

## Der serologische Stammbaum des Pflanzenreiches und die Phytopalaeontologie.

Von H. ZIEGENSPECK (Königsberg Pr.).

In seiner Abhandlung über Serum-Reaktionen zur Feststellung von Verwandtschaftsverhältnissen im Pflanzenreich sagt MEZ (1): "Wenn wir die Systematik als historische Wissenschaft betrachten, ist jedem Formenkreis eine Entstehungszeit zuzuordnen. Diese Entstehungszeiten gehen bis in die untersten Versteinerungen führenden Schichten, ja sicherlich noch unter dieselben zurück. Das Auftreten der hohen Kryptogamen schon im Beginn des Palaeozoikums beweist, dass deren Vorfahren, die Algen, in den präcambrischen Schichten bereits ihre Differenziation erfahren haben müssen. Nun haben wir die Nachkommen dieser damals lebenden Algen rezent unter der Hand; ein gleiches gilt von den jedenfalls gleichfalls präcambrischen niederen und mittelhohen Archegoniaten. Der voll geordnete und sogut wie lückenlose serodiagnostische Stammbaum, den wir von diesen niederen Gewächsen nach ihren rezenten Vertretern aufzustellen in der Lage waren, beweist, dass seit den damaligen allergräuesten Dämmerungstagen des Lebens bis heute eine irgendwie erheblichere Änderung der Eiweiss-Qualitäten der Formenkreise nur insoweit aufgetreten ist, als die morphologische Ausbildung der aufeinander folgenden systematischen Gruppen in Frage kommt. Was in niederer Ausbildungsform erhalten wurde, hat auch seine Eiweiss-Qualitäten erhalten, und zwar von den präcambrischen Schichten bis auf den heutigen Tag".

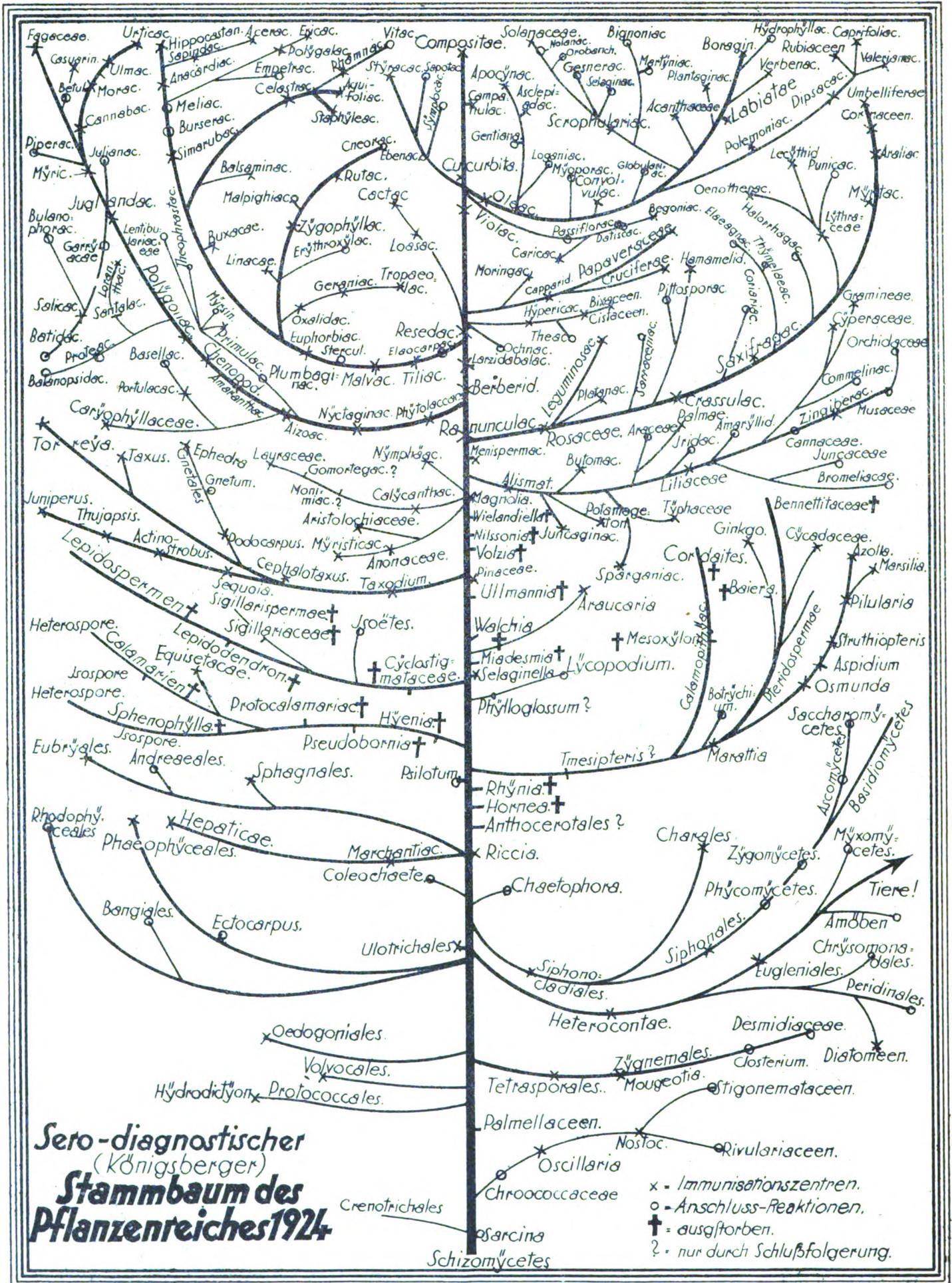
Nachdem durch die (im Botanischen Archiv noch zu veröffentlichenden) serodiagnostischen Arbeiten von MISCHKE (2) und besonders STEINECKE (3) ein gewisser Abschluss erreicht worden ist, sei der sero-diagnostische Stammbaum (Königsberger Stammbaum der MEZschen Schule sei er genannt) in der Tafel auf Seite 38 der Öffentlichkeit übergeben.

Ein Bedürfnis des Überblicks ist umso mehr vorhanden, als dieser Stammbaum, wie MEZ oben bemerkt, mit der Phytopaläontologie verglichen werden muss und diese Wissenschaft uns reichlich ausgestorbene Aeste und Bindeglieder liefert. Wir wollen an den Wurzeln des Baumes beginnend die Tafeln der steinernen Geschichte nebeneinander legen und verfolgen, inwie weit sie sich zwanglos in den serologischen Stammbaum einfügen lassen.

Über die niederen Pflanzen unterhalb der Gefässkryptogamen sind die "Überlieferungen" der Geologie dermassen spärlich und "sagenhaft", dass man nichts rechtes damit anfangen kann. Eigenartig ist nur das verhältnismässig späte Auftreten der Diatomeen, im oberen Lias (ROTHPLETZ, 4, C. MÜLLER, 5). Ob die feinen Kieselpanzer in tiefen Schichten zerstört und deshalb noch nicht gefunden sind, oder ob die Diatomeen wirklich erst später von der oberen Kreide ab in grösseren Massen erscheinen, das lässt sich nicht sagen.

Von grösserer Bedeutung ist, was über die Moose ausgesagt werden kann; sieht man sich doch gezwungen, von ihren primitiven Formen die höheren Pflanzen abzuleiten. Für uns haben hier nur die alten Schichten Interesse, auf jeden Fall die älteste, in denen die Pflanzen aufgefunden wurden.

Die Angaben über Moose beziehen sich im unteren Karbon auf "Marchantia-ähnliche" Gebilde, aber an ihnen fehlen ebenso wie an den "Muscites" des oberen produktiven Karbons die für die genaue Eingliederung so wichtigen Sporogone. Besonders merkwürdig ist das späte Erscheinen der Torfmoose, die selbst manchen Braunkohlen des Tertiärs fehlen. Ob sie wirklich erst so spät das ihnen zusagende kühlere Klima gefunden haben, resp. ob uns aus den kühleren Gebieten früherer Formationen (Gebirge) keine Fossilien überliefert sind, oder ob die bekannte Bevorzugung Nährsalz-ärmer Standorte durch die Torfmoose die Erklärung dafür ist,



dass sie in den Fossilien führenden Gesteinen nicht auftreten, diese Frage müssen wir offen lassen.

Die alten Formen der Muscineen könnten sehr wohl vom Typus einer *Riccia* gewesen sein, bei der ja auch keine auffälligen Fortpflanzungsorgane über den Thallus herausragen. Nach den Untersuchungen von STEINECKE (3) steht *Riccia* den Gattungen *Coleochaete* und *Chaetophora* serologisch näher als den übrigen Lebermoosen und als der Gefässkryptogamen-Gattung *Psilotum*, zu denen der Weg (gemessen nach den Intensitäten der Niederschläge) von *Riccia* so weit ist wie zu *Ulothrix*. Ja, die Laubmoose vollends stehen viel ferner als die *Andreaceales* und *Sphagnales*. Ob die Brücke zu diesen durch *Anthoceros* und andere Lebermoose geschlagen werden kann, müssen noch eingehende Arbeiten zeigen. Besonders die Aufklärung der Stellung von *Anthoceros*, welche in naher Aussicht steht, wird wichtige Aufschlüsse bringen. Von *Anthoceros* oder ähnlichen Formen dürften sowohl Laubmoose wie Psilophyten den Ausgang genommen haben. Jedenfalls sind die Laubmoose nach ihren Serum-Reaktionen von *Riccia* weiter entfernt als *Psilotum*.

Es ist besonders das Verdienst von KIDSTON und LANG (6), die Psilophyten näher studiert zu haben, nachdem bereits POTONIE auf sie aufmerksam gemacht hat. Sie gehören zu den ältesten Landpflanzen, welche wir kennen und finden sich bereits im Unter-Devon. Die ältesten Formen sind aufrecht, blattlos und von einem Gefässbündel durchzogen. Die Sporangien stehen an der Spitze der Sprosse und weisen durch die Columella-Reste (*Hornea*) auf Moose hin, von denen sie sich aber durch die Gefässe unterscheiden. Ausser dieser sind noch andere blattlose Formen beschrieben: *Aphylopteris*, *Rhynia* und Sporogon-artige Gebilde: *Sporogonites exuberans* und *Dawsonites*, welche aber keine Moose sind. Im Mittel-Devon finden sich Formen mit Blättern.

Die Psilophyten, welche nach den sero-diagnostischen Forschungen sich direkt den Algen anschliessen und die Basis der Gefässkryptogamen darstellen, erweisen sich nun serologisch wie paläobotanisch gleichmässig als ein Bildungsherd ersten Ranges. Durch *Hyania* geht der Entwicklungsweg zu den Articulaten, durch *Tmesipteris* zu den Farnen, durch *Phylloglossum* zu den Lycopödien, durch die *Cyclostigmatales* zu *Isoetes* und den *Lepidodendrales*, durch *Selaginella* und *Miadesmia* zu den Coniferen und Angiospermen. Ausser den Fossilien sind *Tmesipteris* und *Phylloglossum* serologisch noch nicht untersucht und ihre Stellung ist nur nach den morphologischen Merkmalen festgelegt, die grossen Stränge aber stehen nach den serologischen Reaktionen fest.

Wir müssen nun unsere Schilderung zunächst auf einzelne Äste des Stammbaums beschränken, bevor wir gemeinsame Züge der Entwicklung herauslesen können.

1) *Hyania* - *Sphenophyllum*, *Equisetum*, Calamarien. - Hier bezeichnet wohl der Name "Articulatae" am besten die Gliederbildung.

2) *Phylloglossum* - *Lycopodium*: "Ligulatae".

3) *Tmesipteris* Cordaiten, Cycadaceen, *Ginkgo* und *Filices*, *Hydropterides*. - Hier tritt eine auffallende Neigung zu grossen Blättern hervor, daher der Name "Macrophyllinae".

4) *Cyclostigmataceae* - Sigillarien, *Isoetes*, *Lepidodendraceen*. Da alle Glieder die Ligula i ausgeprägt besitzen und ja auch *Selaginella* noch sehr nahe steht, so mögen sie als "Ligulatae" bezeichnet werden. - Vom Grunde der *Ligulatae* geht die Entwicklung zu den Blütenpflanzen.

## I. ARTICULATAE.

Diese Reihe ist von der Paläobotanik geprägt und wird serologisch dadurch gestützt, dass *Equisetum* einen sehr isolierten Seitenzweig darstellt, der deutliche, aber immerhin allgemein relativ ferne Beziehungen zu den übrigen grossen Ästen der Gefässkryptogamen, die nächsten Reaktionen zu den Muscineen (*Psilotum* wurde nicht untersucht) aufweist (7),

Bereits im Ober-Devon treten die *Pseudoborniales* auf, welche bereits Beziehungen zu den *Borniales* und *Protocalamariales* einerseits und zu den *Sphenophyllales* andererseits zeigen.

Die Sphenophyllen treten im Kulm in geringer primitiver Form auf, um sich im Mittel-Karbon zu grosser Formenfülle zu erheben; vom Ober-Karbon an findet man heterospore Formen.

Der andere Stamm geht über die *Borniales* zu den *Protocalamariales*. Diese beginnen schon ganz geringfügig im Ober-Devon und erlangen ihre Formenfülle im Kulm und Unter-Karbon. Von diesen urwüchsigen Protokalamarialen geht es zu den Calamarien, welche im Kulm noch selten sind, aber im Karbon eine grosse Mannigfaltigkeit und Individuenzahl erlangen. Vom mittleren Ober-Karbon ab finden sich hierher gehörige heterospore Formen. Ebenso von den Protokalamarien oder Bornialen geht ein Ast über *Schizoneura* zu den Equiseten, die im Kulm noch selten sind, aber vom Perm an häufig werden.

Wir sehen hier an verschiedenen Stellen die Heterosporie auftreten (8). Manche primitive Formen behalten aber die Isosporie, wenn auch mit geschlechtlicher Differenzierung, bis zum heutigen Tage.

## II. ELIGULATAE.

Über diesen Ast ist nicht viel weiter zu bemerken, als dass man *Lycopodites* im Mittel-Devon mit *Lycopodium* zusammenbringt. Die Pflanzen haben ihre primitive Organisation bis heute erhalten. Dass das (wie bei *Psilotum*) auf die extreme Mykotrophie zurückzuführen ist, welche die Prothallien zeigen, ist nur ein nicht beweisbarer Gedanke. Wir haben heute noch Formen sowohl ohne (*Urostachys*) wie mit kätzchenartigen Blüten (*Lycopodium*).

## III. MACROPHYLLINAE.

Wir haben absichtlich den Namen Pteridophyten nicht gewählt, da dieser wegen seiner heutigen anderen Bedeutung zu Missverständnissen Anlass geben kann. Das Charakteristische dieser ganzen Gruppe ist die Ausdehnung der Blattfläche, welche erst in den letzten Auszweigungen des Macrophyllinen-Astes abnimmt.

Als überleitendes Glied könnte vielleicht *Tmesipteris* zu erwähnen sein, bei dem sich ja auch unter den Psilophyten grössere Blattflächen zeigen. Die Sporangien wandern mehr und mehr zunächst auf die Blätter, erst später wieder zeigt sich mit der geschlechtlichen Differenzierung eine Rückbildung dieser Sporophylle.

Die ersten Glieder dieses Astes mögen weiter unter dem Namen *Primofilices* gehen. Dass unsere heutigen *Filicales* mit diesen Farnen wenig zutun haben, das beweist ausser ihrem späten Auftreten in der Gesteinsfolge ihre serologische Stellung. Zu den *Primofilices* gehören die Farne des Mittel-Devon.

Ein alter, bis heute erhaltener aber leider serologisch noch nicht untersuchter Ast aus dieser Zeit dürften die Hymenophyllen sein. Sie finden sich im Karbon als *Hymenophyllites*.

Ein alter Stamm sind ferner die im Ober-Devon auftretenden, im Kulm ihren Höhepunkt erreichenden *Inversicatenales*, welche aber bereits im Paläozoicum aussterben. Zu ihnen gehören die *Botryopterides* vom Kulm bis zum Rotliegenden, und die *Zygopterides*, welche durch die Ring-Andeutung zu *Osmunda* Beziehungen haben und vom Ober-Devon bis Perm reichen.

Die serologische Stellung und Funde von Fruktifikationsorganen im Mittel- u. Ober-Karbon bringen die *Marattiaceae* hierher. Sie scheinen nach den *Psaronius*-Stämmen, deren teilweise Zugehörigkeit zu diesen Formen feststehen dürfte, zu schliessen im Perm eine mächtige Entfaltung erlangt zu haben. Fossilien von ihnen treten als Blattreste in Lettenkohle und Rhät auf, welche die heutigen Formen mit den alten verbinden.

An die Marattien schliessen sich eine Reihe von Formen an:

*Ophioglossales*. - Sie finden sich im Kulm und sind serologisch den Marattiacen nahe stehend. Manche Formen der *Cycadofilices* weisen auf eine nahe Verwandtschaft mit den *Ophioglossales*, so *Noeggerathia*.

*Gleicheniaceae*. - Serologisch noch nicht behandelt; es zeigen sich in paläobotanischen Funden scheinbar Übergänge zu den Marattien. Ihr Vorkommen ist aus d.

Perm verbürgt, was bei dem heutigen Vorkommen auf trockenen Lateritböden wohl verständlich erscheint. - Das gleiche gilt von den *Schizaeaceae*.

Dagegen ist für die *Osmundaceae* eine nahe Verwandtschaft durch die Serologie wie durch verbindende Glieder aus dem Kulm bewiesen. Bei *Todeopsis* und *Discopertis* ist es zweifelhaft, ob man sie zu den *Osmundaceae* oder zu *Marattia* stellen soll.

Die *Osmundaceae* sind der Ausgangspunkt für die eigentlichen *Filices*. Das zeigt die nahe Verwandtschaft der Eiweissstoffe von *Aspidium* und *Struthiopteris*, welche die Untersuchungen von GUTTMANN (9) ergaben. Damit steht in bemerkenswertem Einklang, dass man Polypodiaceen erst im Mesozoicum findet. Sie scheinen erst im Tertiär ihren Anstieg gemacht zu haben, sind also die jüngste Farngruppe und stehen als junge Gruppe heute an der Spitze, was Zahl und Verbreitung anlangt. Auch unsere *Cyatheaceae*, welche man so gerne mit den Farnen des Karbons vergleicht, sind vielleicht gar nicht so alt. *Dicksonia* ist im Paläozoicum unsicher, häufig im Jura; serologisch sind sie noch nicht untersucht.

Besonders interessant wäre eine serologische Untersuchung von *Matoniaceae* und *Dipterideae*, welche heute noch vorhanden sind. Vom Trias bis Jura wiesen die beiden Familien eine grosse Formenfülle auf. Sie sind auch durch mesozoische Übergänge verbunden. Die letzten 3 Familien könnte man als die mesozoischen Farne bezeichnen.

Dass aber auch in der engen *Filicales*-Gruppe die Heterosporie erworben wurde, das zeigen die *Hydropterides*. Diese Gruppe tritt in Rhät-Lias auf und besitzt auch nach ihrer serologischen Reaktion eine terminale Stellung an ihrem Abstammungs-Ast; - Auf die gesamten *Filicales* wird eine im Gang befindliche eingehende sero-diagnostische Untersuchung das nötige Licht werfen.

An die Farne in der Nähe von *Marattia* dürften wohl die *Pteridospermae* oder *Cycadophyta* anschliessen. Doch sind wir über Vieles hier noch zu sehr im Unklaren. Vor allen Dingen sind noch die Funde von heterosporigen Farnen zu erwarten. Seitdem wir wissen, dass sowohl *Ginkgo* wie *Cycas* serologisch an *Marattia* anschliesst, sind uns die Pteridospermen wohl verständlich, aber "natura non facit saltum", wir müssen Farne erwarten, welche noch keine Pteridospermen sind, aber doch schon eine geschlechtliche Differenzierung besitzen.

Die Pteridospermen scheinen sich schon frühzeitig gebildet zu haben. Wir finden Farne mit der für sie vielfach vorkommenden *Sphenopteris*-artigen Beblätterung bereits im Ober-Devon. Doch ist damit natürlich noch lange nicht ein Vorkommen von wirklichen Pteridospermen bewiesen. Sie scheinen aus mehreren Formkreisen zu bestehen, die vielleicht eine getrennte Entwicklung genommen haben. Sicher sind sie im Kulm vorhanden (*Lyginodendraceae* (Kulm, Unter-Karbon, Dorf-Dolomit), *Heterangium* (Kulm)). Medullosen, welche grossenteils zu Pteridospermen gehören, finden sich im Mittel-Karbon und vor allem im Perm häufig. Der Bau der Medullosen ist cycadoid, im Gegensatz zu *Cladoxylon*, der filicoid genannt wird. Die Ausbildung der Makrosporophylle beginnt mit solchen, welche den sterilen Blättern ähnlich sind, bis zu weitgehend veränderten, etwa nach Art von *Cycas revoluta*, welche überhaupt den Pteridospermen näher stehen dürfte als die *Zamiaceae*.

In der weiblichen Blüte ist eine Merkwürdigkeit vorhanden, welche den anderen auch zur Samenbildung vorgeschrittenen Ästen zu mangeln scheint, nämlich die Pollenkammer.

An die Pteridospermen schliessen sich 3 Äste an, die *Cordaitales*, *Ginkgoales* und *Cycadales* mit den *Bennettitac*. Beginnen wir mit den Cordaitalen.

#### Cordaitales.

Sie erscheinen gleichzeitig mit den Pteridospermen im Ober-Devon noch unsicher, sicher aber im Kulm. Es ist daher der Gedanke nicht völlig von der Hand zu weisen, dass dieser älteste Ast, welcher früher zu den Gymnospermen gerechnet wurde (wir sehen als echte Gymnosperme nur die Abkömmlinge des Ligulaten-Astes an), sich selbständig aus den *Primo-filices* entwickelt hat, wie dies auch auf der Zusammenstellung zum Ausdruck gebracht ist. Die unzerteilten langen Blätter

könnte man auch zur Unterstützung dieser Ansicht heranziehen; sie waren primitiver. Ihre Entstehung ginge über die *Protopityaceae*, *Calamopityaceae* und *Poroxyton*. In der Stamm-Anatomie finden wir Annäherung an die Cycadeen, aber die ungeteilten Blätter trennen sie von diesen. Die Blüten besitzen zapfenartige Gestalt, was sie von den *Ginkgoales* trennt. Die männlichen und weiblichen Blüten waren getrennt. Die Zapfchen sassen an Ähren-artigen Blütenständen. - Eine Entstehung der *Cordaitales* aus *Lepidodendren* halten wir wegen des Auftretens der Pollenkammern für unwahrscheinlich. In diese Gruppe gehören auch die *Mesoxylaceae*.

#### Ginkgoales.

Auf eine ebenfalls sehr frühe Abzweigung von den Pteridospermen deutet das Auftreten von *Ginkgo*-artigen Gewächsen (*Psymaphyllum*) im Ober-Devon hin. *Aphlebocarpus* im Kulm weist ebenfalls auf *Ginkgo* hin.

Das *Ginkgo*-Blatt gleicht dem Primärblatt der Farne.

Ihre Hauptblüte hatten die *Ginkgoales* im Rhät-Jura von unten samt dem Perm und bis heute findet man immer *Ginkgoales*-Reste. Serologisch stehen sie den *Marattiaceae* etwas ferner als *Cycas*, was auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen würde.

#### Cycadophyta.

Nach den Blättern zu urteilen treten diese infolge der Reaktionen von *Cycas* zu *Marattia* unzweifelhaft mit den *Pteridospermae*-verwandten Gewächse bereits im obersten Karbon auf. Im Perm und älteren Mesozoicum werden die Pterophyllen zahlreicher. Die Blütezeit ist im Rhät. Bereits im Jura nehmen sie wieder ab. Die Gattung *Noeggerathia* vermittelt zu den Pteridospermen. - Etwas schwieriger ist das Auseinanderhalten der Familien.

Cycadaceae. - Dass diese Familie sehr alt ist, zeigen ausser den fossilen Formen auch heute noch die *Stangeria paradoxa* und *Bavonia spectabilis*, welche sehr Farn-artig beblättert sind. Die Anlage der Samen an deutlichen Blättern, wie sie sich heute bei *Cycas* findet, tritt bereits im Rhät auf, die Zapfenbildung wie bei *Encephalartos* erst im Jura. - Die heute nur zapfenartig angelegten Mikrosporangien finden sich im Keuper an farnartigen Wedeln.

Etwas länger müssen wir bei den Bennettitales verweilen. Diese lassen sich bei genauerer Betrachtung in 2 Gruppen einteilen, deren eine den *Cycadaceae* nahe steht, deren andere aber bedeutend näher an die *Magnoliaceae* heranrückt. Nun wissen wir aber durch die Sero-Diagnostik, dass eine Verwandtschaft zwischen Magnoliaceen und Makrophyllinen nicht besteht. Wir wollen uns daher die beiden Gruppen genauer ansehen.

Die erste, nennen wir sie Cycadoideaceae, tritt im oberen Jura auf und bleibt bis zur Kreide. Sie haben ihre Blütezeit in der älteren Kreide, sind also der jüngere Ast, aber besitzen dabei viel mehr Ähnlichkeit mit den Cycadeen als der nachher zu behandelnde zweite, ältere Ast. Im Stamm ist *Bennettites* noch ganz nach Cycadeen-Art gebaut, auch *Cycadoidea* hat einen gestauchten Stamm, aber nur einen Holzring. Die Blätter sind deutlich gross und gefiedert, seltener verschmelzen die Fiedern mehr oder weniger. Die männlichen Organe sind noch primitiver als die der heutigen Cycadaceen, im Sporophyll fast völlig einem *Botrychium* gleichend. Weitgehend ist dagegen der Zapfen umgewandelt zu einem gestauchten Kolben, dessen dicker Panzer von kutinisierten Interseminalschuppen gebildet wird, deren Spitze sich verbreitert. Dazwischen stehen auf Stielen die napfartigen Samenhüllen, welche immerhin noch mit der Mikropyle direkt den Pollen erhalten. Es soll hier nicht auf Einzelheiten mehr als nötig eingegangen werden. Diese Gruppe gehört unbedingt zu den Cycadophyten und stellt deren höchst entwickelten Ast dar, welcher es zu eine Art Blüte gebracht hat.

Der andere "Teil der Bennettiten" ist wesentlich anders gestaltet. Nennen wir ihm die Nielandtiellaceae. Er tritt erstens früher auf; ihr Beginn ist im Keuper von Lunz und im Rhät. Ihre Hauptverbreitung erlangen sie im Jura, im Wealden werden sie schon spärlich. Bei ihrem geologisch höheren

Alter sind sie die weiter entwickelten. Ganz den Cycadeen unähnlich sind sie falsch dichotom verzweigt. Die Blätter sind kleiner und sitzen an den Verzweigungen oder an dem Stamme verteilt. Sie sind lederig, ganzrandig oder einige gekerbt, also ebenfalls nicht cycadoid. Die Blüten sind von einem Blütenboden gebildet, an dem allerdings (ähnlich *Cycadoidea*) Interseminalschuppen und Samen sitzen. Der Blütenboden überragt den Grund. Die männlichen Organe sind viel mehr Staubbeutel-artig gebaut mit 2 Parallelreihen zu drei Stück Säcken. Die ganze Organisation weist vielmehr auf die Magnoliaceen. Es ist ebenso wohl denkbar, dass sich so ein Panzerkolben aus dem Cycadeenzapfen wie aus dem Coniferenzapfen entwickelt haben kann. Wir dürften also kaum fehl gehen, wenn wir diese Gruppe nicht zu den Cycadophyten stellen, sondern an den Grund der Angiospermen zwischen Magnoliaceen und Coniferen.

Als Zwischenglied, d.h. als Conifere mit grossen Blättern und umgewandelten Zapfen könnte man vielleicht die im Rhät-Mitteljura vorhandenen *Cycadocarpedinae* mit *Podoxamites*-Blättern stellen, wie es ja auch bereits SEWARD tat. Doch müssen darüber noch genauere Untersuchungen (Vorkommen resp. Fehlen von Pollenkammer u. Ligular-Organen in den Zapfenschuppen) Klarheit bringen.

Die *Wielandiellaceae* umfassen *Williamsonia* (Mittel-Jura), *Williamsoniella* (Mittel-Jura), *Wielandiella* (Rhät). - Ob in diese Gruppe auch die *Nilssonieae* gehören, das werden eingehende Untersuchungen zeigen müssen; wir wissen von ihnen zu wenig. Diese durch getrennt stehende Samen ausgezeichnete Gruppe hat fast ungeteiltes bis schwach gefiedertes Laub und reicht von Keuper bis Kreide.

#### IV. LIGULATAE.

Auf dem Haupt-Stamme erfolgte nach dem Abzweigen des *Eligulatae*-Astes der Übergang zur Heterosporie. Ein Glied dieser Organisation ohne Ausbildung der Ligula stellen die *Cyclostigmataceae* dar. Die einfachen Formen haben noch keine Zapfen; es dürften vielleicht auch noch einige homio-spore Reste darunter sein: *Pinakoderndrop*, *Porodendron*. Die hohen Formen (*Cyclostigma*) sind zwar ebenfalls noch eligulat, aber doch stehen die verschieden grossen Sporen in Zapfen. Das Auftreten dieses dem Hauptstamm zwar nahen, von ihm aber doch etwas seitlich stehenden Astes erfolgt bereits im Ober-Devon, im Kulm und produktiven Karbon finden sich hierher gehörige Formen zunächst reichlich, um zuletzt zu verschwinden. Von den *Cyclostigmataceae* leitet sich der eigentliche *Ligulatae*-Ast ab, mit ihnen durch mancherlei Übergänge verbunden. Aber nicht nur auf diesem, sondern auch auf dem Haupt-Stamme kommt es zur Ausbildung der Ligula. Diese muss aber in beiden Fällen eine verschiedene physiologische Rolle gespielt haben. Man kann kaum daran denken, dass die Ligula der *Lepidodendren* ebenso wie die der *Selaginellen* ein Aufnahmeorgan gewesen ist. Die Besprechung der *Selaginellen* hat weiter auf dem Haupt-Stamme zu erfolgen.

Es ist nun unsere Aufgabe, den Entwicklungsgang auf dem *Ligulatae*-Ast, soweit sich darüber etwas sagen lässt, darzustellen. Frühzeitig muss sich dieser gegabelt haben, in die *Sigillarien* und *Lepidodendren*, nachdem sich vorher die durch Serum-Reaktion als Seitenast erkannten *Isoetaceen* abgespalten haben. Die *Isoetaceae* stehen den *Sigillarien* so nahe in der Gestaltung, dass GOTHAN (10) mit Recht beide miteinander vergleicht. Die von Anfang an heterosporen *Sigillarien* erscheinen im Ober-Karbon, werden im Rotliegenden häufig, sind aber bald monotypisch und sterben aus. Sie besitzen einen Zapfen.

Ob es die *Sigillarien* zur Samen-Entwicklung gebracht haben, ist nicht sicher.

Zwischen den *Sigillarien* und *Lepidodendren* vermittelt das Mittel-Karbonische Geschlecht der *Ascolanus*, ob diese schon früher vorhanden waren, ist möglich aber unsicher.

Die *Lepidodendren* beginnen bereits ganz schwach im Ober-Devon, erreichen im Mittel-Karbon ihre Blüte und sterben bereits im Rotliegenden langsam aus. Sie haben es vom Unter-Karbon ab zur Samenbildung gebracht. Man kann daher mit Recht von *Lepidospermen* sprechen. Eine Pollenkammer fehlt. Von Mitgliedern oder Seitenästen dieses Zweiges seien *Ulodendraceae* und *Bothrodendraceae* an-

geführt, zwei ebenfalls ligulate und heterospore Familien, vom Kulm an aufwärts vorkommend. Ob die mesozoischen Pleuromeien Abkömmlinge dieses Astes sind, ist noch nicht ausgemacht.

Wir sehen hier wieder einen mächtigen Ast des Pflanzenreiches nach kurzer Blüte und Riesenwuchs erlöschen.

#### Stamm von *Selaginella* - *Voltzia*.

Wie schon oben erwähnt, hat sich auf dem Haupt-Aste inzwischen die Umwandlung der isosporen und eligulaten Lycopodien-Zone allmählig zu der ligulaten und heterosporen *Selaginella*-Zone vollzogen. Wir finden zunächst auch isospore, aber heterophylle *Lycopodites*. Im Ober-Karbon erscheinen Reste krautiger Gewächse mit sehr zahlreichen Makrosporen (16 - 24), bis endlich solche mit 4 Mikrosporen sich herausbilden. Bereits im Mittel-Karbon haben es diese krautigen Gewächse zur Samenbildung gebracht in *Madomesmia membranacea*. Die ligulaten Blätter stehen spiralg; jedes Sporophyll trägt 1 Makrosporangium mit nur 1 Makrospore, die andern verschwinden so früh, dass sie nicht mehr zu finden waren. Aus dem Sporophyll kommt 1 Integument hervor. Das Sporophyll hat eine Ligula, was für die Ableitung der Deckschuppen der Coniferen von Wichtigkeit ist (11). - In der Mikropyle fehlt die Pollenkammer.

Übergänge zur Samenbildung werden von der rezenten *Selaginella rupestris* angegeben, doch wird dies u.A. von GOEBEL (12) wieder bestritten.

#### Walchia.

An *Madomesmia* dürften sich Gewächse auf dem Haupt-Stamm angeschlossen haben, welche die Ausbildung der Walchien besessen haben. Diese treten im Ober-Karbon unsicher, in Formenfülle aber im Rotliegenden auf. Aus der gabeligen Verzweigung wird bei ihnen die fiedrige. Der Zapfen der Walchien hat einsamige Zapfenschuppen. Man kann daher an diese Stelle vielleicht die Abzweigung der Seitengruppe der

#### Araucarien

anschlüssen, deren Lage an dieser Stelle durch die Ergebnisse der serologischen Untersuchungen wahrscheinlich gemacht wird. Die ältesten Reste der *Araucarieae* sind im Rotliegenden gefunden worden (Zapfenschuppen). Auch die häufigen araucarioiden Hölzer des Mesozoicums dürften teilweise auf diese Gruppe zurückführen. Die Gattung *Araucaria* ist aus dem Jura verbürgt. Möglich ist auch das Auftreten von *Albertia* im Buntsandstein mit *Agathis* in Verbindung zu bringen.

#### Ullmannien.

An die Walchien dürften sich vielleicht die Ullmannien anschließen, doch ist darüber nicht mit Sicherheit zu entscheiden, da man die Zapfen-Struktur nicht kennt. Sie finden sich im Zechstein (mittleres Rotliegendes). - Ebenfalls im Zechstein bereits begegnet man den

#### Voltzien,

die ihre Blüte im Buntsandstein erleben und bis in den Keuper reichen. Charakteristisch ist die gelappte Gestalt der Zapfenschuppen und die 2 - 3 Samenanlagen. Der Zapfen ist nicht sehr dicht. Diese Gruppe oder ihr nahe stehende Gewächse sind der Ausgangspunkt der Pinaceen, welche entweder auf dem Hauptstamm selbst liegen resp. sich nur wenig von ihm entfernt haben, und der andern Coniferen. Die Stellung der *Pinaceae* an dieser Stelle ist wieder durch Eiweiss-Reaktionen begründet (13).

Die Coniferen treten in Rhät-Lias auf, zunächst in noch unsicheren Formen, welche, wie *Schizolepis*, den Voltzien in der Zapfengestalt noch ähneln. Häufig

werden sie erst in der Kreide. *Picea* findet sich in der Unter-Kreide in einer den heutigen Formen sehr ähnlichen Gestalt; *Abies* kommt im Wealden; die Formen von *Tsuga*, *Pseudotsuga* kennt man erst aus dem Tertiär. *Pinus* und *Cedrus* findet man schon in der Unter-Kreide. Dadurch sind die nahen serologischen Verwandtschaften der Pinaceen verständlich.

Ebenfalls von den Voltzien dürften die auch serologisch hierher gehörigen Taxodien ihren Ursprung genommen haben, Wir finden *Cupressidium* und andere der Gattung *Sequoia* ähnliche Formen bereits im Rhät-Lias. Die heutigen Formen von *Taxodium* und *Sequoia* sind jedoch erst in der Kreide zu finden.

Von den *Taxodiaceae* leiten zu dem jüngsten Ast *Cephalotaxus* und *Podocarpus* über. Wir finden an *Podocarpus* anklingende Formen im Rhät-Lias (*Pallisaia*). - Der Formenkreis des Taxodien und Podokarpen ist ein Bildungsherd. Von hier strahlen über *Actinostrobus* *Thuyopsis* und die *Cupressineae* aus. - *Thuja*-artige Zweige finden sich im Jura, *Cupressus* in der oberen Kreide. Der beerentragende *Juniperus* ist der jüngste. Wir sehen die Beeren tragenden Coniferen erst in der Kreide auftreten, als allmählig die Vögel entstanden.

Von *Podocarpus*, der auch erst typisch in der Kreide auftritt und zu *Cephalotaxus-Taxodium* reagiert, entstehen einerseits *Taxus* und *Torreya*, welche sicher erst im Tertiär zu finden sind, und, das ist das interessanteste Ergebnis der Arbeit von MISCHKE (2), *Onetum* und *Ephedra*. - Die beerentragenden Formen entstehen auch hier zuletzt, erst nach dem Auftreten der Vögel in der Kreide.

Gleichzeitig mit den Coniferen oder aus deren unteren Gliedern haben sich von *Voltzia* abzuleiten Gewächse etwa von *Cycadocarpidium*-artigem Habitus mit grösseren Blättern, nämlich die *Wielandiellaceae* (siehe oben). Die Abgliederung erfolgte im Rhät. Ob die *Nilssonaceae* nicht auch hierher gehören, lässt sich nicht entscheiden, wäre aber nicht unmöglich. Der Mikrophyllinen-Stamm, wie man die ganze Kette von den Psiloteen ab diese Reihe bezeichnen kann im Gegensatz zu den Makrophyllinen, geht nun erst zu grösseren Blättern über. Über den blütenähnlichen Bau der *Wielandiellaceae* möge das bei den *Bennettitaceae* geschilderte verglichen werden. Allein Pflanzen mit Blüten konnten von Insekten begangen werden und den Ausgangspunkt der Formenfülle unserer heutigen Angiospermen geben. Mit der Kreide sind auch sie allmählig ausgestorben und machen den ersten Angiospermen Platz, den Magnolien etwa vom Bau der Gattung *Drimys*.

#### Angiosperme.

Mit diesen kommen wir unserer heutiger Zeit näher und nun werden die Bestimmungen äusserst unsicher. Fast alle Bestimmungen, die sich allein auf Blätter begründen, dürfte man am besten ablehnen. Es sei nur an den Unfug erinnert, welcher mit *Acer* getrieben wird, einer Gattung, die nach den Ergebnissen der Sero-Diagnostik weit abgeleitet und sicher jungen Datums ist.

Sicher stehen dürften in der unteren Kreide die Angaben über: *Magnolia*, *Nymphaea*, *Menispermaceae*, *Lauraceae*, *Anonaceae*, *Alismataceae*. Angiospermen-Hölzer finden sich in der unteren Kreide.

In der mittleren Kreide dürften nach dem serologischen Stammbaum richtig angegeben sein: *Butomaceae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Aristolochiaceae*, *Nyctaginaceae*, *Platanaceae*.

In der oberen Kreide übereinstimmend mit dem sero-diagnostischen Stammbaum: *Sparganiaceae*, *Pandanus*, *Potamogeton*, Palmenhölzer, *Juncaginaceae*, *Gramineae* (Rhizome und Blattreste?), *Liliaceae*, *Zingiberaceae*, d.h. fast der ganze Monokotylen-Ast, ferner *Ranunculus*, *Malva*, *Tilia*, *Sterculiaceae*, *Euphorbia*, *Hamamelis*, *Melastomaceae*, *Theaceae* *Amentaceae* *Juglandaceae* *Ficus*, *Moraceae*, *Myrtaceae*.

Die Angaben für *Myrica*, *Casuarina*, *Salix*, *Ilex*, *Celastraceae* sind wohl sicher (nach dem serologischen Stammbaum) falsch, auch nur auf Blätter begründet.

Man kann nach alledem vielleicht sagen: In der unteren Kreide geht in Entwicklung etwa der Lauraceen-Ast, die Anfänge der Monokotylen, die Menispermaceen. In der mittleren Kreide geht die Entwicklung weiter im Monokotylenast bis zu *Du-*

*tomus* und *Potamogeton* im Monokotylen-Ast. Der *Rosales*-Ast wurde bis zu den *Rosaceae* gebildet. Als neuer Ast haben sich die Centrospermen abgegliedert.

In der oberen Kreide werden die Monokotylen fast fertig, der Centrospermen-Ast hat sich bis zu den Amentales zu Ende entwickelt. Die *Rosales* erreichen in ihrer Entwicklung die *Myrtaceae*. Der Columniferen-Ast ist bis zu den Euphorbiaceen gekommen. **A l l e s a n d e r e w ä r e d a n n t e r t i ä r .**

Vergleicht man, wie dies im Vorhergehenden geschehen ist, die Angaben der Lehrbücher (ich habe mich in allererster Linie am die von GOTHAN neu herausgegebene zweite Auflage des POTONIESchen Lehrbuches gehalten) mit den Ergebnissen der Serologie, so wird man gute, stellenweise geradezu überraschende Übereinstimmungen beider Forschungswege feststellen.

Es möge nun noch mir gestattet sein, einige an den serologischen Stammbaum anknüpfende Gedanken an den Schluss meiner Abhandlung zu setzen, die vielleicht einiges Interesse bieten.

Betrachten wir an der Hand unseres Stammbaums die heute lebenden Familien, in deren Arten noch eine grosse Variabilität, eine grosse Bastardierbarkeit und systematische Unsicherheit der Formen herrscht, so haben wir zweierlei Stellungen im Stammbaum hier zu verzeichnen: entweder an der Spitze grosser Äste (z.B. Compositen, Orchideen) oder nahe am Stamme (z.B. Ranunculaceen, Rosaceen). Diese Familien sind, wenn das Bild angewendet werden darf, die Triebspitzen des Baumes, hier findet die Bildung neuer Formen oder Zweige statt. Das kann sich nun in zwei Richtungen auswirken: entweder wird der vorhandene Typus in unendlich vielen kleinen Variationen immer wieder neu hervorgebracht, es bilden sich immer neue kleine Abweichungen, bis sich die Familie gewissermassen erschöpft hat. Solche Familien stehen am Ende eines Stammes oder grossen Zweiges: Cyperaceen, Gramineen, Orchideen, Bromeliaceen, Caryophyllaceen, Oenotheraceen, Cacteen, Cruciferen sind hierfür Beispiele, die aus der Figur des sero-diagnostischen Stammbaums genommen sind. - Oder aber die einzelnen Glieder sind sich weitgehend unähnlich und wenig spezialisiert; die Familie sucht gewissermassen noch ihren Typus. Solche Familien liegen im sero-diagnostischen Stammbaum meist am Grund der Äste oder am Stamme selbst. Sie sind die Bildungsherde neuer Familien, neuer Systemauszweigungen: Rosaceen, Compositen, Euphorbiaceen, Scrophulariaceen.

Während scheinbar die Variabilität eine wechselnde Combination und Neu-Verteilung der Träger der Vererbungsmasse darstellt, könnte man im letzteren Falle an ein Schaffen neuer chemischer Eiweisskörper denken. Von solchen Centren ging und geht die Entwicklung des Pflanzenreichs weiter. Wir haben hier die Punkte der grossen Umwälzungen. Man kann das am serologischen Stammbaum ganz gut verfolgen: die Familienreihen auf den Ästen sind sich untereinander öfters ähnlicher als die auf den Haupt-Linien. Hier bezeichnet der Abgang eines Astes immer einen Wendepunkt. Man möchte schier glauben, dass das irgendwie mit dem Formationswechsel zusammenhängen könnte. Wir wollen uns einmal kurz einige solcher alter, nun ausgearbeiteter Zentren betrachten: *Riccia* (Devon, Beginn der Landbildungen). - *Psilotum* (Ober-Devon, vulkanische Tätigkeit, Gebirgsbildung). - *Selaginella* (Ober-Karbon, trockenes Klima). - *Voltzia* (Rhät, feuchtes Klima, Meeresstransgressionen). - *Magnoliaceae* (Unter-Kreide, Landbildung). - *Ranunculus*, *Berberis* (Mittel-Kreide). - *Reseda* (Ober-Kreide). - *Euphorbia*, *Cucurbita* (Tertiär).

Auch nach einer anderen Hinsicht ist das serologische System interessant. Die Herde der Fortentwicklung sind, wie schon angeführt, immer die kleinen, krautigen Gewächse, nicht die grossen Riesen und die einseitig spezialisierten Formkreise. Am Ende einer aussterbenden Reihe stehen grosse Gewächse (*Calamariac*, *Lepidodendrac.*, *Cordaitac.*, *Ginkgo*, *Araucaria*, *Amentales*). Die einseitigen Spezialisten stehen niemals am Hauptstamm oder an den Strängen der Äste, sondern immer seitlich resp. an den Enden; sie sind meist keine Bildungsherde. Beispiele: Insektivoren (*Sarraceniaceen*, *Lentibulariaceen*); extrem Mykotrophe (*Orchideen*, *Polygalaceen*, *Ericaceen*, *Ophioglossaceen*); Bakteriotrophe (*Leguminosen*); grosse Bäume (*Amentales*, *Palmen*), in's Wasser zurückgehende Pflanzen (*Nymphaeaceen*, *Potamogetonaceen*, *Butomaceen*, *Sphagnaceen*); Parasiten (*Orobancheen*, *Loranthaceen*,

Balanophoraceen); Bewohner extrem trockener Standorte (Ephedra, Cacteen, Casuarinaceen); Epiphyten (Bromeliaceen, Orchideen); Pflanzen eigenartiger Bauart (Diatomeen, Characeen, Equiseten, Aristolochiaceen); Schlingpflanzen (Convolvulaceen, Bignoniaceen).

So wird durch den serologischen Stammbaum die These bewiesen, dass einseitige Spezialisierung eines der Prinzipien ist, welche die Anpassungsfähigkeit vernichten und somit zum Aussterben von Familien führen.

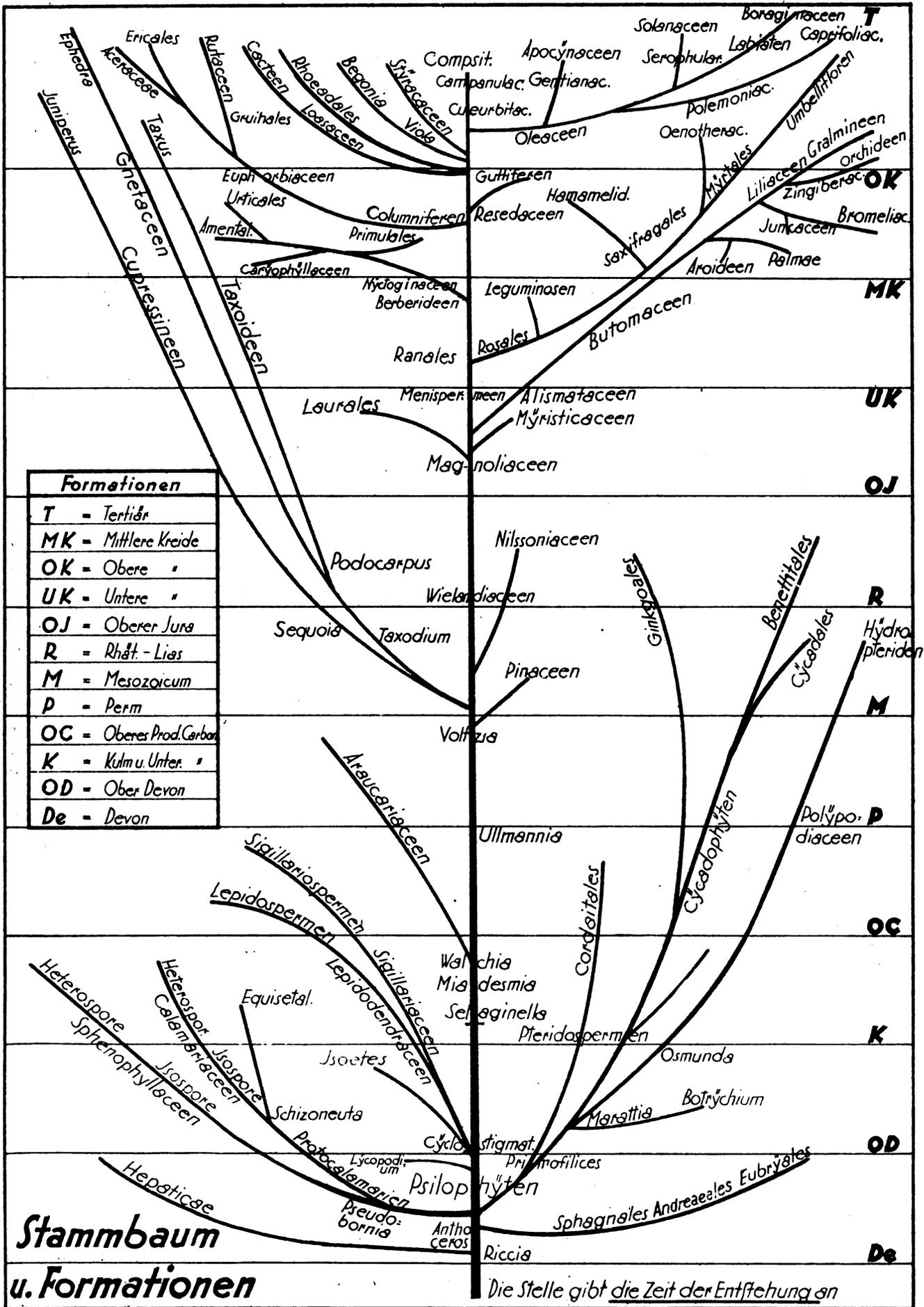
Eine des Öfteren schon gewürdigte Tatsache möge ferner hier zum Schluss, gleichfalls als aus dem serologischen Stammbaum ablesbar, angeführt werden: das ist das konvergente Auftreten von wichtigen Änderungen in der Fortpflanzung oder in wichtigen Bautypen.

Die Sexualität wurde im organischen Reich, und zwar gemeinsam für Pflanzen und Tiere, einmal erworben, nämlich etwas oberhalb der Basis der Chlorophyceen; der Generationswechsel dagegen öfters (Rhodophyceen, Phaeophyceen, Ascomyceten, Ricciaceen). - Die Bedeckung des Eies tritt konvergent dreimal auf: Coleochaetaceen, Ricciaceen, Characeen. - Das Trichogyn wurde zweimal erworben: Rhodophyceen, Ascomyceten. - Siebelemente zur Eiweiss-Leitung entstehen konvergent bei den Phaeophyceen, Moosen, Gefässkryptogamen. - Heterosporie erscheint konvergent als Merkmal der Anpassung an's Landleben bei den Sphenophyllales, Calamariales, Cyclostigmataceen, Cordaiten, Pteridospermen, Hydropterides. - Befruchtung des Prothalliums auf der Mutterpflanze: Lepidospermen (Sigillariospermen), Miadesmien, Cordaiten, Pteridospermen. - Blütenbildung wurde konvergent erworben bei den Gnetales, Wielandiellaceen, Bennettitaceen. - Sekundäres Dickenwachstum erscheint unabhängig bei Calamariaceen, Cyclostigmataceen, Walchien, Cordaiten, Pteridospermen. - Beerenfrüchte bei Cycas, Podocarpeen und Taxaceen, Lauraceen, Phyllocladaceen, Ramunculaceen, Myristicaceen, Araceen, Liliaceen, auch bei Ginkgo. Zeitlich fällt diese letzte grosse Erwerbung eines morphologischen Merkmals bei allen damit ausgestatteten Gruppen ungefähr mit dem Erscheinen der Vögel in der Kreide zusammen. - Befruchtung durch Insekten wurde bei den Magnoliaceen erworben; ebenfalls in die neueste Zeit fällt die epizoische Verbreitung durch die neu auftretenden Pelztiere; auch die Verbreitung der Samen durch Ameisen (Liliaceen, Euphorbiaceen, Papaveraceen, Violaceen) ist eine neue Erfindung. - So könnten noch manche andere Konvergenzen aus dem serologischen Stammbaum abgelesen werden, doch soll dies späteren Bearbeitern überlassen bleiben.

Kurz zusammenfassend kann man sagen, dass die Geschichte der Pflanzenwelt, welche die Paläobotanik uns gibt, in sehr bemerkenswerter Weise mit dem serologischen Pflanzensystem in Einklang steht. Man kann wohl sagen, dass beide Forschungsrichtungen sich zu einem hervorragend vollkommenen Bild ergänzen. Das serologische System verbreitet Klarheit über Vieles, was uns bisher rätselhaft war, und gibt uns gute Ausblicke zu weiteren Forschungen in der Geschichte unserer Pflanzenwelt.

#### LITERATUR.

- (1) MEZ in *Abderhalden, Handbuch*, p. 1062-1063. - (2) MISCHKE, *Revision der sero-diagnostischen Untersuchungen über die Gymnospermen*, in *Mez, Archiv*, ined. - (3) STEINECKE, *der Stammbaum der Algen*, insbesondere nach sero-diagnostischen Untersuchungen, in *Mez, Archiv*, ined. - (4) ROTHPLETZ in *Zeitschr. D. geolog. Ges.* XXIII (1896). - (5) O. MÜLLER in *Ber. D. bot. Ges.* 1911, p. 665. - (6) KIDSTON und LANG in *Trans. Roy. Soc. Edinb.* LI (1917) 3 und LII (1920) 3. - (7) GUTTMANN in *Mez, Archiv* VI (1924) p. 478-479. - (8) KIRSTEIN in *Mez, Archiv* II (1922) p. 77. - (9) GUTTMANN, l.c. p. 447 - 450. - (10) GOTHAN in *Potonié, Lehrbuch der Paläobotanik*, 2. ed., Berlin 1921; daselbst weitere Literatur. - (11) MEZ und GOHLKE in *Cohn's Beitr.* XII (1914) p. 177. - (12) GOEBEL, *Organographie II, Archegoniaten*, Jena 1915 - 1918. - (13) KIRSTEIN in *Mez, Archiv* l.c. p. 78. - Ferner wurden benützt: LOTSY, *Botanische Stammesgeschichte*. - MENZEL, *Fossile Angiospermen*, in *Gothan, Paläobotanik*.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: [Der serologische Stammbaum des Pflanzenreiches und die Phytopalaeontologie 47-48](#)