreibt: „Wenn hier also die fertilen Teile als Neubildung erscheinen, so kann das entweder eine wirkliche Neubildung darstellen oder darauf beruhen, daß das sterile Blatt eine Reduktion erfahren hat, d. h. ursprünglich auch die reichere Gliederung besaß, wie sie jetzt noch am Sporophyll hervortritt. Das letztere ist bei den *Marsiliaceae* um so wahrscheinlicher, als auch andere Gründe dafür sprechen, daß die Laubblätter eine Vereinfachung erfahren haben.“ Diese scheinbare Analogie ist unserer Ansicht nach eine Homologie, d. h. durch gleiche Abstammung bedingt.

Hinsichtlich der Sporocarprien sind besonders die mehrfrüchtigen *Marsilia*-Arten wertvoll. Die fertilen Abschnitte von *Marsilia polycarpa* entspringen hier einseitig am Rande des sterilen Blattes oft in Achtzahl. Über die Symmetrie der Verhältnisse verweisen wir auf GOEBEL (72) (l. c. S. 1113). Bei anderen *Marsilia*-Arten gibt es sogar eine Verzweigung der Sporocarprien. Die Entwicklung des einzigen Sporocarps von *Pilularia* erfolgt in gleicher Weise.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, hier die verwickelten Dinge wiederzugeben, die zum Aufbau der Sporocarprien geführt haben. Wir möchten GOEBEL durchaus beistimmen unter Hinweis auf die Vergrünungserscheinung zu einem Blättchen mit Segmenten. Jeder Sorus entspricht dann einem Fiederabschnitt von *Schizaea*. Es handelt sich also um eine Umwandlung der Typen mit auseinandergezogenem Sorus, wie es *Schizaea* zeigt. Die Entstehung aus dem Blattrande hat unter anderem LORSY (l. c.) als von den *Schizaeaceae* abgeleitet betrachtet. Auf jeden Fall ist die Entwicklung wesentlich von derjenigen der *Salviniaceae* verschieden, welche sich leichter vom Stielsorus der *Hymenophyllaceae* ableiten läßt.

Die ganze Einrichtung ist zum Überdauern von Trockenperioden geeignet. Es gibt sogar Formen, welche diese Bildungen in die Erde eingraben. Durchaus nicht alle Arten sind Bewohner sehr dürrer, dafür aber periodisch überschwemmten Gebieten. Auch die *Schizaeaceae* sind zum Teil Xerophyten. Auf diesen Punkt möchten wir im Hinblick auf die *Salviniaceae* hinweisen, die ebenso wie ihre Stammeltern Hygrophyten oder Wasserpflanzen sind.

Auf die Einzelheiten der verwickelten Keimung usw. wollen wir nicht eingehen, sondern nur die hoch abgeleitete Natur und die prinzipiellen Verschiedenheiten den *Salviniaceae* gegenüber andeuten.

Bereits bei den *Gleicheniaceae* konnten wir die Neigung konstatieren, aus dem Sorus aus der Mitte heraus einen Stiel zu entwickeln, der eine zweite Etage Sporangien trug. In erhöhtem Maße gilt das von den

Hymenophyllaceae.

Auch bei den Gleichenien hatten wir die Versenkung in eine Grube. Das ist die Regel bei der jetzt zu behandelnden Familie.

In der Entwicklung der Prothallien erwies sich die Gattung *Hymenophyllum* als die ursprünglichere. Das gilt auch von dem Sorus, der mit seiner Spitze nicht über den fertilen Teil hinaus verlängert ist, sondern sich oft flächenartig verbreitern kann. Bei *Trichomanes* ist das Receptaculum, die Verlängerung des Sorus, oft weit ausgezogen und ragt aus der krugförmigen Hülle heraus. Die Placenta hat ein intercalares Wachstum und trägt bis 512 Sporangien.

Der Ring des Sporangiums ist nicht genau wagerecht, sondern etwas schief. Daher ist auch der Riß nicht genau parallel zur Längsaxe der Sporangien. Der Riß ist unvollkommen und deutet dadurch die Einrißstellen an. Während die Sporangien bei den *Gleicheniaceae* und *Schizaeaceae* sich gleichzeitig entwickeln, also „Simplices“ sind, entwickeln sie sich bei den *Hymenophyllaceae* und auch bei *Marsilia* („Gradatae“) in basipetaler Reihenfolge, d. h. die obersten zuerst. Das ist uns bei dem ganzen Aufbau der langen und reichen Sori voll verständlich. Nur dann können ja die untersten Sporangien leicht ihre Sporen abgeben, wenn die obersten ausgestäubt haben. In gleicher Weise mag auch das Abfallen der ganzen Sporangien wirken, das bei dieser Familie vorkommt.

Die anderen „Gradaten“ haben ebenfalls Taschen und wir möchten die basipetale Entwicklung damit zusammenbringen. Sie deutet uns keinerlei Verwandtschaft an. Solche Taschen haben die Gradatae *Loxsomaceae*, *Dennstaedtiaceae*, ein Teil der ihnen verwandten *Davalliaceae*, *Thyrsopterides*, *Dicksoniaceae* und *Cyatheaceae*. Dabei ist es ziemlich einerlei, ob die Tasche aus einem Indusium, das randständig ist, entsteht oder durch eine Blattschüssel.

Es macht den Eindruck, als ob die „Simplices“, die eine gleichzeitige Entwicklung der Sporangien des Sorus haben, als die ursprünglichsten Typen aufzufassen sind. Alle Abkömmlinge des Syngangiums entwickeln sich zu gleicher Zeit. Mit der Vermehrung

der Sporangien im Sorus wird dies Verhalten aufgegeben. Die in Taschen sich bildenden neigen zu basipetaler, also zu „gradater“ Entwicklung. Bei der Stellung in einem Sorus mit zentralem Indusium ist eine geregelte Reihenfolge unnötig. Sobald aber ein solcher Kreis wieder eine Tasche hat, wird er mehr oder minder „gradat“. Solch funktionell bedingte Eigenschaften können eine Verwandtschaft bezeugen, *brauchen* es aber nicht zu tun. Bei derartigen Prinzipien kommt man merkwürdigerweise immer auf eine Polyphylye hinaus. Man könnte diese als ein Zeichen für die extreme Ausnützung eines Merkmals auch hier bei den *Polypodiaceae* betrachten.

Wie so oft gehen wir auch hier mit GOEBEL (73) (l. c. S. 1142) konform. „BOWER nennt derartige Farne ‚gradatae‘. Indes eignet sich die Entstehungsfolge der Sporangien nicht als allgemeines Einteilungsprinzip, weil sie bei (unserer Auffassung nach) nahe verwandten Farnen nicht konstant sind. Die „gradate“ Entstehung kommt offenbar überall da vor, wo eine massig entwickelte Placenta in ihrem unteren Teile längere Zeit den embryonalen Charakter beibehält. Wo die Placenta reduziert wird und mehr mit dem Blattgewebe verschmilzt, wird die Sporangienfolge eine unregelmäßige (BOWERS „mixtae“).“

Die ganze Gestalt der Sporangien und ihre Stellung, ihr Ring mit seiner schwachen Schiefstellung, alles erklärt sich aus der Abschleuderung (74) (GOEBEL l. c. S. 1178). Die Sporangien sind mit ihren Annuli dachziegelartig gestellt, so daß sie sich gegenseitig beim Abschleudern nicht im Wege stehen. Die ganze Entwicklung durch intercalares Wachstum zielt förmlich darauf hin, die Sporangien nach ihrer Fertigstellung aus dem schützenden Becher zu bringen. „Im Gegenteil, es ist eines der anziehendsten Schauspiele bei den Farnen, wenn die an der langen Placenta sitzenden Sporangien (welche Feuchtigkeit zunächst noch zwischen sich festhalten), eines nach dem anderen in kurzen Intervallen losschießen, bis schließlich die vorher mit Sporangien besetzte Placenta ganz leer ist (nur einzelne Sporangien bleiben gelegentlich sitzen). Wenn also auch die Sporen der Hymenophyllen nicht selten innerhalb der Sporangien zu keimen beginnen, ist dies doch keineswegs das normale Verhalten, es tritt ein, wenn bei längeren Regenperioden keine Gelegenheit zum Austrocknen gegeben ist, sobald aber eine kurze Trockenheit eintritt, schießen die zahlreichen reifen Sporangien in um so größerer Menge ihre Sporen los.“

Dieses Verhalten gibt uns eine Erklärung für die Entstehung der Wasserpflanzen:

Salviniaceae.

Auch bei ihnen keimen die Sporen innerhalb der Sporangien. Wir finden diese Keimung im Sporangium also sowohl bei Hygrophyten: Laubmoose, *Salviniaceae*, *Sphenophyllaceae*, als auch bei Xerophyten oder Pflanzen zeitweilig austrocknender Standorte: *Selaginella*, *Isoetes*, *Marsiliaceae*.

Der Sorus der *Salviniaceae* entwickelt sich, wie die Abbildung bei GOEBEL (75) (l. c. 1132) für *Azolla* deutlich zeigt, ebenfalls basipetal. Man kann die Sporangienentwicklung von *Azolla* wenigstens so deuten. Im Gegensatz zu den *Marsiliaceae* besteht eine Trennung der Geschlechter in den Sori. „Zweifellos läßt sich ‚die Entwicklung von *Azolla*‘ zurückführen auf einen Sorus, welcher aus einer (einem Blattzipfel entsprechenden) Placenta besteht, um welche ringsum Microsporangien verteilt sind, während die Spitze von einem Macrosporangium eingenommen wird. In den Mikrosoris verkümmert dies frühzeitig, in den Makrosoris dagegen ist nur das Macrosporangium vollständig entwickelt, es finden sich aber in späteren Entwicklungsstadien Anlagen von Microsporangien, welche verkümmern — zuweilen auch ganz unterdrückt werden können.“

Die Sporangien der Salviniiden sind genau so angeordnet wie die der *Hymenophyllaceae*, sie stellen nur Zipfel der Wasserblätter dar. Nicht ganz so einfach liegen die Dinge bei *Azolla*. Auch hier ist wieder GOEBEL (76) (l. c. 1133) maßgebend. Der fertile Wedel teilt sich in einen Sori tragenden, in zwei bis vier Lappen getrennten Unterteil und den sterilen Oberteil. Die Einsenkung in die becherartige Hülle gibt ein der Samenanlage der Angiospermen ähnelndes Bild.

So läßt sich auch diese Bildung des Gesamtsorus leicht von den *Hymenophyllaceae* ableiten. Wollte man das gleiche für die *Marsiliaceae* annehmen, so ginge das nicht so einfach. Siehe unter anderen GOEBEL (77) (l. c. Anmerkung S. 1134). Die Schilderung des merkwürdigen Schwimmapparates von *Azolla* können wir übergangen, er beweist ein weit abgeleitetes Verhalten. — Wir kehren nunmehr zum Grunde unserer Ableitung zurück und beginnen mit den

Lorsomaceae.

Sie sind wohl eine Binfamilie, welche die Charaktere mehrerer Reihen enthält, daneben aber doch ganz eigene Wege ge-

gangen ist. Wir halten es für sicher nicht berechtigt, sie auf eine der heutigen Gruppen zurückführen zu wollen.

Der Sorus zeigt mancherlei Ähnlichkeiten mit dem der *Hymenophyllaceae*. Die zunächst kurze Placenta liegt in dem Becher verborgen und entwickelt die Sporangien basipetal. Sie läuft mit ihrer Spitze in eine Reihe von Haaren aus. Die Randständigkeit der Sori ist unserer Meinung nach ursprünglich und ja auch bei einer Anzahl *Cyatheaceae* vorhanden. Die Taschen sind nach GOEBEL (78) (l. c. S. 1181) eine primitive Einrichtung, von der sich die Indusien ableiten. Der Ring verläuft schief zur Axe. Es soll der ursprünglich senkrecht hierzu gelegene Ring durch die stärkere Entfaltung des der Placenta zugewendeten Teiles schief gerichtet worden sein, wie das ja auch bei anderen Familien anzutreffen war. Nur seine freiliegenden Teile verdicken die Wände, während der untere versteckt bleibende Ringteil an der Zellgestalt noch kenntlich, aber unverdickt ist. Der Ring reißt meist in seiner Mitte entzwei oder löst sich von der Sporangienwand ganz ab. Es ist fraglich, ob bei dieser so ganz eigenartigen Öffnungsweise eine Ableitung von *Cyathea* vorliegt. Es könnte ganz gut möglich sein, daß der Bau direkt von Osmundaceen hergeleitet ist. Das würde auch der Ansicht von DIELS (79) (Engler-Prantl, I. Abt. 4, S. 113) entsprechen. „Der Ring endlich, im Prinzip dem der *Hymenophyllaceae* und *Cyatheaceae* noch am entsprechendsten, bietet so viel Eigentümliches, daß die systematische Isolierung der Art völlig außer Zweifel steht.“

Wir kommen nun zu einem Kreise, der sich durch etwas schief verlaufende Ringe an den Sporangien auszeichnet. Wir möchten aber glauben, daß dieser etwas schiefe Verlauf nicht aus einer Querstellung der Ringe hervorgeht, wie etwa bei den *Matoniaceae*, sondern vielmehr aus der Längsstellung. Im Falle der *Matoniaceae* handelt es sich darum, daß der quergestellte Ring bei Gegenwart eines Indusiums einen anderen Verlauf einnehmen muß, um richtig zu wirken. Es erfolgt daher eine Annäherung an den Längsverlauf, wie er bei den *Polypodiaceae* maßgebend ist. Dagegen sind die Sori der

Cyatheaceae

in Taschen versenkt. Der Längsverlauf ist für die Sporenausstreuung funktionell nicht ganz zweckmäßig. Er wird daher modifiziert und dem Querverlauf so angenähert, wie er es bei den *Hymenophyllaceae* durch einseitiges Wachstum des Annulus wurde. Der Ring der Reihe ist zumeist noch vollständig. Daneben gibt es Typen, welche

eine Stomium-Zone mit dünneren Wandungen führen. Die Folge dieses Ringverlaufes ist ein schiefer Querriß. Dafür, daß unsere Auffassung richtig ist, spricht das Auftreten eines schiefen Ringes mitten unter den *Polypodiaceae* bei *Plagiogyria*. Hier werden die Sporangien zumeist von dem Rande überdacht. Ebenso wie bei den *Cyatheaceae* und *Hymenophyllaceae* stehen sie, wie GOEBEL (80) (l. c. S. 1179) ausführt, ziemlich dicht. Das Sporangium ist von Anfang an einseitig entwickelt und kurz gestielt. Wir haben hier folglich eine ganz ähnliche Entwicklung aus anderem Grunde.

Von dem Kreise der *Cyatheaceae* haben die

Thyrsopteridaceae

ziemlich viel ursprüngliche Merkmale beibehalten. Die Sori stehen an der Spitze fertiler Adern. Sie ordnen sich auf einer breiten Placenta an. Der ganze Sorus ist von einer becherförmigen Hülle umgeben, die ihn zunächst bis auf eine kleine Öffnung fast kugelig verschließt. Später erweitert sich die Öffnung zu einem kreisförmigen Loch mit glattem Rande. Die Reduktion des vegetativen Teiles der fertilen Wedel ist dagegen eine Spezialisierung. Das Sporangium wird erst später unsymmetrisch, „indem“ nach LORSY (81) (l. c. S. 654) „die der Spitze der Placenta zugewendete Seite stärker wächst“. Der Ring ist von großzelligem Aufbau, ein eigentliches Stomium fehlt. Die Stelle für die Öffnung ist noch nicht festgelegt, sondern sie wechselt. Die Sporangien sind groß. Wir haben somit einen in mancher Hinsicht alten Typ. — Wie die Thyrsopteriden tragen auch die

Dicksoniaceae

die Sori an der Spitze fertiler Adern. Die Becher, oder besser gesagt, die zweiklappigen Taschen, welche die Sori umgeben, gehen mit dem Segmentzahne zusammen. Die Soruschülle hat eine stattliche Größe. Die Sporangien entstehen also marginal, werden aber simultan angelegt. Später gesellen sich noch einige neue in basipetaler Richtung hinzu.

Im Ringe gibt es einerseits Vertreter, die einen mehr longitudinal streichenden Ring haben (*Dicksonia Menziesii*), andererseits solche mit schieferm Annulus. Ein Stomium ist vorhanden, durch dünnwandige Zellen charakterisiert. Das Öffnen des Sporangiums erfolgt durch Querriß. Die Sporangien sind vielfach gestielt. Neben ihnen stehen Paraphysen in den Sori. Bei einigen Dicksonien haben wir alle Übergänge bis zu dem Verkümmern der grünen Wedelabschnitte der fertilen Teile. Über die Entwicklung

der Sori der *Dicksoniaceae* läßt sich GOEBEL (28) (l. c. S. 1141) eingehend aus. Da diese für die Abteilung der *Polypodiaceae* nicht unwichtig ist, so wollen wir etwas dabei verweilen.

Auf den ersten Blick erscheint uns die zweiklappige Hülle eines *Cibotium* der eines *Thyrsopteris* oder eines *Hymenophyllum* sehr unähnlich. Das rührt davon her, daß die Placenta, also das eigentliche Sporangio-phor, etwas langgestreckt ist.

Die Sori entspringen ursprünglich dem Blattrande, werden aber bei *Dicksonia antarctica* frühzeitig auf die Blattunterseite verschoben. Auf der Ober- und Unterseite bildet sich je eine Blattwucherung, von denen die obere sich blattartiger formt. Die untere besteht aus chlorophyllosen Zellen, die das Wasser zunächst speichern und später sich zurücklegend die Sporangien freigeben. Diese entstehen anfänglich aus den Randzellen des verbreiterten Blattrandes, hernach folgen die anderen ohne Regel. Wir hätten also die bei den *Polypodiaceae* maßgebenden Verhältnisse. Zugleich ist damit die Ableitung des Indusiums gegeben. — Im Gegensatz dazu haben die

Cyatheaceae

wieder die Ausbildung der Sporangien in basipetaler Reihenfolge. Die Entstehung der unterständigen Sori soll nun nach GOEBEL (83) (Flora, Loxsomaceae und das System der Farne und Organographie II, S. 1149) etwa so verlaufen sein, daß sich der Rand des Bechers auf der Oberseite kräftiger entwickelte als auf der Unterseite. Hierdurch wird der Sorus auf der Unterseite des Blattes nach innen verschoben. Wir hätten damit eine Organisation, die uns etwa bei *Helmitelia grandifolia* entgegentritt. Von hier aus gibt es zwei Entwicklungsmöglichkeiten: Die eine führt zu einem Verkümmern des Indusiums, also etwa zu *Alsophila*, die andere zu einem Umfassen des Sorus auch auf der anderen Seite. Es erfolgt die Entstehung eines becherartigen Indusiums. Das *Cyathea*-Indusium ist mithin von dem randständigen Becher verschieden. Dieses Beispiel ist eine gute Illustration des Irreversibilitätsgesetzes. Kennzeichnenderweise schreibt DIELS (84) bei der von uns mit GOEBEL als Intermediärgattung angesehenen *Helmitelia* (DIELS in Engler-Prantl, *Cyatheaceae*, S. 131): „Vielmehr zeigt sich nirgends klarer als hier die Künstlichkeit der ganzen Einteilung, indem der Anschluß sowohl an *Cyathea*- wie *Alsophila*-Arten sich aufs deutlichste offenbart.“ So gibt es denn Formen mit fast verkümmertem Indusium.

Hinsichtlich der Sori können wir ebenfalls mit GOEBEL die

Polypodiaceae

von Vorfahren ableiten, die den *Cyatheaceae* sehr nahe stehen, so daß sie LOTSY selbst unter diese einreihet.

Dennstaedtieae.

Der Annulus ist nur etwas schief, schon fast vertikal, oder vielleicht besser gesagt, noch vertikal. Die Entwicklung der gleichfalls randständigen und in Becher versenkten Sori ist noch nicht ausgesprochen basipetal. Sie geht schon sehr auf den Bau der Davallien zu. Es hat also noch keine ausgesprochene Becherbildung stattgefunden. Unserer Ansicht nach kann man die Becher in typischer Ausbildung für eine eigenartige Spezialisierung halten. Dagegen werden Familien der Gruppen mit noch unvollkommenem Becher der Ausgangspunkt einer Entwicklung sowohl zum typischen Becher wie zur Verlagerung auf der Unterseite sein. Bei *Dennstaedtia* selbst sind die Sori mit kurzem Receptaculum versehen und kreisförmig. Sie stehen noch am Ende der Nerven. Ein schüsselförmiger Behälter umgibt den kreisrunden Sorus.

Bei der ihr nahestehenden *Microlepis* sind die Sori deutlich auf die Unterseite des Blattes verschoben. Das Indusium nähert sich dem einseitigen Typ. Bei *Saccoloma* stehen die Sori noch am Rande, aber sie sind sich seitlich stark genähert. Ein Zusammenfließen erfolgt noch nicht, weil Leisten dazwischenliegen. Es könnte somit zu einer seitlichen Verschmelzung der Sori kommen. Dann hätten wir einen Coenosorus. Es gibt Kreise dieser Verwandtschaft, welche wie *Nephrolepis* alle Entwicklungen vom randständigen, gebecherten Sorus bis zum Coenosorus infolge Verdichtung der Nerven führen.

Eine Gruppe, die in der Sorusstellung und auch sonst den Dennstaedtien nahesteht, sind die

Davallieae.

Hier gibt es Formen mit deutlich randständigem Bechersorus. Daneben kann sich die Oberseite blattartig erweitern. In der Jugend war die Anlage jedoch wie bei den anderen. Die Deparien haben eine Verschiebung von randständigen Bechersori auf die Oberseite.

Eine andere Art der Umwandlung beginnt mit den *Cystopteris*-Arten. Hier verlängert sich der Nerv über den auf der Unterseite gelagerten, einseitig mit einem Indusium versehenen Sorus hinaus, wodurch derselbe noch weiter nach innen rückt. Von dieser Entwicklung leiten sich die Sori ab, welche durch Umwallung des Indusiums entstehen. Letzteres ist dann in der Mitte angeheftet.

Diese etwa durch *Aspidium* gekennzeichnete Reihe kann zu einer einseitigen Verlängerung des Sorus führen und wir kommen zu den Asplenien. Das kann so geschehen, daß die nach dem Rande gelegene Seite verkümmert. Die Indusien liegen nach außen. Auch hier kommt es durch Verschmelzung der langgezogenen Einzelsori zu Coenosori.

Die Coenosorusbildung kann aber auch wie bei *Saccoloma* an Formen entstehen, deren Sori noch am Rande sind. Dann haben wir die langgezogenen Sori von *Pteris*. Eine andere Entwicklung ist die durch Verlust der Indusien eingeleitete (*Polypodium*).

Hinsichtlich des Irreversibilitätsgesetzes ist die Versenkung der Sori bei manchen Polypodien von Interesse. Sie entstammen Kreisen, die das Indusium verloren haben und deren Sori bereits auf die Unterseite der Blätter „gerutscht“ sind. Es ist daher nicht mehr möglich, aus dem Indusium einen Becher zu formen, noch weniger aber, die Sori am Rande zu umwallen. Es vertieft sich die Lamina grubig und erzeugt so auf wesentlich verschiedenem Wege funktionell Gleiches

Dadurch, daß die Sori in die Länge gezogen werden, durch die Zerstreung des Sorus, um mit GOEBEL zu reden, kann es zu dem Sitzen der Sporangien entlang der Nerven kommen. Endlich gar ist das ganze Blatt befähigt, die zerstreuten Sporangien ohne Beziehung zu einem Nerven oder Sorus zu erzeugen.

Die letzte Entwicklung ist der von *Cyathea* geschilderten gleich (*Woodsia*). Diese ungeheure Mannigfaltigkeit innerhalb der *Polypodiaceae* ist wohl ein untrügliches Zeichen für die gegenwärtig noch stattfindende Entwicklung der Farne, die unserer Ansicht nach noch nicht ihr Ende erreicht hat. Wir haben es ganz charakteristisch mit einer jungen Spitzenentwicklung zu tun.

Dagegen ist von *Dennstaedtia* und *Plagiogyria* abgesehen der Bau des Sporangiums sehr gleichförmig. Wir finden deutlich den längsgerichteten Annulus mit der Aufrißstelle. Die einzelnen Sporangien haben eine unabhängige Funktion und Entwicklung. Die Gleichförmigkeit ist so groß, daß man von einem Polypodien-sporangium reden kann.

Bereits bei den *Hydropterides* hatten wir auf einige Konvergenzen mit den

Parkeriaceae

hingewiesen. Es besteht wohl kein Zweifel, daß hier die Anpassung an das Leben auf dem Wasser oder unter zeitweiliger Überschwemmung die Hand im Spiel hat

Die Sporen erreichen eine ziemliche Größe (100 μ), sind aber nur in geringer Anzahl (16) vorhanden. Die Sporangien sind nicht zu Sori vereinigt. Sie stehen zerstreut auf dem Rücken von Adern. Wir sahen ja bereits oben eine Reihe der *Polypodiaceae* diese Richtung einschlagen. Die Form des Sporangiums ist kugelrund, ein Stiel fehlt. In der Ausbildung des Ringes finden wir alle Variationen von regelrechter vertikaler Gliederung bis zur Rückbildung auf fünf, sechs Zellen. Wir lassen hier GOEBEL (85) (l. c. S. 1180) das Wort: „Ein derartiger rückgebildeter Annulus ist für die Verbreitung der“ (großen) „Sporen kaum von Bedeutung. Zwar sind uns die Ursachen dieser Variation unbekannt, aber es ist, wie mir scheint, biologisch verständlich, daß der Annulus verschwinden kann bei einem Farn, der, auf dem Wasser schwimmend, seine Sporen nicht weit auszustreuen braucht, da sie durch Wasserströmungen leicht verbreitet werden können. Außerdem ist *Ceratopteris* durch seine reichliche ungeschlechtliche Vermehrung von der Sporenverbreitung viel weniger abhängig als die meisten anderen Farne. Die genannte Erscheinung bedarf aber um so mehr der näheren Untersuchung, als bei den *Ceratopteris*-Sporangien auch sonst die Beziehungen der Ringlagerung zur Sporangien-gestalt ziemlich dunkel sind. Auch in seiner Struktur weicht der Ring von dem der *Polypodiaceae* ab, er besteht aus sehr zahlreichen, niederen und breiten Zellen. Bei der Öffnung der Sporangien werden nur wenig Sporen fortgeschleudert, die meisten bleiben (wenn man eine Sporophyllfieder in umgekehrter Lage beobachtet) im Sporangium liegen, eine Tatsache, die wieder darauf hinweist, daß die Sporenverbreitung hier in etwas anderer Weise erfolgt, als bei den gewöhnlichen Landfarnen.“ Darauf deutet auch die Leistenstruktur und schlechte Benetzbarkeit der Sporen hin, die durch Wasserströmungen wandern.

Zusammenfassung

Wir sahen also in dem Bau der Sori und der Einzelsporangien eine sehr gute Reihe erscheinen. Am Anfang stehen die großen Einzelsporangien, die sich später in Glieder teilen. Die zunächst verwachsenen Synangien bilden dann einzelne Sporangien im Sorus aus. Das Vergrößern desselben durch Vermehrung der immer kleiner werdenden Sporangien ist eine deutliche Progression. Die Sporangien werden mit Kohäsionsmechanismen zum Ausstreuen versehen. Diese können bei Wasserformen wieder verloren gehen. Damit pflegt häufig der Übergang zur sexuellen

Determination der Sporen verbunden zu sein. Die Verringerung der Zahl und die Vergrößerung kennzeichnet die Makrosporen. Von den noch großen Sporangien der Eusporangiaten ist die Entwicklung zu *Ginkgo* und *Cycas* gegangen. Die an sich kleinen Sporangien der Wasserfarne waren hierzu nicht mehr befähigt. Der Annulus ist zunächst noch der Wand der mehrschichtigen Eusporangiaten gleichend (*Osmunda*). Von hier gehen, durch die Ausstreuungs-Anpassungen bedingt, Spezialisierungen aus: der längs- und der quergestellte Annulus. Die ursprünglich randständigen Sporangien rutschen auf die Unterseite. Dabei entsteht aus der einen Seite des die schon zu Sori gewordenen Teile umhüllenden Bechers das Indusium. Auch dieses kann weiteren Wandlungen unterworfen werden und verlorengehen. Es gibt Verschmelzungen und Verzerrungen der Sori, so daß die Sporangien zerstreut einzeln stehen.

Es wäre eigentlich möglich, aus der Sporangienentwicklung mancherlei Anhaltspunkte für das Vorkommen von sterilen Zellen innerhalb der großen Sporangien abzuleiten. Man könnte diese mit der Columella der Moose vergleichen. Die Trabeculae von *Isoetes* könnte man als die Reste einer solchen mit gleichen Funktionen deuten. Sie sind im Grunde genommen die Andeutung der bald erscheinenden Synangienbildung. Da aber unserer Ansicht nach hieraus, wie aus der Form des Tapetums, nichts wesentlich Neues herauskommt, so wollen wir diese Dinge vernachlässigen. — Auch die Beandlung der

Meristeme

kann uns nur eine große Gliederung geben insofern, als am Grunde bis zu den Eusporangiaten die Scheitelzelle nicht mit der gewünschten Deutlichkeit hervortritt, wenn es sich nicht um selbst wieder abgeleitete Äste (*Equisetum*) handelt. Die Ausgliederung einer echten Scheitelzelle ist unseres Erachtens eine ebensogroße Spezialisierung wie die Erzeugung von Initialgruppen. Beide Entwicklungen gehen divergent aus der ursprünglicheren unscharfen Ausgliederung der Wachstumsgipfel hervor.

Unserer Auffassung, daß der Wedel der Farne nicht mit den echten Blättern auf eine Stufe gestellt werden darf, haben wir auch des öfteren Ausdruck gegeben. Gerade die Sporangienentwicklung ließ die gewisse Ähnlichkeit der Nerven mit den Sporangiphoren niederer Gruppen klar in Erscheinung treten. Wir sind der Überzeugung, daß der Flachsproß von *Tmesipteris* und von *Psilotum*

der Urtyp des Wedels ist. Durch immer größere Verwischung des sproßcharakters gelangen wir zu der Wedelbildung. Da die Behandlung der fossilen Glieder hier nicht vorgesehen ist, wollen wir auf die nähere Ausführung dieses Gedankens verzichten.

Die Behandlung der Stammteile und die Stelärtheorie war gleichfalls die Unterlage einer früheren Bearbeitung durch ZIEGEN-SPECK (86) (Stelärtheorie und serologischer Stammbaum, Mez. Archiv, Band X, S. 4—10). Wir haben ihr eigentlich nichts hinzuzufügen.

Es mag vielleicht nicht ohne Wert sein, darauf hinzuweisen, daß die *Ophioglossaceae* vielfach noch den kollateralen Bündelbau besitzen, der dann den ihnen angegliederten oder aus ihrem Grunde entsprossenen *Ginkgoaceae* zukommt.

Indem wir auf weitere Gedankengänge Verzicht leisten, möchten wir unsere Betrachtungen kurz zusammenfassen.

Zusammenfassung

Der Polyciliatenast ist von den Biciliaten abzuleiten. Wollen wir die Organisation derselben verstehen, so müssen wir auf *Anthoceros*-artige Vorfahren zurückgreifen. Bei unseren Ausführungen haben wir absichtlich von den nur fossil vorhandenen Kreisen abgesehen.

Im Gametophyten sehen wir mit GOEBEL eine immer weitergreifende proleptische Entwicklung der Sexualorgane. Die ursprünglichen Typen haben die umfangreichen Prothallien, am abgeleiteten, wenn wir von den Heterosporen absehen, sind die Fadenprothallien. Zwei Reihen sind da vorhanden: erstens die der *Schizaeaceae*, welche, nur von einem Mantel umhüllt, die Archegone unmittelbar tragen, zweitens die von den *Hymenophyllaceae* ausgehende Reihe mit Archegoniophoren. Diese Organisation ist auch in jeder der von beiden abgeleiteten heterosporen Ausbildungen wieder zu erkennen.

Die körperlichen Prothallien mit den versenkten Archegonien sind die ursprünglicheren. Die freien und langhalsigen Archegone stellen eine Fortentwicklung dar.

In der Embryo-Entwicklung sind die ältesten Typen durch einen Fuß ausgezeichnet, der nach unten liegt, wie bei *Anthoceros*. Sehr bald wird mit der Stellung der Archegonien auf der Unterseite der noch körperhaften Prothallien ein Suspensor ausgebildet, der nur bei den *Ophioglossaceae* und wenigen *Marattiaceae* angedeutet ist. Bei den *Marattiaceae* kommt es zunächst zu einem Aussaugen des Prothalliums, das durch das erste Keimblatt durchbrochen wird.

Der Durchbruch wird aufgegeben und das Keimblatt als eine Art Fuß angelegt, Der Suspensor verliert sich sehr bald. Er bleibt nur bei den „gymnospermen“ Typen mehr oder minder erhalten. Diese stellen mit ihren Pollenkammern und riesigen Spermatozoiden ebenso eine Sonderentwicklung dar, wie in der Ausbildung des Embryos. Bezüglich des Unterschiedes zwischen *Marsiliaceae* und *Salviniaceae* in der Embryoentwicklung sei auf den Text verwiesen.

Am besten ließen sich die Reihen durch die Sporangien kennzeichnen. Primitiv sind die Sporangioaphore. Eine feste Wedelbildung hat noch nicht stattgefunden. Die Sporangioaphore sind mit Flachsprossen zu wedelartigen Gebilden vereinigt. Zunächst waren diese radial gebaut, später wurden sie dorsiventral, immer wedelartiger. Die randständigen großen eusporangiaten Sporangien sind daher die nächste Ausbildung. Sehr häufig sind sie mit sterilen Gewebelementen, den „Resten“ einer Columella, versehen (*Isoetes*). Die großen Sporangien teilen sich in Einzelfächer: Wir kommen zu runden Synangien (*Kaulfussia*). Diese können langgezogen werden (*Marattia*, *Angiopteris*) und in freie Fächer, Einzelsporangien, zerfallen (*Archangiopteris*). Die Aufteilung der Sporangien zu Sori, die zunächst noch randständig waren, ist im Anfang ohne besonders starke Verkleinerung der Fächer und allzu große Zahl derselben vonstatten gegangen. Die Öffnungsmechanismen werden zu Schleudermechanismen umgebildet. Der Sorus kann sekundär an Zahl der Glieder verarmen (*Lygodium*). Andererseits, und das ist der häufigere Fall, werden die Einzelsporangien durch Vermehrung in der Ebene, wie durch Herauswachsen des Sorusstieles und Erzeugung von neuen Sporangien an demselben, in ihrer Zahl stark vermehrt. Damit pflegt die Größe derselben abzunehmen. Der Ring kann verschiedenerlei Gestaltung zeigen. Er könnte bei den *Osmundaceae*, die hier wie sonst intermediär sind, noch als Außenwand des Synangiums gedeutet werden. Wir haben die Querannulaten und Längsannulaten. Durch Versenkung des Sorus in Hüllen können aus beiden Bautypen die Schrägannulaten entstehen (*Cyatheaceae*, *Hymenophyllaceae*). Mit dieser Umwandlung verringert sich die Zahl der Sporen im Einzelsporangium.

Die randständigen Sporangien werden auf die Unterseite verschoben. War eine Becherhülle vorhanden, so bekommen wir ein Indusium. Dieses kann sekundär eine Becherhülle erzeugen (*Cyathea*, *Woodsia*) oder auch eine zentrale Bedeckung (*Aspidium*). Andererseits kann das Indusium verlorengehen und nun auf wieder

anderem Wege durch Aushöhlen des Blattes ein Becher entstehen (Polypodien). Die Sori können auseinandergezogen werden, so daß alle zu einem Coenosorus verschmelzen (*Pteris*). In Anpassung an das Wasserleben kann es zu einer Reduktion der Annuli kommen (*Marsiliaceae*, *Salviniaceae*, *Parkeriaceae*).

Die sich aus diesen morphologischen Betrachtungen und aus der Ergänzung der serologischen Ergebnisse gleichartig gestaltenden Anordnungen sind in dem Schema Seite 449 (Fig. 4) wiedergegeben.

Die Arbeit wurde in dem Botanischen Institut der Universität zu Königsberg angefertigt. Ich möchte an dieser Stelle nicht verfehlen, Herrn Professor Dr. MEZ und Herrn Privatdozenten Dr. ZIEGENSPECK für die große Anteilnahme an meiner Arbeit und die reichen Anregungen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Herrn Professor Dr. ABROMEIT danke ich für die liebenswürdige Beschaffung und Überlassung der Literatur.

Literaturverzeichnis

1. CONRADI, Das System der Farne, Mez, Archiv XIV, p. 74 ff. — 2. MEZ, Anleitung zu sero-diagnostischen Untersuchungen für Botaniker in MEZ, Archiv I, Heft, 4, p. 177 ff. und MEZ und ZIEGENSPECK, Zur Theorie der Sero-Diagnostik in Mez, Archiv, Band XII, p. 163 ff. u. 186 ff. — 3. CONRADI, l. c. p. 111—113. — 4. CONRADI, l. c. p. 124—127. — 5. CONRADI, l. c. p. 117—119. — 6. CONRADI, l. c. p. 114—116. — 7. CONRADI, l. c. p. 95. — 8. LOTSY, Botanische Stammesgeschichte, II. Band 1909, p. 63. — 9. GOEBEL, Organographie, II. Band, p. 649. — 9a. GOEBEL, l. c. II, p. 579. — 10. GOEBEL, l. c. p. 942—947. — 11. GOEBEL, l. c. p. 949. — 12. LOTSY, l. c. p. 590. — 13. GOEBEL, l. c. p. 592. — 14. GOEBEL, Flora, Neue Folge, 5. Band 1913, p. 44. — 15. GOEBEL, Organographie II, p. 953. — 16. GOEBEL, l. c. p. 949. — 17. LOTSY, l. c. p. 601. — 18. GOEBEL, l. c. p. 965. — 19. GOEBEL, l. c. p. 956. — 20. SADEBECK in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, Abt. 4, p. 398. — 21. BAUKE, Bot. Zeitung 1879: Pringsheims Jahrb. 1878. — 22. GOEBEL, l. c. p. 957. — 23. LANG, Ann. of Bot. 1902, XVI, p. 23—56. — 24. FUCHS und ZIEGENSPECK, Orchideen, Mez, Archiv XVIII. — 25. GOEBEL, Organogr. III, p. 1553. — 26. GOEBEL, l. c. II, p. 918. — 27. GOEBEL, l. c. II, 919. — 28. GOEBEL, l. c. II, p. 921. — 29. GOEBEL, l. c. III, p. 1541. — 30. GOEBEL, l. c. II, p. 921. — 31. GOEBEL, l. c. II, p. 924. — 32. GOEBEL, l. c. II, p. 924. — 33. LOTSY, l. c., p. 594. — 34. SCHLUMBERGER, Flora 102, 1911. — 35. GOEBEL, l. c. II, p. 531. — 36. GOEBEL, l. c. III, p. 1553. — 37. GOEBEL, l. c. II, p. 995. — 38. GOEBEL, l. c. II, p. 996. — 39. GOEBEL, l. c. II, p. 995. — 40. GOEBEL, l. c. II, p. 991—992. — 41. LOTSY, l. c., p. 688 u. 689. — 42. GOEBEL, l. c. II, p. 994. — 42a. LANG, Ann. of Botany 16, 1902. — 43. LANG, l. c., p. 46. — 44. FUCHS und ZIEGENSPECK, l. c. — 45. BREBNER, Annals of Botany, Band 10, 1896. — 46. HERZFELD, Pringsh. Jahrbücher Band 66, Heft 5, 1927. — 47. TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie, p. 332 u. 425 usf. — 48. GOEBEL, l. c. III, p. 1554 ff. — 49. GOEBEL, l. c. III, p. 1227. —

50. GOEBEL, l. c. III, p. 1556. — 51. HERZFELD, l. c., p. 850. — 52. GOEBEL, l. c. II, p. 995. — 53. GOEBEL, l. c. II, p. 983. — 54. GOEBEL, l. c. II, p. 981. — 55. LOTSY, l. c., p. 590. — 56. ZIEGENSPECK, Echo I, p. 75. — 57. GOEBEL, l. c. II, p. 1115. — 58. GOEBEL, l. c. II, p. 1120. — 59. GOEBEL, l. c. II, p. 1116. — 60. PILGER in Engler-Prantl, 13. Band, p. 105. — 61. PILGER, l. c., p. 104. — 61a. BITTER in Engler-Prantl I. Abt., 4, p. 435. — 62. GOEBEL, l. c. II, p. 1173. — 63. GOEBEL, l. c. II, p. 1138. — 64. LOTSY, l. c., p. 590. — 65. DIELS in Engler-Prantl I, p. 375. Abbildg. — 66. WETTSTEIN, Handbuch der systematischen Botanik, p. 374. — 67. GOEBEL, l. c. II, p. 1175. — 68. LOTSY, l. c. p. 599. — 69. GOEBEL, l. c. II, p. 1176. — 70. GOEBEL, l. c. II, p. 1177. — 71. GOEBEL, l. c. II, p. 1111. — 72. GOEBEL, l. c. II, p. 1113. — 73. GOEBEL, l. c. II, p. 1142. — 74. GOEBEL, l. c. II, p. 1178. — 75. GOEBEL, l. c. II, p. 1132. — 76. GOEBEL, l. c. II, p. 1133. — 77. GOEBEL, l. c. II, p. 1134. Anmerkung. — 78. GOEBEL, l. c. II, p. 1181. — 79. DIELS in Engler-Prantl I. Abt. 4, p. 113. — 80. GOEBEL, l. c. II, p. 1179. — 81. LOTSY, l. c., p. 654. — 82. GOEBEL, l. c. II, p. 1141. — 83. GOEBEL, Flora, Loxsomaceae u. das System der Farne u. Organographie II, p. 1149. — 84. DIELS in Engler-Prantl, Cyatheaaceae, p. 131. — 85. GOEBEL, Organogr. II, p. 1180. — 86. ZIEGENSPECK, Stelärtheorie und serologischer Stammbaum, Mez. Archiv X, p. 4—10.

Abstract

The resistance of systematical botanists to sero-diagnosical research can only be overcome, if we are able everywhere to point out that the results of morphology, developmental history and sero-diagnostic are perfectly corresponding and the natural genetical system arises therefrom. In the present work, supplementary to the publication of CONRADI on serological relationship reactions of the ferns, morphology and developmental history of the gametophytes, the antherids, the archegons, the embryo development, the development of the sporangia and the meristemes have been represented comparatively throughout the whole line of ferns.

The branch of Polyciliates has to be derived from the Biciliates. In order to understand the organisation of these, we have to go back to *Antheros*-resembling ancestors.

The gametophytes we take, agreeing with GOEBEL, to be a continuously further advancing proleptical development of the sexual organs. The original types possess the most voluminous prothallia the most derived, setting aside the heterosporous forms, are the filamentous prothallia. There exist two lines of the same, firstly the *Schizaeaceae* which are directly carrying the archegons covered with a mantle only and secondly the line arising from the *Hymenophyllaceae* with archegoniophores. This formation may also be recognised in the heterosporous lines derived from each of the two, on *Marsiliaceae* and *Salviniaceae*.

The corporeal prothallia with the covered archegones are the most original. The free and long-necked archegones represent an advanced development.

In the embryo-development the older types are distinguished by a foot which like on *Anthoceros* is turned downwards. Very soon with the position of the archegones on the underside of the still corporeal prothallia a suspensor is being developed which in the recent forms is indicated only on the *Ophioglossaceae* and a few *Marattiaceae*. In the *Marattiaceae* it comes at first to an absorption of the prothallium which gets broken by the first cotyledon. In the following development the breaking trough ceases, and the cotyledon is being laid on as a kind of foot. The suspensor is disappearing very soon. Only on the „gymnosperm“ forms (*Ginkgo* and *Cycadaceae*) it remains more or less preserved. These with their pollen chambers and very large spermatozoides represent a far reaching special development as also in the development of the embryo. As to the difference of *Marsiliaceae* and *Salviniaceae* we refer to the original text. The lines can be best characterised by the sporangia. Primitiv are the sporangiophores. A fixed formation of fronds has not yet occurred. The sporangiophores are united with phylloclads to frond-like forms (*Tmesipteris*). In the first instance these were built radiarely, later on they became dorsiventral and more and more frond-like. The marginal large eusporangiate sporangia therefore represent the next form of development. Very frequently the primitive sporangia are supplied with sterile tissue-elements, remnants of a columella (*Isoetes*). In the course of further phylogenetical development the large sporangia are dividing into single loculi: we arrive at round synangia (*Kaulfussia*). These may become stretched again (*Marattia*, *Angiopteris*) and divide into free loculi, single sporangia (*Archangiopteris*). The separation of the sporangia to sori which at first were still marginal, has happened in the beginning without a special diminuation of the loculi and without too great a number of the same. The opening-mechanisms are being changed into elator-mechanisms. The sorus may secondary become poor in number of parts (*Lygodium*). On the other hand, and this will more frequently be the case, the single sporangia are strongly increased in number, either by reproduction in the plain or by growing forth of the sorusstalk and the producing of new sporangia on the same. After this as a rule their seize decreases. The

ring may show various shapes. In the *Osmundaceae* which are intermediate, here as well as in all other characters, it would be possible to interpret it as an outer wall of the synangium. There arise crosswise and lengthwise annulated forms. If the sorus is sunk into an integument, it is possible that from those two structural types oblique annulated forms are arising (*Cyatheaceae*, *Hymenophyllaceae*). After this transformation the number of spores in the single sporangium decreases.

The marginal sporangia are being shifted to the underside. If there was a cup-integument before, we get an indusium. This can produce again a cup-integument (*Cyathea*, *Woodsia*), or also a central covering (*Aspidium*). On the other hand the indusium may get lost and a cup may be growing now in a new way, viz. by excavation of the leaf (*Polypodium*-species). The sori may become stretched so far that all are fused into a coenosorus (*Pteris*). It is possible that in adaptation to the water-life a reduction of the annuli happens (*Marsiliaceae*, *Salviniaceae*, *Parkeriaceae*).

From these morphological and developmental-history reflections and from the experimental serological investigations results exactly the same system of the fern branch, represented pag. 449. fig. 4.

Protokolle

Vorbemerkungen

1. Zu den Konglutinationen:

Die Stärke der Extrakte betrug 1:200, wovon in jedes Glas 1 ccm gegeben wurde. Rindernormalserum kamen in jedes Glas $\frac{1}{2}$ ccm. Immunserum: 1. Glas 0.1, 2. Glas 0.05, 3. Glas 0.333, 4. Glas 0.01566, 5. Glas 0.00833. Die Kontrollen bestanden aus 1 ccm Extrakt, $\frac{1}{2}$ ccm Rinderserum, 0.2 ccm Normalserum. Abgelesen wurde in Zwischenräumen von 30 Minuten.

2. Zu den Präcipitationen:

Extrakt in jedes Glas 1 ccm in sinkender Konzentration: 1. Glas 1:200, 2. Glas 1:400, 3. Glas 1:800, 4. Glas 1:1600, 5. Glas 1:3200, 6. Glas 1:6400, 7. Glas 1:12800, 8. Glas 1:25600. Immunserum in jedes Glas 0.1 ccm. 2 Kontrollen: Erste 1 ccm Extrakt 1:200, zweite 1 ccm Extrakt 1:2000, in beide 0.1 ccm Normalserum.

Tabelle I

Konglutination von *Alsphila* (Sporen)

Alsphilasporen	+++	Ginkgo	+++
	+++		-++
	+++		---+
	+++		----
	---+		-----

Alsophila	+++	Schizaea	+++
	+++		+++
	+++		-++
	+++		--+
	-++		--+
Marsilia	+++	Marattia	+++
	+++		+++
	-++		+++
	---		-++
	---		-++
Stangeria	+++	Botrychium	+++
	+++		+++
	-++		+++
	---		-++
	---		---
Vittaria	+++	Ophioglossum	+++
	tr.++		+++
	--+		+++
	---		--+
	---		---
Bowenia	+++	Angiopteris	+++
	+++		+++
	-++		-++
	---		-++
	---		-++
Trichomanes	+++	Lycopodium	--+
	+++		---
	+++		---
	+++		---
	--+		---
Psilotum	+++	Ceratozamia	-++
	+++		-++
	--+		---
	---		---
	---		---
Gleichenia	+++	Osmunda	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		-++
Antheros	-++	Dicksonia	+++
	---		+++
	---		+++
	---		+++
	---		-++

Azolla	+++ +++ --+ --- ---	Pilularia	+++ -++ -++ --- ---
Todea	+++ +++ +++ +++ -++	Helminthostachys	+++ -++ -++ -++ ---
Cyathea	+++ +++ +++ +++ -++	Dioon	+++ -++ --- --- ---
Aneimia	+++ +++ +++ -++ --+	Dennstaedtia	+++ +++ +++ -++ --+
Cycas	+++ +++ +++ --- ---		

Tabelle II

Präzipitation von Alsophila (Sporen)

Alsophilasporen	+++++++	Ceratozamia	++++---
Alsophila	+++++++	Gleichenia	+++++---
Marsilia	+++-----	Osmunda	+++++++
Ginkgo	+++++---	Anthoceros	+++-----
Schizaea	+++++---	Dicksonia	+++++++
Marattia	+++++++	Azolla	+++++---
Stangeria	+++++++	Pilularia	+++++---
Vittaria	+++++---	Todea	+++++++
Bowenia	+++++++	Helminthostachys	+++++++
Botrychium	+++++++	Cyathea	+++++++
Ophioglossum	+++++++	Dioon unbrauchbar wegen Trübung	
Angiopteris	+++++++	Aneimia	+++++++
Trichomanes	+++++++	Dennstaedtia	+++++---
Lycopodium	+++-----	Cycas	+++++---
Psilotum	+++++---		

Tabelle III
Konglutination von Marsilia

Marsilia	+++	Schizaea	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		-++
Pilularia	+++	Aneimia	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		-++
Azolla	+++	Dennstaedtia	+++
	+++		+++
	-++		+++
	-++		-++
	--+		-++
Alsophila	+++	Trichomanes	+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		-++
	-++		-++
Osmunda	+++	Marattia	+++
	+++		+++
	-++		-++
	-++		--+
	--+		--+
Helminthostachys	+++	Psilotum	+++
	-++		-++
	-tr. +		-++
	--+		--+
	--+		--

Tabelle IV
Konglutination von Ginkgo

Ginkgo	+++	Helminthostachys	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		-++
Botrychium	+++	Cycas	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		-++
	-++		-++

Ophioglossum	+++	Stangeria	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		-++
	-++		--+
Dioon	-++	Marattia	+++
	-++		+++
	-++		+++
	--+		-++
	--+		--+
Angiopteris	+++	Alsophila	+++
	+++		+++
	+++		-++
	-++		---
	--+		---
Osmunda	+++	Psilotum	+++
	+++		+++
	-++		+++
	-++		--+
	--+		--+
Gleichenia	tr.++	Taxus	---
	-++		---
	-++		---
	---		---
	---		---
Podocarpus	---	Taxodium	---
	---		---
	---		---
	---		---
	---		---
Larix	---	Abies	---
	---		---
	---		---
	---		---
	---		---

Tabelle V

Konglutination von Ophioglossum

Ophioglossum	+++	Helminthostachys	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
Ginkgo	+++	Stangeria	+++
	+++		+++
	+++		-++
	+++		-++
	-++		-++

Bowenia	+++	Ceratozamia	+++
	+++		+++
	+++		-++
	-++		-++
	-++		-++
Dioon	+++	Marattia	+++
	tr.+++		+++
	-++		+++
	-++		+++
	---		-++
Angiopteris	+++	Alsophila	+++
	+++		+++
	+++		tr.+++
	+++		-++
	-++		---
Gleichenia	+++	Ptilotum	+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		+++
	---		-++
Ceratopteris	+++		
	-++		
	-++		

Tabelle VI

Konglutination von Gleichenia

Gleichenia	+++	Marsilia	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		-++
	+++		---
Ancimia	+++	Trichomanes	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		-++
Alsophila	+++	Dennstaedtia	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
Dicksonia	+++	Osmunda	+++
	+++		+++
	+++		+++
	+++		+++
	-++		+++

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: 1929

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Wilkoewitz Kurt

Artikel/Article: [Über die Serologie und Morphologie des Farnastes 445-531](#)