

Die diaplektischen Leitbündel der Lycopodien im Lichte der vergleichenden Anatomie und der Paläobotanik nebst einem Ausblick auf die übrigen Pteridophyten.

Von

Fritz Jürgen Meyer.

Mit Tafel X—XIII.

Inhaltsübersicht.

I. Vergleichende Anatomie der Leitbündel der rezenten Lycopodien	318
II. Die vorliegenden Untersuchungen an Keimpflanzen der Lycopodien	324
III. Die Keimpflanzen der Selaginellen	325
IV. Die Psilophyten des Old Red von Rhynie	326
V. Die systematische Stellung der Psilophyten und die Phylogenie ihrer Leitbündeltypen	332
VI. Die Phylogenie der Leitbündeltypen der Lycopodien	334
VII. Ausblick auf eine mögliche Phylogenie der Leitbündel anderer Pteridophyten	335
VIII. Leitbündelphylogenie und Pflanzenstammbäume	337
Nachschrift	342
Literaturverzeichnis	343
Tafel-Erklärungen	344

Infolge der mannigfachen Ausgestaltung der Leitbündel innerhalb der Gattung *Lycopodium* sind über die Phylogenie dieser Leitbündel die verschiedenartigsten Theorien aufgestellt und entweder offen ausgesprochen oder wenigstens in der Nomenklatur zum Ausdruck gebracht worden. Während BARY rein deskriptiv von radialen Leitbündeln spricht, denken z. B. VAN NIEGHEM und STRASBURGER an eine Verschmelzung von konzentrischen Leitbündeln des *Selaginella*-Typus, ROTHERT glaubt gleichfalls an eine Verschmelzung von »Leitsträngen«, und WARMING sieht in den *Lycopodium*-Leitbündeln eine Weiterbildung des hadrozentrischen Leitbündels. (Näheres hierüber sowie Literatur siehe bei FR. J. MEYER, 1924). Fast alle diese früheren Untersuchungen beschränkten sich nun auf die Betrachtung von Einzelquerschnitten. Der wahre histologische Charakter der *Lycopodium*-Leitbündel läßt sich aber überhaupt nicht allein aus solchen Einzelquerschnitten er

kennen, wie es die genannten Autoren versuchten, sondern erhellt erst durch das Studium von Schnittserien, die einen Einblick in die räumlichen Verhältnisse gewähren. Auf Grund derartiger Untersuchungen kam Verf. zu dem Ergebnis (1924, S. 406), daß die *Lycopodium*-Leitbündel einen Typus eigener Art repräsentieren, und belegte sie mit Rücksicht auf die räumliche Struktur mit dem Namen diaplektische oder durchwoben Leitbündel.

Weitere Untersuchungen der gleichen Art (FR. J. MEYER, 1925, I) haben bestätigt, daß die zunächst an *Lycopodium phlegmaria* gefundenen Verhältnisse, insbesondere auch die dem typischen radialen Leitbündel (Wurzel der Angiospermen, Gymnospermen, Filicales und Equiseten; FR. J. MEYER, 1925, II) gegenüber festgestellten Unterschiede auch bei anderen *Lycopodium*-Spezies vorliegen. Es scheint daher jetzt angebracht zu sein, die Leitbündel der Lycopodien mit Rücksicht auf diese neuen Ergebnisse und unter Hinzuziehung der gesamten älteren Literatur zunächst einmal vergleichend-anatomisch zu betrachten; sodann ist es aber auch möglich, die phylogenetischen Spekulationen auf Grund der neuen Auffassung von der Histologie der *Lycopodium*-Leitbündel, sowie durch Vergleich mit den inzwischen entdeckten strukturbietenden Psilophyten des Old Red Schottlands nachzuprüfen.

I. Vergleichende Anatomie der Leitbündel der rezenten Lycopodien.

Wie die Untersuchung von Schnittserien (FR. J. MEYER, 1924, 1925, I) ergeben hat, zeichnen sich die Leitbündel der Lycopodien dadurch aus, daß sich die Anordnung der verschiedenen Elemente in ihrem Verlauf dauernd ändert¹⁾.

Für das einzelne Querschnittsbild ist — im Gegensatz zu dem radialen Leitbündel — die unregelmäßig zerstreute Lage der Siebstränge in den meisten Formen dieser Leitbündel charakteristisch. Und dazu kommen noch drei weitere (nur aus Schnittserien erkennbare) Abweichungen vom radialen Typus, nämlich:

1. wechselt die Zahl der Erstlingsstränge infolge von Gabelungen oder Verschmelzungen innerhalb kurzer Strecken, zuweilen sogar beträchtlich,

2. bestehen zwischen den Tracheensträngen Strangverbindungen der verschiedensten Art und in solch großer Menge, wie sie für Wurzeleitbündel wenigstens bislang nicht bekannt sind, und

3. kommen auch zwischen den Siebsträngen — durchaus im Gegensatz zum normalen radialen Leitbündel — Strangverbindungen vor.

1) Ähnliche Beobachtungen wurden schon früher von HEGELMAIER 1872 und JONES 1905 gemacht, jedoch ohne daß die Serien einen Anspruch auf Vollständigkeit hätten machen können und aus ihnen ein klares räumliches Bild zu gewinnen gewesen wäre. Auch die von HILL 1914 hergestellten Tonmodelle reichten wegen ihrer Undurchsichtigkeit und ihrer Beschränkung auf die Tracheenteile nicht aus.

Im übrigen kann die Ausgestaltung der Leitbündel bei den einzelnen Spezies und in verschiedenen Organen mannigfach variieren. Abgesehen von einer größeren Anzahl von primitiven oder reduzierten oder stark spezialisierten Formen können wir drei Haupttypen unterscheiden, einen radialen, einen Parallelband-Typus und einen Typus mit unregelmäßiger Anordnung.

Am einfachsten tritt der radiale Typus bei *L. selago* auf (FR. J. MEYER, 1925, 4). Der Tracheenteil zeigt hier gewöhnlich sternförmigen Umriß mit 4 bis 6, seltener 3 oder 7 nach der Peripherie hin stark verbreiterten Strahlen, deren äußerste Elemente die Erstlingsstracheiden sind. Die Siebstränge liegen dann zwischen je zweien dieser Strahlen. Je größer die Zahl der Erstlingsstränge ist, um so häufiger treten aber im Verlauf des Leitbündels Änderungen in dieser Anordnung ein: erstens weichen die Tracheiden in der Mitte des Leitbündels oft so weit auseinander, daß die Siebstränge miteinander in seitliche Verbindung treten können, und zweitens vereinigen sich die peripheren Teile des Tracheidensystems oft teilweise, so daß ein Siebstrang auf längere Strecke hin rings von Tracheiden umschlossen ist (Abb. 4).

Die gleiche Struktur liegt, wie nach den Beschreibungen und Abbildungen anderer Autoren zu schließen ist, offenbar auch vor bei *L. tetragonum* (JONES 1905, 23) sowie bei einigen anderen Spezies wenigstens in bestimmten Teilen der Pflanze, nämlich in jungen Exemplaren von *L. Holstii* (HILL 1914, 77, 78, Fig. 22), *L. serratum* (LINSBAUER 1898, 4010; JONES 1905, 23, 27 ff.) und *L. volubile* (HOLLOWAY 1909, 363, 364), in dünnen Zweigen von *L. laterale* bei sechszeiliger Blattstellung triarch in regelmäßiger Beziehung zu den Blättern (HOLLOWAY 1909, 362), von *L. inunlatum* (JONES 1905, 22) und von *L. obscurum* (ebenda, 21) und schließlich im Strobilus von *L. varium* (Abb. 2), (HILL 1914, 72, Fig. 15).

In etwas komplizierterer Form tritt sodann der radiale Typus bei einigen Spezies auf, deren Tracheenteil sich bei größerer Anzahl von Erstlingssträngen häufig spaltet und wieder vereint, so daß der durchwobene Charakter des Leitbündels deutlicher zutage tritt. Hierher gehören zunächst nach JONES (1905, 23) *L. reflexum* und *L. serratum*, und nach HILL (1914, 55 ff., Fig. 3, 10, 11, 18, 27) die Leitbündel im Strobilus von *L. carinatum*, *L. varium*, *L. Billardieri* und *L. verticillatum*, teils mit streng geschiedenen Tracheenteilen (Abb. 8).

Nimmt das Leitbündel weiter an Größe zu und wächst überdies die Zahl der Protoxyleme und Protophloeme, so geht das Leitbündel in den vom Verf. für *L. phlegmaria* bereits früher beschriebenen Typus (FR. J. MEYER 1924) über. Das Metaxylem setzt sich hier zumeist an alle Protoxyleme in Form von kurz radial orientierten Bändern an und bildet im übrigen in der Mitte des Leitbündels mehr oder weniger große, unregelmäßig gelagerte Stränge, die miteinander und mit den peripheren mehr oder weniger stark anastomosieren, so daß ein Raumnetz aus Tracheiden entsteht. Die Sieb-

stränge durchziehen dieses Netz und stehen in gleicher Weise untereinander in Zusammenhang. Dieser Typus zeigt das Durchweben von Tracheiden- und Siebsträngen in der am vollkommensten ausgebildeten Form.

Nach den Untersuchungen des Verf. (1925, I) gehört hierher auch die vegetative Achse von *L. dichotomum* (Abb. 44).

Ferner ist *L. squarrosum* ohne Zweifel zu diesem Typus zu stellen: JONES (1905, Taf. V, Fig. 37 bis 44) bildet acht sukzessive Querschnitte aus dem Stamm von *L. squarrosum* ab (Abb. 45), deren erster und letzter einen Abstand von 2,5 cm besaßen. Die Schnitte sind zwar infolge ihrer im Verhältnis zur Serienlänge geringen Zahl so stark voneinander verschieden, daß eine vollwertige Diskussion der Serie nicht möglich ist; aber immerhin lassen sich aus ihnen und der beigegebenen Beschreibung einige Schlüsse ziehen: die Zahl der Protoxyleme bleibt ziemlich konstant, meist 16, außer in einem Schnitt, wo sie auf 17 steigt; aber die Protoxyleme wechseln dauernd ihre Stellung. Ein isolierter Phloemstrang (p_1), der in vier Schnitten sichtbar ist, bleibt für mehr als 4 cm isoliert, vereinigt sich dann mit einem näher an der Peripherie liegenden Strange, wird aber später wieder isoliert. Der Phloemstrang (p_2) bleibt, obgleich er nicht isoliert ist, ziemlich fixiert in seiner Lage und deutlich umgrenzt durch eine Länge von 6 mm. Der hufeisenförmige Xylemstrang x_1 , isoliert in Schnitt 3 und 4, kann in vier Schnitten unterschieden werden auf einem Zwischenraum von 4 cm. Der Xylemstrang x_2 bleibt auf einer ähnlichen Strecke getrennt. Es ist auch interessant zu beobachten, wie die Richtung der Phloemmassen wechselt: in Schnitt 4 ist das Phloem im Zusammenhang in einer Linie, die einen kleinen Winkel mit der Horizontalen bildet, aber diese Richtung tritt später nicht wieder auf; einen ähnlichen Zustand des Zusammenhanges zeigt das Phloem in Schnitt 8, wo es die Gestalt einer γ annimmt. Weitere Schlüsse über die räumlichen Verhältnisse dieses Leitbündels sind jedoch aus dieser Serie wegen der Lückenhaftigkeit und des Mangels an Bezeichnungen in den Abbildungen von JONES nicht zu ziehen. JONES gibt nur noch an (a. a. O., 28), daß die Stränge selten vertikal verlaufen und die verschiedenen Teile abwechselnd sich vereinigen und trennen. Immerhin läßt sich die Zugehörigkeit des *L. squarrosum* zum Phlegmaria-Typus erkennen.

Ähnlichen Bau gibt JONES (1905, 24, 25) außer für *L. phlegmaria*, das auch er untersuchte, noch für *L. Dalhousieanum*, *L. nummularifolium*, *L. linifolium* und *L. strictum* an; und aus den entsprechenden Darstellungen LINSBAUERS (1898) ist zu schließen, daß die von ihm untersuchten Stücke von *L. phlegmaria*, *L. filiforme* und *L. nummularifolium* gleiche Struktur zeigen; ebenso *L. lucidulum* nach TURNER (1924), *L. laterale* in dünnen Zweigen nach HOLLOWAY (1909, Abb. 4) und mit gewissen Abweichungen auch *L. Billardieri*, das nach HILL (1914, 75 ff.) in der Mitte des Leitbündels ein Rohr (im Querschnitt einen Ring) von Metaxylem bildet, das sich stellenweis an die Protoxyleme anlegt, überdies seinerseits aber

auch in seinem seitlichen Zusammenhang unterbrochen ist und in seiner Mitte einen zentralen Phloem- oder Xylemstrang enthält (Abb. 9). Schließlich *L. Holstii* (HILL 1944, 77 ff.) bildet einen gewissen Übergang zum »Parallelband-Typus« in einer Form, wie sie vom Verf. auch in den basalen Teilen kräftiger Sprosse von *L. phlegmaria* gefunden worden sind.

Anhangsweise sind an diesen durch *L. phlegmaria* charakteristisch vertretenen Typus noch zwei Varianten anzugliedern: entweder nimmt die Auflösung des Tracheidennetzes in kleinere (im Querschnitt isoliert erscheinende) Stränge noch mehr zu, so bei *L. pithyoides* (STOCKEY 1907, wo aus den Abb. 44 u. 45 der Tafel VI auch das Vorhandensein von Tracheenstrangverbindungen zu erkennen ist) (Abb. 46) und *L. salakense* (BOODLE 1900, 346), wo die Tracheidenstränge durch ein Netz von Phloem getrennt sind, oder umgekehrt überwiegen die Tracheiden gegenüber den Siebelementen und schließen sich zu einer mehr oder weniger einheitlichen Masse zusammen, in die die Siebstränge dann als »Inseln« eingestreut sind (Abb. 6 u. 7), so bei *L. cernuum* (JONES 1905, 25; HOLLOWAY 1909, Taf. 33, Fig. 2), in dicken Stämmen von *L. dichotomum* (JONES a. a. O.) und zuweilen auch bei *L. squarrosus* (JONES 1905, Abb. 24).

Der dritte Haupttypus, der »Parallelband-Typus«, liegt in charakteristischer Form bei *L. annotinum* vor (FR. J. MEYER 1925, I). Die Tracheiden bilden parallel gelagerte Platten (im Querschnitt Bänder), die in der Mitte des Leitbündels wie auch an der Peripherie miteinander anastomosieren und zuweilen auch in zwei Stränge auseinanderweichen, so daß die beiderseits angrenzenden Siebstränge in Verbindung treten können (Abb. 47).

Ferner gehören offenbar zu diesem Typus noch *L. Chamaecyparissus* (FR. J. MEYER, 1925, I), *L. clavatum*, *L. complanatum*, *L. alpinum*, *L. obscurum*, *L. inundatum*, *L. volubile*, *L. uliginosum* (JONES 1905, 48 bis 23), *L. clavatum forma divaricatum* (LINSBAUER 1898, 4013), *L. scariosum* (Abb. 4) und *L. densum* (Abb. 3) zum mindesten in der Nähe der Verzweigungen (HOLLOWAY 1909, 364, 365, Taf. 34, Abb. 2), in dünnen Zweigen von *L. dichotomum* (JONES 1905, 25) und nach ENGLERT (1925, 324) bei *L. contiguum*, *L. spurium*, *L. Fawcettii*, *L. Jussiaei* und *L. magellanicum*.

Des weiteren werden noch einige andere Typen von Leitbündeln weniger großer Ausdehnung beschrieben für bestimmte Organe einiger Spezies. Zunächst der sogenannte Mondsicheltypus: *L. selago*, *L. serratum* und *L. squarrosus* besitzen nach JONES (1905, 28, 29) im unteren Teil des Stammes Wurzeln, die in der Stammrinde 4 bis 2,3 mm abwärts laufen¹⁾; in diesen Wurzeln bildet, wie Verf. an seinem *L. selago* bestätigen konnte und auch bei *L. phlegmaria* feststellte, der Tracheenteil im allgemeinen eine nach außen offene Rinne von sichelförmigem Querschnitt, die Erstlings-

1) Weitere Angaben über das Vorkommen innerer Wurzeln geben — freilich ohne anatomische Details — bereits BROGNIART und STRASBURGER (1873, 409).

tracheen liegen an den Sichelspitzen, der Siebteil in der Bucht. Auch bei *L. pithyoides* liegen die gleichen Verhältnisse vor, und wie die von STOCKETY (1907, Taf. VI, Fig. 14, 15) wiedergegebenen Querschnitte zeigen, entstehen die Mondsichelleitbündel dadurch, daß sich von einem peripheren Siebstrang und den beiden benachbarten Tracheensträngen Teile abspalten und die Tracheen sich dann auf der Innenseite zur Sichel zusammenschließen (Abb. 16). Andererseits wurde derselbe Typus auch an den Spitzen von Sprossen gefunden, so bei *L. volubile* (BOODLE 1900, 316) und im Strobilus von *L. carinatum*, *L. phlegmaria* (Abb. 13) und *L. verticillatum* (HILL 1914, 64, 69, 80), ferner in Keimpflanzen von *L. Billardieri* (HOLLOWAY 1909, 361). In den genannten Spezies löst sich zuweilen, wenn auch selten, der im Querschnitt sichelförmige Tracheenteil in zwei Tracheenplatten auf, die dann beiderseits den Siebteil begleiten (Abb. 10). Und drittens schließt sich zuweilen bei *L. carinatum* und selten bei *L. phlegmaria* (HILL 1914, 66, 68) im Strobilus der Tracheenteil auch auf der Außenseite des Leitbündels zusammen, so daß genau das Bild eines amphivasal-konzentrischen Leitbündels zustande kommt (Abb. 11). Als besondere Anfangsform wird von HOLLOWAY (1909, 362) für jüngste Sprosse von *L. volubile* noch ein Leitbündel beschrieben, das gewissen Angiospermen-Wurzelleitbündeln prinzipiell gleicht: zwei Tracheenteile und zwei Siebteile alternierend peripher ohne zentralen Zusammenhang. Und ähnliche Formen (auch triarch und tetrarch) sind z. B. vom Verf. bei *L. phlegmaria*, von HILL bei *L. varium* usw. gefunden.

Schließlich von besonderem Interesse ist es noch, daß in der Keimpflanze von *L. clavatum*, sowie in den letzten dünnen Zweigenden dieser Spezies auch primitive Leitbündel mit einem einzigen zentralen Tracheenstrang (solid xylem) vorkommen können.

Daß die drei Haupttypen und die zuletzt genannten Formen der Leitbündel trotz ihres im Querschnittsbilde oft so überaus verschiedenen Aussehens doch eng zusammenhängen, geht einerseits aus den mannigfachen Übergangsformen hervor, die hier und da vorgefunden werden, und andererseits daraus, daß sich oft der eine Typus im Verlaufe durch eine Achse in einen anderen umgruppiert. Außer den schon in den vorstehenden Übersichten genannten Beispielen von Spezies, die in ihren verschiedenen Teilen verschiedene Leitbündel aufweisen, seien hier nur noch einige wenige Beispiele angeführt.¹⁾

Bei *L. volubile* sind nach HOLLOWAY (1909, 363, 364) anfangs zwei Tracheenstränge (oder ein Tracheenstrang mit zwei Erstlingsgruppen) und zwei Siebstränge vorhanden, dann drei und vier Erstlingsstränge. Wenn

1) Weitere Fälle der Umgestaltung der Leitbündel im Verlauf durch die Achse wurden von WARDLAW (1924) untersucht und durch instruktive schematische Zeichnungen dargestellt für *L. scariosum* var. *Jussiaei* (S. 515, Fig. 5), *L. squarrosum* (S. 524, Fig. 9) und *L. cernuum* (p. 526, Fig. 15).

das pentarche Stadium erreicht ist, behalten die Gewebplatten keine konstante Anordnung, sondern sie vereinigen sich dauernd miteinander und trennen sich wieder; steigt die Zahl der Erstlingsgruppen weiter, so wird mehr oder weniger Parallelbandstruktur erzielt und zwar bis zum 9-archen Leitbündel vor allem an den Verzweigungsstellen, bei 10- bis 16-archen auch zwischen den Verzweigungen. Im oberen Teile der Sprosse werden nach BOODLE (1900, 316) die Leitbündel nach Größe und Verwicklung reduziert, bis schließlich nur noch zwei Tracheenbänder oder der Mondsicheltypus vorliegt.

L. clavatum (JONES 1905, 48) besitzt im ausgewachsenen Stamm und in großen Zweigen Parallelbandleitbündel, die in den Zweigenden in einfache Leitbündel mit einem einzigen Tracheenstrang übergehen; ebensolche Leitbündel besitzt *L. inundatum* (JONES 1905, 22) in größeren Sprossen, während die Zweige tetrarchen Typus mit zusammenhängendem, an den Enden der Strahlen verbreitertem Tracheenteil aufweisen.

L. dichotomum (JONES 1905, 25) hat in den dicken Stämmen so zahlreiche Tracheenstrangverbindungen, daß die Siebstränge isoliert sind, in weniger dicken Zweigen sind dagegen die Leitbündel nach dem Typus mit unregelmäßiger Verteilung oder mehr oder weniger nach dem Parallelbandtypus gebaut. Ähnlich verhält sich nach den Beobachtungen des Verf. auch *L. phlegmaria*, wobei zu beachten ist, daß in den dünnsten Zweigen und im Strobilus unter weiterer Vereinfachung des Leitbündels kleine unregelmäßig radiale Formen entstehen (Abb. 42).

Die Veränderungen, die auf verschiedener Höhe im Strobilus auftreten, sind überhaupt für die Beurteilung der »Kümmerformen« der Lycopodium-Leitbündel — wenn wir sie so nennen wollen — von Wichtigkeit. Für *L. carinatum* z. B. schildert HILL (1914, 67, 68) folgende Übergänge: zu unterst im Strobilus ist das Leitbündel radial gebaut, d. h. mehrere Tracheenstränge und ebensoviele Siebstränge liegen alternierend ohne zentrale Verbindung in der Peripherie; etwas höher legen sich die Siebstränge zu einem einzigen bandförmigen Strange zusammen und beiderseits verläuft dann ein gleichfalls bandförmiger, aus je zwei Gruppen durch Verschmelzung entstandener Tracheenstrang; in der Mitte des Strobilus schließen sich die beiden Tracheenplatten auf kurzer Strecke beiderseits oder nur auf einer Seite zusammen, so daß der amphivasal-konzentrische oder der Mondsicheltypus erreicht ist (Abb. 40 u. 41), und in noch größerer Höhe werden die gleichen Stadien rückwärts durchlaufen. Ähnliche Umwandlungen liegen auch im Strobilus von *L. verticillatum* vor (HILL 1914, 79).

Alle Typen des Lycopodium-Leitbündels stehen somit nach den vorliegenden Beobachtungen miteinander hier oder dort in ontogenetischem Zusammenhang. Für die Beurteilung der Phylogenie der Leitbündeltypen ist aber von größerer Wichtigkeit als die bisher angegebenen ontogenetischen Übergänge der Bau der Keimlingspflanzen, da sich hier zeigt, wie sich im

Individuum der rezenten Form die komplizierten Typen aus den einfacheren ontogenetisch entwickeln. Wenn wir auch das biogenetische Grundgesetz für die Pflanzenwelt, insbesondere für die Phylogenie anatomischer Charaktere nicht als Gesetz, sondern nur als eine häufig zutreffende Regel anerkennen dürfen, von der Abweichungen durch die unter natürlichen Verhältnissen vorliegenden äußeren Faktoren, wie auch durch experimentelle Eingriffe mehr oder weniger leicht erzielt werden können, so können aus der Ontogenie gezogene phylogenetische Schlüsse immer doch einige Beachtung beanspruchen, wenn die Paläontologie uns den gleichen Weg der Entwicklung aufdeckt oder andeutet. Aus dieser Erwägung heraus betrachten wir zunächst noch

II. Die vorliegenden Untersuchungen an Keimpflanzen.

Bei den Keimpflanzen der Lycopodien haben wir zu unterscheiden zwischen solchen, die ihre Entwicklung mit einem Protokorm beginnen und abgesehen von den kleinen Blattspuren der Protophylle noch keinerlei Leitbündel enthalten, und denen, die kein Protokorm bilden, sondern schon im ersten Jugendstadium einen normalen beblätterten Sproß mit Leitbündel hervorbringen. Ferner kann im zweiten Falle die Entwicklung von einer Eizelle ausgehen oder von einer Brutknospe, was jedoch in anatomischer Beziehung keine wesentlichen Unterschiede veranlaßt, sondern nur quantitativ zur Geltung kommt infolge des rascheren Erstarkens der Brutknospenkeimlinge.

A. Spezies ohne Protokorm.

Keimpflanzen von *L. clavatum*, die aus Prothallien gezogen sind, besitzen in ihrem ersten (aufrechten) Sproß nach JONES (1905, 25) ein triarches oder tetrarches Leitbündel, dessen Tracheenteil bis in die Mitte vordringt und die Siebteile voneinander trennt, »exactly similar to the structure which may be found in the roots of Gymnosperms or Dicotyledons«. (Diarche Struktur hält JONES auch nicht für unmöglich, beobachtete sie aber nicht.) Weiter oberhalb im Sproß dehnen sich die Erstlingstracheenstränge peripher weiter aus und fassen hier und da über die Siebstränge außen hinweg, so daß diese umschlossen sind; dann erfolgt der Übergang zur 5-archen und 6-archen Struktur usw. In diesen Stadien tritt auch schon Trennung der Tracheenmasse in der Mitte und Verschmelzung von Siebsträngen ein, genau in der gleichen Weise, wie diese Vorgänge in erwachsenen Pflanzen von *L. selago* gefunden wurden.

Im jungen Sproß von *L. complanatum* fand WIGGLESWORTH (1907, 225 ff.) mehrere periphere Tracheenstränge in starkem Gestaltswechsel, zeitweilig zu einem einzigen Strange vereinigt (isolierte Siebstränge umschließend), dann wieder in zahlreiche kleine Stränge aufgelöst, aber immer mit einer gewissen Tendenz zur Bildung eines zentralen Tracheenstranges. Die Serien

von WIGGLESWORTH sind jedoch trotz der sehr zahlreichen gezeichneten Schnitte nicht ausreichend, um eine überall genaue Vorstellung zu vermitteln.

Die von HOLLOWAY (1909, 361) untersuchten Arten sind weniger genau beschrieben und gezeichnet. Für *L. volubile* gibt HOLLOWAY erstens eine Serie an, die mit einem diarchen Leitbündel (beide Tracheenteile und beide Siebteile voneinander getrennt) beginnt und unter zentraler Verschmelzung der Tracheenstränge in triarche und später tetrarche Form übergeht, zweitens bildet er aus einer jungen Pflanze ein Leitbündel mit einem zentralen Siebteil und zwei seitlichen, bandförmigen Tracheenteilen ab. *L. Billardieri* enthält dagegen eine einfache, kompakte, etwas sichelförmige Tracheengruppe, die eine einzige Gruppe von Erstlingssiebröhren umfaßt; und *L. scariosum* besitzt 3 bis 5 Erstlingstracheengruppen, dazwischen ebensoviele Siebstränge, die aber unter Umständen in der Mitte des Leitbündels teilweise zusammenhängen.

Aus Bulbillen gezogene Keimlinge untersuchte JONES (1905, 27 ff.) von *L. selago* und *L. serratum*. Bei beiden Arten wird die Stammbasis der jungen Pflanze von einem einfachen Leitbündel durchzogen, dessen einziger Tracheenstrang sich ausbreitet und in zwei Teile gabelt, einen bandförmigen Siebteil zwischen sich lassend. Das zentrale Phloem ist so homogen, daß es nicht möglich ist, zu sagen, ob ein oder zwei Siebstränge vorliegen. Durch weitere Aufspaltung eines Tracheenstranges wird dann ein triarches und später ein tetrarches Stadium erreicht; bis hierher sind die Tracheenstränge aber noch getrennt.

B. Spezies mit Protokorm.

In den ersten Entwicklungsstadien von *L. cernuum* und *L. laterale* sind einige Spiraltracheiden und Siebelemente an der Basis jedes Protophylls ausgebildet; sie erstrecken sich abwärts in die Region des Protokorms, wo sie blind endigen. Dementsprechend nimmt das Leitungssystem des jungen Stammes seinen Ursprung aus Blattspuren, die sich locker und unbestimmt in der Mitte des Stammes zusammenlegen; später, wenn sich ein Zentralzylinder entwickelt, legen sich die Blattspuren an dessen Peripherie; vorher aber ist im Querschnitt keine bestimmte Anordnung von Tracheen und Siebelementen zu erkennen.

III. Die Keimpflanzen der Selaginellen.

Die ontogenetische Entwicklung des Selaginella-Leitbündels ist für uns insofern von Interesse, als es sich hier um Vorgänge handelt, welche an Keimpflanzen von *Lycopodium* teils bestimmt nicht vorliegen, teils aber vielleicht nur unbeachtet geblieben sind, in jedem Fall aber als äußerst ursprünglich, d. h. phylogenetisch alt zu werten sind.

BOWER (1908) beschreibt in Anlehnung an HARVEY-GIBSON die ontogenetische Entwicklung des Leitbündels von *Selaginella spinulosa* (Abb. 19): Zu unterst setzt sich das Leitbündel aus einer zentralen Gruppe von Erstlingstracheiden und einem diese umschließenden Metaxylem und einem zu äußerst liegenden Phloem zusammen. Der zuerst im Querschnitt kreisrunde Erstlingstracheidenstrang nimmt weiter oben dreieckige Gestalt an und gabelt sich dann in drei Stränge, welche nach außen auseinander biegender, sich in annähernd gleichen Abständen an die Peripherie des Tracheenteiles legen. Durch weitere Gabelungen der Erstlingstracheidenstränge entsteht dann schließlich das für die *Selaginella* typische Leitbündel mit einem Tracheenteil und vielen peripheren Erstlingssträngen.

IV. Die Psilophyten des Old Red von Rhynie.

Auf Grund der in den vorigen Abschnitten geschilderten anatomischen und ontogenetischen Verhältnisse eine Phylogenie der Leitbündeltypen der Lycopodien aufzubauen, würde ein Unternehmen von zweifelhaftem Werte sein, wenn wir nicht durch glückliche Funde strukturbietenden Materials ältester Gefäßpflanzen in die Lage versetzt wären, unsere phylogenetischen Vermutungen durch paläophytoanatomische Tatsachen zu stützen, nämlich durch unsere Kenntnis der Psilophyten *Hornea*, *Rhynia* und *Asteroxylon*. Da in der deutschen botanischen Literatur diese neuen Formen der Psilophyten noch keine eingehendere Behandlung gefunden haben, so sei es gestattet, ihnen hier zunächst eine ausführliche Darstellung zu widmen, aus der wir erkennen können, welche systematische Stellung diesen Psilophyten zukommt.

KIDSTON und LANG fanden im Old-Red von Rhynie (Aberdeenshire) zunächst (1917, S. 764 ff.) Schichten silifizierten Torfes, der meist ganz aus niedergestreckten Stämmen oder Rhizomen einer zuvor nicht bekannten höheren Pflanze bestand, während nur in wenigen günstigen Fällen oberirdische Sprosse dicht gedrängt aufrecht stehend gefunden wurden. Die Pflanzen wuchsen gesellig und in dem betreffenden Boden, der offenbar periodischen Überschwemmungen ausgesetzt war, fanden sich nach den ersten Angaben der beiden Verfasser (practically) nur die Reste einer Spezies. Spätere Funde (1920, 603 ff.) ergaben jedoch, daß es sich um zwei einander nahestehende Spezies handelte. Nach dem Fundort wurde ihnen der Gattungsname *Rhynia* gegeben, und die Spezies wurden als *Rh. major* und *Rh. Gwynne-Vaughani* unterschieden.

1. *Rhynia*.

Beide *Rhynia*-Spezies stehen morphologisch auf sehr niederer Stufe: sie besitzen weder Wurzeln noch Blätter, sondern sind nur in unterirdische Rhizome und oberirdische Sprosse mit endständigen Sporangien differenziert.

Die verzweigten Rhizome tragen auf der Unterseite zahlreiche Rhizoide. Die Zweige der Rhizome drehen sich allmählich oder plötzlich hoch und nehmen die Eigenschaften von Luftsprossen an. Diese sind gelegentlich dichotom verzweigt und verjüngen sich nach oben zu. Bei *Rh. Gwynne-Vaughani* tragen die oberirdischen Sprosse kleine halbkugelige Vorsprünge, die mehr oder weniger dicht ohne auffällige Regelmäßigkeit angeordnet sind; an einigen von diesen Anschwellungen sitzen Büschel von einzelligen Haaren, in anderen Fällen sind die Vorsprünge zu Adventivsprossen entwickelt, die gewöhnlich nur mit enger Basis anhängen und — wie aus den Funden zahlreicher isolierter derartiger Sprosse hervorgeht — leicht abbrechen, also wohl zur vegetativen Vermehrung dienen. Bei *Rh. major* fehlen die halbkugeligen Vorsprünge, im übrigen unterscheidet sich diese Spezies aber nur durch die Größe von der erstgenannten. Die Sporangien sind weit und länglich-zugespitzt; sie sitzen terminal an den Sprossen bzw. Sproßzweigen, jedoch wurden sie nur im Zusammenhang mit kleinen Sproßenden gefunden, niemals an ganzen Pflanzen. (Die Zugehörigkeit zu *Rhynia* ließ sich aus der Anatomie der Zweigspitzen erkennen.) Sporen wurden in Tetraden und einzeln gefunden.

Rh. Gwynne-Vaughani erreicht bei einem Sproßdurchmesser von 3 bis unter 4 mm eine Höhe von etwa 20 cm; *Rh. major* wird bis 6 mm dick, ihre Größe ist jedoch nicht zu bestimmen gewesen.

Ohne die Frage der Verwandtschaft dabei berühren zu wollen, weisen KIBSTON und LANG darauf hin, daß die *Rhynia* mit ihren wurzellosen Rhizomen und xerophytischen oberirdischen Sprossen die nächste Parallele unter den rezenten Pflanzen in *Psilotum* finden.

Im Gegensatz zu der fast thallosen äußeren Gestalt zeigen die *Rhynia* anatomische Strukturen, die mit denen der fossilen und lebenden Pteridophyten größte Ähnlichkeit besitzen; und diese Strukturen sind in vorzüglicher Weise erhalten.

Die Rhizome sind differenziert in eine Epidermis, deren vier- bis sechseckig-isodiametrische Zellen von schwacher Cuticula überzogen sind und zu langen unseptierten Haaren auswachsen können. (Spaltöffnungen sind hier nicht beobachtet.) Auf die Epidermis folgt eine schmale Zone der äußeren Rinde, eine breite Innenrinde, dann das Phloem und in der Mitte ein dünner Strang von Tracheiden. Die Gewebe sind konzentrisch geschichtet. Der Zellinhalt ist verschwunden oder unkenntlich; jedoch ist sicher keine Mykorrhiza vorhanden, obwohl saprophytische Pilze in dem Torf gefunden wurden.

Auch die oberirdischen Sprosse zeigen eine gleiche Differenzierung: Die deutlich ausgebildete Epidermis weist eine dicke Außenwand und Kutikula auf, die nächsten 2 bis 3 Schichten aus hellen Zellen bilden eine schmale Außenrinde oder Hypoderma, die Innenrinde dagegen ist breit und besteht aus engeren runden Zellen mit Interzellularen, das Phloem setzt sich aus noch engeren dünnwandigen Zellen zusammen, und die Mitte nimmt ein

solider Xylemstrang ein, in dem bei *Rh. major* stets und bei *Rh. Gwynne-Vaughani* wenigstens in dickeren Sprossen innen enge und außen weitere Tracheiden zu unterscheiden sind. Spaltöffnungen sind schon in der Übergangszone zwischen Rhizom und oberirdischem Sproß vorhanden, aber oben reichlicher; sie sind nicht eingesenkt und zeigen keine Besonderheiten im Bau der Schließzellen, aber ihre zerstreute Lage und die Dicke der Kutikula deuten auf Xerophilie. Aus der Gestalt der Zellen der Außen- und Innenrinde schließen die beiden Autoren, daß die erstere wahrscheinlich ein Hypodermis, die zweite ein Assimilationsgewebe sei.

Über den Zentralzylinder (Stele der englischen Autoren), der uns hier besonders interessiert, ist noch zu bemerken, daß sich durch die ganze Pflanze hindurch ein zentraler Tracheidenstrang erstreckt, der rings von einer Phloemzone umgeben ist. Eine Abgrenzung gegen die Innenrinde durch eine Endodermis oder ein Perizykel fehlt. Die Größe des Zentralzylinders weist einen beträchtlichen Spielraum auf, teils in Beziehung zur Region an der Pflanze, teils zur individuellen Stammdicke; in dicken Stämmen sind die Tracheiden sehr zahlreich, in den dünnsten sind nur einzelne oder auch gar keine vorhanden. Der Tracheenstrang ist jedoch immer solid, enthält also keine parenchymatischen Elemente. Die Verdickungen der Tracheiden sind ringförmig, und zwar sind die Ringe verhältnismäßig breit; nur gelegentlich konvergieren zwei zu einem Y- oder V-förmigen Ende, jedoch sind weder ausgesprochen spiralige, noch treppenförmige Verdickungen gefunden worden. — Die Zellen des Phloems sind langgestreckt, dünnwandig, vier- bis sechsseitig und dicht aneinandergesetzt; eine Differenzierung in verschiedenartige Elemente, sowie die Ausbildung von Siebplatten wurde nicht beobachtet, aber nach Lage, Helligkeit und Form der Zellen ist die Bezeichnung als echtes Phloem gerechtfertigt.

Sproßvegetationspunkte wurden wenigstens bei *Rh. Gwynne-Vaughani* gut erhalten vorgefunden. Sie bestehen aus kleinen Zellen mit dichtem Inhalt; der Protoplast ist schwach kontrahiert. In einiger Entfernung von der Spitze sind die Zellen gestreckt, an der Spitze selbst isodiametrisch; außen sind perikline Teilungen zu erkennen. Ob eine Scheitelzelle vorhanden ist, ist nicht sicher zu entscheiden, aber unwahrscheinlich. Die Kutikula überzieht auch den Vegetationspunkt.

Die halbkugeligen Vorsprünge an den Sprossen von *Rh. Gwynne-Vaughani* werden oberflächlich von isodiametrischen interzellularräumfreien Zellen bedeckt, die dünnwandiger als Epidermiszellen sind und der Verdickung der Außenwand und der Kutikula entbehren. Die inneren Zellen sind von innen nach außen etwas gestreckt (Streckungsverhältnis bis 1:2). Die Entstehung der Vorsprünge ist perikliner Teilung der Zellen der Epidermis und der Außenrinde zuzuschreiben. — Die oberflächlichen Zellen wachsen gelegentlich auch zu Rhizoiden aus.

Einige von diesen kleinen Vorsprüngen bringen Adventivzweige hervor. Deren Gewebe stehen an der Basis mit der Epidermis und der Außenrinde des relativen Hauptsprosses in Zusammenhang; der Zentralzylinder des Zweiges schließt sich aber nicht an den des Hauptsprosses an: Schnitte, die Haupt- und Adventivsprosse gleichzeitig längs treffen, zeigen kein kontinuierliches Xylem. Da die Adventivsprosse leicht abbrechen und wahrscheinlich der vegetativen Vermehrung dienen, so ist ein Anschluß der Leitungsbahnen ja auch überflüssig. Auch Adventivsprosse ohne Zentralzylinder sind angetroffen worden.

Bei dichotomer Verzweigung des Sprosses dagegen gabelt sich auch der Zentralzylinder.

Die Sporangien werden bei *Rh. major* über 12 mm lang und über 4 mm breit, bei der kleineren Spezies 3 mm lang und 4—4,5 mm breit; die Wanddicke beträgt 0,3—0,4 bzw. 0,2 mm. Die Wandung ist mehrschichtig: die Epidermis besteht aus kleinen dickwandigen Zellen, die in der Aufsicht rechteckig sind und von einer gut ausgebildeten Kutikula bedeckt sind. Zu innerst liegt eine Tapetenschicht aus rundlichen dünnwandigen, verschieden großen Zellen; sie ist meist einschichtig mit ziemlich unregelmäßiger Oberfläche gegen die Sporangienhöhlung, stellenweis auch zweischichtig. Das dazwischenliegende Gewebe ist zarter und oft schlecht erhalten; es besteht aus einer beträchtlichen Anzahl von Schichten kleiner dünnwandiger Zellen. Im Längsschnitt ist zu erkennen, daß die Tapetenzellen länger als breit sind, die Epidermiszellen quadratisch. Dehizenslinien wurden nicht entdeckt, vielmehr schienen die dickwandigen Epidermiszellen rings um das Sporangium gleichartig zu sein.

Von *Rh. Gwynne-Vaughani* wurden auch zwei Sporangien gefunden, in denen weder Epidermis noch Tapetenschicht charakteristisch entwickelt waren; es liegt hier also neben dem spezialisierten auch noch ein einfacher Typus vor.

Die Sporen der beiden Spezies sind 65 μ bzw. 40 μ im Durchschnitt groß. Jede Spore weist eine konvexe Außenwand und drei flache »Innenseiten« auf. Die im Torf zerstreuten Sporen gleichen denen im Sporangium, sind aber schwach vergrößert. Nur die kutikularisierte Wand ist erhalten. Keimungsstadien und Gametophyten sind nicht gefunden.

2. *Hornea*.

In den gleichen Schichten wie *Rhynia* kommt noch eine weitere höhere Pflanze in beträchtlichen Mengen (rein oder in gemischten Beständen) vor, die im Bau im allgemeinen mit *Rhynia* übereinstimmt, sich aber von ihr unterscheidet durch eine Kolumella von sterilem Gewebe in dem sich kuppelförmig wölbenden Sporensack. KIDSTON und LANG benannten diese Pflanze *Hornea Lignieri*.

Diese *H. Lignieri* ist gleichfalls wurzel- und blattlos; sie differenziert sich in Rhizome, dichotom verzweigte zylindrische Stämme und terminale Sporangien. Die Rhizome sind klumpig-knollig, wahrscheinlich unterirdisch, aber nur teilweise im Boden eingebettet; die sich von ihnen aus erhebenden Stämme tragen keine Anhängsel, weder Vorsprünge noch Adventivzweige, dagegen wiederholt sich in den oberen Teilen die Dichotomie wahrscheinlich häufig unter gleichzeitiger Abnahme der Zweigdicke. Die oberirdischen Sprosse besitzen einen Durchmesser von mehr als 2 mm bis weniger als 4 mm. Die Sporangien sind von verschiedenem Durchmesser und entsprechend verschiedener Größe. Oft findet auch beim Übergang von der Achse zum Sporangium Dichotomie statt, so daß die Verzweigung in der Konstruktion des Sporangiums erkennbar ist.

Anatomisch ist *Hornea* auch schon stark differenziert, wenn auch nicht in gleichem Maße wie *Rhynia*: Das Rhizom besitzt zwar noch keinen Leitstrang, sondern der Zentralzylinder der oberirdischen Sprosse endet unten blind im Parenchym des Rhizomes. Somit ähnelt es dem »Protokorm« junger Pflanzen einiger *Lycopodium*-Spezies. Die Parenchymzellen sind dünnwandig und lassen nur enge Interzellularen zwischen sich; an der Peripherie sind die Zellen kleiner und in Reihen geordnet senkrecht zur Oberfläche. Die äußersten Zellen bilden eine ziemlich gut entwickelte Epidermis, die auf der Unterseite lange, aber unseptierte und auch nicht von den Epidermiszellen abgegrenzte Rhizoide trägt.

Der Stamm hat im allgemeinen Ähnlichkeit mit dem von *Rhynia*; er ist zwar nicht so gut erhalten. Die Epidermis besitzt eine gut entwickelte Kutikula, die Außenwand ist etwas verdickt, sonst aber zeigen die Zellen keine Unterschiede gegenüber den tiefer liegenden; Spaltöffnungen wurden nicht beobachtet, ihr Vorhandensein ist also unsicher. Außen- und Innenrinde sind nicht scharf zu unterscheiden, nur Größenabnahme nach innen zu ist festzustellen. Das Phloem besteht aus dünnwandigen Zellen, die länger und enger als die der Rinde sind; Interzellularen sind im unteren Teile des Zentralzylinders, nahe dem Rhizom, weniger charakteristisch entwickelt. Das Xylem ist ein zentraler solider Strang von Tracheiden; sein Durchmesser ist beträchtlich, entsprechend der Dicke des Stammes. Die inneren Tracheiden sind enger als die äußeren; die Verdickungen sind enge Bänder von unregelmäßig ringförmiger oder spiraliger Struktur. Am unteren Ende des Zentralzylinders verschwindet das Phloem, die Tracheen werden kürzer und weiter und gehen in ein braunzelliges Gewebe über.

Das Sporangium, das Ähnlichkeit mit dem der Bryophyten hat, entsteht durch Umwandlung der Sproßspitze und ist oft je nach dem Grade von deren Teilung mehr oder weniger gegabelt. An der Spitze ist es abgeflacht und verbreitert. Die Wandung ist etwa 0,25 mm dick; sie besteht aus einer dickwandigen Epidermis mit Kutikula, einer dünnwandigen Schicht und einer persistenten Tapetenschicht; eine Dehisenzlinie fehlt. In der Mitte des

Sporangiums erhebt sich eine Kolumella aus kleinen, gestreckten, dünnwandigen Zellen. Die Sporen, die oft in Tetraden gefunden wurden, sind bis etwa 50 μ groß und kutikularisiert.

3. *Asteroxylon Mackiei*.

Diese vierte Spezies tritt schon gleichzeitig mit *Rhynia* auf, ist aber wesentlich höher organisiert. Die Überreste von *Asteroxylon* sind häufig, aber nur in Bruchstücken vorhanden. Sie liegen in dunkeltem Sandband über klarem Torf von *Rhynia* und *Hornea*; die unteren Teile dringen in den Torf ein, durchdringen sogar zuweilen die darin enthaltenen Teile von *Hornea*.

Die Rhizome sind blattlose Achsen von verschiedener Stärke, die dicksten sind über 5 mm dick, die dünnsten bis unter 1 mm, was besonders beachtenswert ist, da absorbierende Haare ganz fehlen. (In gut erhaltenen Stücken ist eine glatte und kontinuierliche Epidermis vorhanden.) Die Rhizome aller Größen sind häufig geteilt, dichotom oder lateral, und zwar stets exogen; gelegentlich treten irreguläre Teilungen auf wie bei *Psilotum*. Überhaupt besteht zwischen den Rhizomsystemen von *Asteroxylon* und *Psilotum* etwas Ähnlichkeit, da auch bei *Asteroxylon* dünnere Rhizomzweige das Aussehen von Wurzeln haben.

Die oberirdischen aufrecht wachsenden Sprosse sind 1 mm bis 1 cm dick und tragen dicht stehende einfache »Blätter« von etwa 5 mm Länge. Die Verzweigungen sind dichotom oder lateral und stets exogen.

Sporangien wurden an besonderen schlanken, verzweigten, blattlosen Sporangiphoren gefunden, aber nie im Zusammenhang mit den »beblätterten« Sprossen von eigentümlicher Struktur. Die Sporangien selbst sind birnenförmig und etwa 1 mm lang. Die Strukturen der Sporangien sind nicht so gut erhalten wie bei den anderen Spezies, zeigen aber eine Dehizensz. Die Sporen werden in Tetraden gebildet und sind etwa 64 μ groß.

Auch in bezug auf die Anatomie zeigt *Asteroxylon* bereits eine höhere Differenzierung. Die Zellen der Epidermis schließen lückenlos aneinander; sie sind kleiner und flacher als die der Außenrinde. Die Außenrinde besteht dagegen aus ziemlich großen Zellen, die in fünf oder weniger Schichten angeordnet sind; nur in den kleineren Rhizomzweigen ist die Zahl der Schichten auf 1 bis 2 reduziert. Für gewöhnlich ist die Außenrinde frei von Pilzhypen. Die darauf folgende Innenrinde setzt sich aus engeren und zarteren Zellen zusammen; sie enthält häufig einen besonderen Pilz, der in der Außenrinde und dem Phloem nicht vorkommt. In kleineren Rhizomen ist die Innenrinde ein- bis zweischichtig und vom Phloem schwer zu unterscheiden, falls der Pilz fehlt. Das Phloem ist gut erhalten und bildet eine breite helle Zone aus dichtliegenden Zellen einer Art; diese Zellen sind langgestreckt mit schrägen oder queren Enden. Das Xylem besteht aus einem einfachen, mehr oder weniger zylindrischen Tracheidenstrang ohne Unterscheidung von

Proto- und Metaxylem; die Tracheiden haben spiralige Verdickungen (für *Asteroxylon* charakteristisch!).

In der Übergangszone zwischen Rhizom und oberirdischem Sproß bekommt die Epidermis dickere Wände, und Stomata treten auf. Die Innenrinde ist oft mit Pilzen angefüllt. Das Xylem nimmt zuerst eckige (z. B. viereckige) Querschnittsgestalt an, dann sternförmige; die vorspringenden Xylemstrahlen dringen in das weite Phloem ein. An den Enden der Xylemstrahlen liegen oft engere Tracheiden, eine Herausbildung eines Protoxylems beginnt also an dieser Stelle. Von den engen Tracheiden gehen Blattspuren aus zu den schuppenförmigen Blättern der Übergangszone.

In den oberirdischen beblätterten Sprossen ist die Epidermis mit dicken Außenwandungen versehen und von Spaltöffnungen durchsetzt. Die Außenrinde ist eng, die Innenrinde weit und zwar gewöhnlich in drei Schichten differenziert: die mittlere dieser Schichten besteht aus vertikalen Platten mit weiten Interzellularen (radiale »Trabeculae«) zwischen der inneren und der äußeren Schicht. Der Zentralzylinder besitzt ein sternförmiges Xylem ohne Parenchym; das Protoxylem ist eingebettet in die verbreiterten Enden der Strahlen; das Phloem liegt zwischen den Strahlen und ringsherum. Die Verdickungen der Tracheidenmembranen sind in Proto- und Metaxylem spiralig; die Elemente des Phloems sind einförmig, dünnwandig und langgestreckt. Blattspuren gehen von den Xylemsträngen aus in mehr als einer Vertikalreihe; sie bestehen aus einem zentralen Protoxylem und ringförmiger Metaxylem- und Phloemzone. Dünne Sprosse sind ähnlich gebaut, aber mit nur dreistrahligem oder zylindrischem Xylem, während sonst bis neun (oder mehr?) Strahlen vorliegen können.

V. Die systematische Stellung der Psilophyten und die Phylogenie ihrer Leitbündeltypen.

Bei den verhältnismäßig geringen Funden strukturbietenden Materials ist die Einreihung der Psilophyten in das System natürlich mit Schwierigkeiten verbunden. Im allgemeinen werden sie unter die Pteridophyten (an erste Stelle) gesetzt. Die hohe anatomische Differenzierung, insbesondere das Vorkommen von Tracheen mit typischen Verdickungen (ringförmigen oder spiraligen) weist auf einen engen Zusammenhang mit den Pteridophyten hin. Andererseits ist die Stellung der Sporangien an Sproßenden bei keiner Pteridophytenklasse vorhanden; und ferner besitzen die Pteridophyten durchweg mehr oder weniger entwickelte Blätter, in denen nur ausnahmsweise Leitbündel fehlen. (Nur bei einigen *Psilotum*-arten gelangt in dem sterilen Blatt ein Tracheenstrang entweder gar nicht oder nur in schwacher Andeutung zur Entwicklung, während die fertilen Blätter überall und die sterilen bei *Psilotum flaccidum* eine mit dem Stammleitbündel verbundene Blattspur besitzen.) Die Psilophyten dagegen sind entweder ganz

blattlos (z. B. *Hornea*, *Rhynia*) oder tragen nur zahlreiche kleine leitbündellose Seitenorgane zweifelhaften morphologischen Wertes (z. B. *Asteroxylon*); KIDSTON und LANG (1920), KRÄUSEL (1923, 1925) und GOTHAN (1924) betrachten sie als Blätter, WETTSTEIN (1923, 326) und STOLLEY (1925, 71—72) als »blattartige Emergenzen«. Diese letzten Gründe könnten zur Abgliederung der Psilophyten von den Pteridophyten Anlaß geben, und es sind dann die Psilophyten als gleichwertige Abteilung vor die Pteridophyten zu stellen. Solche Einordnung der Psilophyten in das System der kormophytischen Pflanzen ist bereits von geologischer Seite vorgeschlagen worden (STOLLEY 1925, 76). Nach kritischer Durchsicht der gesamten Psilophyten-Literatur sowie auf Grund eigener Psilophyten-Studien kommt STOLLEY (1925, 69 ff.) zu der Auffassung, daß die Psilophyten als primitivste und geologisch älteste Abteilung der Kormophyten phylogenetisch und chronologisch vor und an der Basis der Pteridophyten stehen. Daß die Pteridophyten die direkten Nachkommen der Psilophyten sein könnten, hält STOLLEY jedoch für sehr unwahrscheinlich, da die starke Differenzierung und Spezialisierung der Psilophyten es ausschließen dürfte, daß aus irgendeinem Typus derselben irgendein Typus der Pteridophyten hervorgegangen sei. Nur soviel werde man sagen können, daß die Psilophyten sich der Wurzel der Pteridophyten so nahe befinden dürften, daß sie unter allen erhaltungsfähigen fossilen Pflanzen ihnen verwandtschaftlich am nächsten ständen und daß sie den uns unbekannteren direkten Vorläufern der Pteridophyten als gleichalterig und eng verknüpft zu denken seien, sich aber von ihnen bereits durch bestimmt gerichtete Spezialisierung ihrer Organe unterscheiden und somit weniger primitiv seien als diese.

Mögen die Verhältnisse nun immerhin innerhalb der angedeuteten Grenzen liegen, — Verf. glaubt sich besonders mit Rücksicht auf die Teilung der Sporangien und das Fehlen von Sporophyllen der Anschauung STOLLEYS anschließen zu müssen —, ohne Zweifel können wir die Gattungen *Hornea*, *Rhynia* und *Asteroxylon* zu den ersten tracheenbildenden Pflanzen zählen und die bei ihnen vorliegenden leitbündelanatomischen Verhältnisse als primitiv betrachten. Auf niederster Stufe steht in dieser Beziehung *Hornea* mit seinem leitbündellosen Rhizom, an zweiter Stelle folgt das *Rhynia*-Rhizom und das *Asteroxylon*-Rhizom mit einem konzentrischen Leitbündel, in dem nur ein dünner Tracheenstrang vorhanden ist, ohne daß Erstlingselemente darin zu erkennen sind. Die oberirdischen Sprosse von *Rhynia Gwynne-Vaughani* weisen in ihren dünnen Zweigen die gleiche Struktur auf, während die dünnsten sogar wieder keine Tracheen mehr enthalten. In dicken Stämmen von *Rhynia Gwynne-Vaughani* dagegen und in denen von *Rhynia major* wird eine dritte Entwicklungsstufe dadurch erreicht, daß sich die Erstlings-tracheen von den späteren durch ihre Weite und Wanddicke unterscheiden lassen. Auf die höchste Entwicklungsstufe ist schließlich *Asteroxylon* mit seinem sternförmigen Tracheenteil und den in die Enden der Strahlen des

Tracheenteiles eingebetteten Erstlingstracheen gelangt. Zwar fehlen uns die Übergangsformen zwischen dem Leitbündel des oberirdischen *Rhynia*-Sprosses und dem *Asteroxylon*-Leitbündel, aber wir können uns die phylogenetische Entwicklung ohne Zwang so vorstellen, wie die Ontogenie bei rezenten Selaginellen (z. B. *spinulosa*, s. S. 326) verläuft; es wäre dem dann nur ein sternförmiges Vorbuchten der die Erstlingstracheen enthaltenden Teile des Tracheenstranges hinzuzufügen; und auch das stände mit den tatsächlichen Befunden insofern im Einklang, als bei *Asteroxylon* vom triarchen Stadium mit schwach vorspringenden Leisten bis zum 9-archen, schon stark zerklüfteten Stadium alle möglichen Zwischenformen vorliegen.

VI. Die Phylogenie der Leitbündeltypen der Lycopodien.

Wenden wir uns nunmehr wieder den rezenten Lycopodien zu, so können wir im Hinblick auf die Psilophyten und die Ontogenie der Lycopodien- und Selaginella-Leitbündel auf die folgende phylogenetische Entwicklung der Lycopodium-Leitbündel schließen: Als ersten Ausgangspunkt haben wir nicht wie WORSDELL (1902) die einfache »solide Stele« oder »Protostele«, d. h. ein konzentrisches Leitbündel mit parenchymlosem Tracheenteil und peripher gelagerten Erstlingstracheen anzusehen¹⁾, sondern das erste Entwicklungsstadium (mit typischen Tracheen) ist das konzentrische Leitbündel ohne Differenzierung der Tracheen in Proto- und Metaxylem, wie wir es im Rhizom von *Rhynia* und *Asteroxylon* finden. Als zweites Stadium folgt das konzentrische Leitbündel mit einer in der Mitte des Tracheenstranges liegenden Erstlingsgruppe, vertreten durch oberirdische Sprosse von *Rhynia* Keimpflanzen von *Selaginella* und wahrscheinlich zuweilen auch dünnsten Zweige und Keimsprosse von *L. clavatum*. In einem dritten Stadium hat sich — wie wir es an *Selaginella spinulosa* an Keimpflanzen verfolgen können — die Erstlingsgruppe in mehrere Teile gegabelt, die nach der Peripherie des Tracheenteiles auseinandergehen; als Endzustand ist dieser Typus bei den rezenten Lycopodien zwar nicht mehr zu finden, wohl aber bei gewissen *Selaginella*-Spezies. Später sind die Erstlingstracheen noch weiter nach außen gerückt, und das Leitbündel hat die Form angenommen die einerseits im *Asteroxylon*-Sproß, andererseits bei den durch *L. selaginella* typisch vertretenen Lycopodien vorliegt. Bei *Asteroxylon* ist die Zerklüftung des Tracheenteiles dann noch weiter gegangen, ohne daß eine Auflösung in mehrere Tracheenstränge erfolgte.

Als Ausgangspunkt für unsere Betrachtung der endgültigen Zustände der diaplektischen Leitbündel der Lycopodien haben wir demnach das radiärgebaute Leitbündel mit nur einem im Querschnitt sternförmigen Tracheen-

¹⁾ WORSDELL leitet diesen Typus übrigens im Widerspruch mit der Paläobotanik von dem Bryophyten-Leitgewebe ab.

strang zu wählen. Schon bei *L. selago* sehen wir in stärkeren Stämmen diesen Tracheenteil sich in mehrere Stränge auflösen, bei anderen Spezies geht die Auflösung jedoch noch weiter bis zum Typus mit unregelmäßiger Anordnung (*L. phlegmaria*, *L. dichotomum*). Von hier aus scheint die phylogenetische Entwicklung dann nach drei Richtungen auseinander gegangen zu sein:

1. durch bestimmte Umgruppierung, wie sie sich z. B. bei *L. scariosum* und *L. densum* ontogenetisch vollzieht, ergab sich der Parallelbandtypus,
2. durch Zunahme der Tracheen ist der Cernuum-Typus entstanden; in der Ontogenie von verschiedenen Spezies, wie *L. dichotomum* und *L. squarrosus*, ist dieser Übergang in dicken Stämmen noch zu beobachten, und
3. Zunahme der Siebröhren und weitere Auflösung der Tracheenstränge führten zum Typus von *L. pithyoides*.

Die übrigen Typen (Mondsicheltypus, amphivasal-konzentrische Leitbündel usw.) sind wegen ihrer großen Veränderlichkeit nicht ohne weiteres einheitlich phylogenetisch zu erklären und können offenbar auf verschiedene Weise entstanden sein. Meist sind sie wohl primitiv gebliebene Leitbündel der Sproßenden (Kümmerformen), und es ist dann dem keine große Bedeutung beizulegen, ob der Tracheenteil etwa sichelförmig oder kreisförmig geschlossen oder in zwei parallele Platten aufgelöst ist. In den Wurzeln ergibt sich die Mondsichelgestalt zwanglos aus der Form der Abzweigung, hat also mit dem gleich aussehenden Typus im Strobilus nichts zu tun.

VII. Ausblick auf eine mögliche Phylogenie der Leitbündel anderer Pteridophyten.

Für die im vorigen Abschnitt entworfene Phylogenie der Lycopodium-Leitbündel sprechen teils vergleichend-anatomische, teils ontogenetische und überdies paläobotanische Tatsachen, und somit darf die Darstellung einen gewissen Anspruch auf Wahrscheinlichkeit machen. Aus diesem Grunde dürften die für die Psilophyten- und Lycopodium-Leitbündel gefolgerten phylogenetischen Beziehungen geeignet sein, der Ausgangspunkt für allgemeinere Betrachtungen über die Phylogenie der Pteridophyten-Leitbündel zu werden:

1. Die sogenannten monostelen Selaginellen, d. h. die mit einem Leitbündel in der Achse, durchlaufen, wie wir gesehen haben, als Keimlinge die Entwicklungsstadien bis zum konzentrischen Leitbündel mit peripheren Erstlingen und unterscheiden sich von dem in der Asteroxylon-Lycopodium-Phylogenie entsprechenden Typus nur durch die längliche Querschnittsgestalt, wären also von dem Entwicklungsabschnitt, der vom Hornea-Stadium zum Asteroxylon- und Lycopodium-Stadium führt, an der Stelle des konzentrischen Leitbündels mit peripheren Erstlingen abzuleiten; diese Selaginella-Leitbündel in die Reihe vom Hornea- zum Lycopodium-Leitbündel selbst

einzufragen, scheint mit Rücksicht auf ihre charakteristische Spezialisierung nicht annehmbar. Die sogenannten polystelen Selaginellen, d. h. die mit mehreren Leitbündeln, führen die Entwicklung durch Gabelung des ersten Leitbündels fort, ohne aber zu einer anderen Leitbündelform überzugehen. Schließlich das Leitbündel von *Selaginella Lyallii* bedeutet eine Weiterentwicklung in anderer Richtung, nämlich eine Erweiterung des Leitbündels zum konzentrischen mit Mark.

2. Das äußerst einfache Leitbündel von *Phylloglossum* steht auf gleicher Stufe wie das der *Rhynia*-Rhizome; und wir dürfen es an dieser Stelle in unser Schema (Taf. XIII) hineinsetzen (als Hemmungsbildung), wenn wir uns der Ansicht GOEBELS (1945—48, 1020) anschließen, daß *Phylloglossum* ähnlich wie *Lemna* unter den *Monokotyledonen* oder *Monophyllaea* unter ihren Verwandten nicht eine primitive Form ist, sondern nur eine solche die auf einem Stadium der Organbildung stehen geblieben ist, das anders bei der Keimung durchlaufen.

3. Das Psilotum-Leitbündel wäre an etwas höherer Stelle anzusetzen aber noch unter dem von *L. selago* und *Asteroxylon*, ebenso das von *Tmesipteris*, dessen Tracheenteil in mehrere Stränge aufgelöst ist. Beide Leitbündel müssen wohl gleichfalls als gehemmte und überdies modifizierte Formen angesprochen werden¹⁾.

4. Auch das *Isoëtes*-Leitbündel dürfte sich an gleicher Stelle anschließen, jedoch als Abschluß einer besonderen Entwicklungsreihe im Hinblick auf das Vorhandensein eines sekundären Dickenwachstums.

5. Die Reihe der gesamten Farn-Leitbündel setzt sich an gleicher Stelle an die ersten Stadien an und bietet dann eine selbständige Weiterentwicklung, so wie sie WORSDELL (1902) angab: beginnend mit dem konzentrischen Leitbündel mit peripheren Erstlingen (solide Stele), wie wir es finden bei *Hymenophyllaceen*, *Lygodium*, *Gleichenia*, *Botryopteris*, und weiterführend über das konzentrische Leitbündel mit Mark (Tubular-Stele) bei *Platyxoma*, *Schizaea*, *Ophioglossaceen*, *Zygopteris* und *Anachoropteris*, dann das bikonzentrische Leitbündel (Solenostele), d. h. konzentrisches Leitbündel mit innerem und äußerem Siebteil bei *Matonia*, *Loxosoma*, *Anemia Mexicana*. *Medullosa stellata*, zum Leitbündelrohr aus Einzelleitbündeln mit außen-

1) Diese Auffassung wird gestützt durch die bereits von WETTSTEIN (1923, 324 u. 344) und STOLLEY (1925, 73) vertretene Ansicht, daß die Psilotaceen Reliktformen mit ungenügend geklärten Beziehungen sind und daß sie insbesondere nicht mit Psilophyten nahe zusammenhängen. Wesentliche Unterschiede zwischen den Psilotaceen und den zwar habituell ähnlichen Psilophyten liegen vor allem in der Stellung der Sporangien und dem Fehlen von Sporophyllen; überdies ist die von Zwischenformen nicht ausgefüllte Zeitspanne zwischen dem letzten bekannten Psilophyten-Auftreten und dem ersten Psilotaceen viel zu groß, als daß hier ein enger phylogenetischer Zusammenhang angenommen werden dürfte.

liegenden Erstlingstracheen bei *Marattiaceen*, *Aneimia phyllitidis*, *Cyatheaceen*, *Dicksonien*, fast allen *Polypodiaceen*.

6. Das Leitbündelsystem der Equiseten, sowie das der fossilen Calaminarien, Lepidodendren usw. steht einstweilen phylogenetisch isoliert und läßt sich in oder an keine unserer Reihen zwanglos einfügen, da es vergleichend-anatomisch wie auch ontogenetisch¹⁾ keine nahen Beziehungen zu irgendeinem unserer primitiven Leitbündel aufweist.

Zusammengefaßt lassen sich die hier skizzierten Verhältnisse etwa durch das in Tafel XIII gegebene Schema darstellen.

VIII. Leitbündelphylogenie und Pflanzenstammbäume.

Das im vorigen Kapitel aufgestellte Schema der Leitbündelphylogenie sollte lediglich zeigen, wie die verschiedenen Leitbündeltypen phylogenetisch entstanden sein können und wie sie wahrscheinlich entstanden sind; dagegen sollte das Schema selbst zunächst keine phylogenetischen Spekulationen über die Entstehung der die einzelnen Leitbündeltypen aufweisenden Arten, Familien oder höheren Sippen des Pflanzenreiches darstellen. Denn unsere leitbündelanatomischen Kenntnisse reichen nach Ansicht des Verf. nicht dazu aus, einen einigermaßen lückenlosen Stammbaum (auch nicht in groben Zügen) aufzustellen, und überdies ist — wie Verf. bereits früher hervorhob (1946, 456) — die Pflanze viel zu plastisch, als daß sie nicht immer eine Umgestaltung ihrer Organisation veranlaßt durch äußere Verhältnisse vornehmen könnte; infolge solcher Umgestaltungen können, falls es sich dabei um Hemmungsbildungen handelt, Pflanzen als primitiv erscheinen, die es in Wirklichkeit nicht sind. Es ist somit überhaupt eine überaus heikle Sache, aus anatomischen Verhältnissen Schlüsse auf die Stammesgeschichte der systematischen Einheiten höherer Ordnung zu ziehen. Immerhin wird es aber doch möglich sein, Stammbäume, die mit anderen Methoden gefunden worden sind, daraufhin zu prüfen, ob sie mit unserer Anschauung von der phylogenetischen Entwicklung der Leitbündeltypen im Einklang stehen.

Zuvor aber eine kurze Bemerkung über die Stelärtheorie: In einer kürzlich erschienenen Arbeit über die Stelärtheorie und den serologischen Stammbaum erkennt ZIEGENSPECK (1925, II, 5) Verfassers Angriffe gegen den bei den Stelärtheoretikern vorliegenden Mißbrauch, immer neue Namen zu schaffen (und zwar von den verschiedenartigsten Standpunkten aus), als berechtigt an. Dagegen sagt er weiter: »Von diesen nebensächlichen Dingen abgesehen hat aber die Stelärtheorie einen gesunden Kern, den F. J. MEYER

1) Die spärlichen Angaben über das Leitungssystem von *Equisetum*-Keimlingen, die ein dem ersten Farnleitbündel ähnliches Leitbündel besitzen, reichen nicht aus, da die diesbezüglichen Untersuchungen die Kluft zwischen Keimlings- und definitivem Stadium nicht überbrücken.

verkennt: das ist die Phylogenie des Gefäßbündelsystems und ihr Ausgangspunkt, der Zentralzylinder als Ganzes, die Haplostele«. Es ist an dieser Stelle nun nicht möglich, noch einmal auf alle Einzelheiten, die zu einer Kritik der Stelärtheorie nötig wären, einzugehen, zumal Verf. bereits früher seine Stellung zu den phylogenetischen Spekulationen dargelegt hat (FR. J. MEYER, 1946). Aber es möge wenigstens zur Charakterisierung von Verfassers Ansicht auf zwei Punkte hingewiesen werden:

1. Wenn BOODLE (1900, 484 ff.) innerhalb der Familie der *Hymenophyllaceen* drei verschiedene Arten der phylogenetischen Entwicklung für möglich hält (eine bestimmte allerdings für die wahrscheinlichste), so zeigt das — und derartige Fälle ließen sich noch weiter aufzählen —, wie unsicher die Schlüsse von der anatomischen Struktur auf die Phylogenie der Arten sind. Und aus diesem Grunde ist ja auch im vorigen Kapitel vermieden, einen Stammbaum der Arten aufzustellen, und es ist nur ein Schema der Phylogenie der Leitbündeltypen gegeben.

2. Andererseits zeigt das gleichzeitige Auftreten verschiedener und verschieden hoch differenzierter Typen des Leitungssystems innerhalb vieler Farnfamilien (vgl. hierzu FR. J. MEYER, 1947), daß in der Klasse der *Filicales* in allen Familien die gleiche oder annähernd gleiche Tendenz der Weiterentwicklung besteht, und wir haben hier in bezug auf die Leitbündelentwicklung eine große Zahl von Parallelreihen, jede in einer bestimmten Familie so daß also phylogenetische Schlüsse nur innerhalb jeder dieser parallel fortschreitenden Familien zulässig sind. In diesem Sinne ist auch die Theorie von der Entwicklung des Leitungsgewebes der Pflanzen, wie sie WORSDELL (1902) vertritt, annehmbar, und soweit erkennt auch Verf. den »gesunden Kern« der Stelärtheorie an, den ZIEGENSPECK hervorhebt. Phylogenetische Schlüsse in weiterem Bereich zu ziehen, hält Verf. dagegen nach wie vor für unzulässig.

Im folgenden soll nun zunächst unsere Leitbündelphylogenie verglichen werden mit dem neuesten Pflanzenstammbaum, dem sog. »serodiagnostischer (Königsberger) Stammbaum des Pflanzenreiches 1924«, wie er von MEZ auf der Innsbrucker Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte im September 1924 (MEZ 1925, Vortrag III), von STEINECKE (1925) und von ZIEGENSPECK (1925) veröffentlicht wurde. Es soll an dieser Stelle mit Rücksicht auf die in den ersten Kapiteln dieser Arbeit immerhin eng umgrenzten anatomischen und paläoanatomischen Grundlagen selbstverständlich nur derjenige Teil des Stammbaumes betrachtet werden, zu dem die oben betrachteten Pflanzen gehören oder in enge Beziehung gesetzt worden sind.

Als älteste von diesen kommen nach dem heutigen Stande paläobotanischer Forschung *Hornea*, *Rhynia* und *Asteroxylon* in Betracht. *Hornea* und *Rhynia* sind im Stammbaum von MEZ bereits zu finden. Ihr Anschluß an *Riccia* und die *Anthocerotales* steht für uns nicht zur Diskussion, da die Lebermoose sich noch außerhalb unseres Gebietes der Leitbündelanatomie

befinden; wohl aber wäre die Fortsetzung des Stammbaumes nach oben vergleichend zu prüfen. Daß auf *Rhynia* (*Asteroxylon* fehlt in dem Stammbaum) nach Mez *Psilotum* unmittelbar folgt, wäre nur annehmbar, wenn wir das *Psilotum*-Leitbündel als primitiv betrachten dürften: jedoch ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß *Psilotum* eine Rückschlagsbildung ist — die Beziehungen zu älteren Formen sind nicht genügend geklärt (s. S. 336), die Leitbündelanatomie widerspricht dem nicht —, und dann würde das *Psilotum*-Leitbündel als reduzierter Typ dem Anschluß *Rhynia*-*Psilotum* widersprechen. Die vergleichende Leitbündelanatomie kann an dieser Stelle also allein nichts bestätigen und nichts widerlegen: nur die mit Hilfe der Paläobotanik vermutete Phylogenie des *Psilotum*-Leitbündels steht nicht mit dem Anschluß *Rhynia*-*Psilotum* in Einklang.

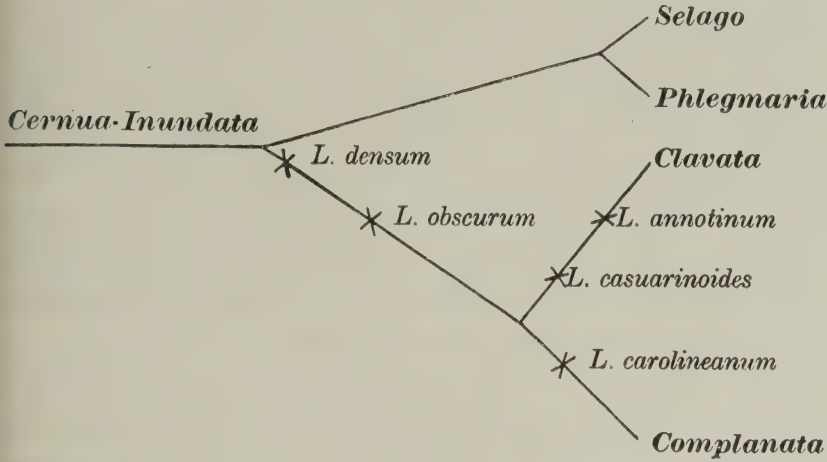
Die Ableitung von *Lycopodium* und *Selaginella* aus *Rhynia* würde sich mit unserem Leitbündelstammbaum decken, jedoch hält Verf. es für richtiger, in Hinblick auf den von STOLLEY (1925, 90) zitierten Leitsatz der Geologen und Paläontologen, »daß nicht die einseitig spezialisierten und hochentwickelten Formen, sondern einfache, primitive und oft kleine Formen die Ausgangszentren der Fortentwicklung zu sein pflegen«, nicht *Rhynia* selbst, sondern primitive Verwandte derselben als Vorfahren (in gerader Linie) von *Lycopodium* und *Selaginella* zu betrachten. *Rhynia* dürfte also nicht auf dem Hauptstamm stehen, sondern müßte auf einen Seitenast gesetzt werden.

Das Gleiche muß vom Standpunkte der vergleichenden Leitbündelanatomie auch von *Selaginella* gefordert werden. MEZ, STEINECKE und ZIEGENSPECK stellen *Selaginella* in dem Schema des Serodiagnostischen Stammbaumes zwischen *Rhynia* und die *Pinaceen* auf den Hauptstamm selbst, ebenso in dem von ZIEGENSPECK (1925, I) gegebenen Schema »Stammbaum und Formationen«, und im Text ihrer Veröffentlichungen heben sie diese Stellung mehrfach deutlich hervor; MEZ (1925, 32) schreibt: »Der Hauptstamm des Pflanzenreiches hat sich vom Devon bis zum oberen Jura entwickelt in der Linie *Psilotales*—*Selaginellaceae*—*Pinaceae*—*Wielandiellaceae* . . .« und »Demnach sind meine früheren Thesen, wonach . . . die Dikotylen über die *Pinaceen* von den *L. ligulatae* abzuleiten sind, durch die Serologie weiter und weiter bekräftigt worden.« Auch (S. 33): »Aus der (niedrigen) Blüte der *Selaginellaceae*—*Pinaceae* hat sich die höhere Blüte der *Wielandiellaceae*—*Magnoliaceae* phylogenetisch entwickelt.« Und »Meine These, daß die Fruchtschuppe der *Abietineae* homolog sei der Ligula der *L. ligulatae*, steht unerschüttert.« Und ZIEGENSPECK (1925, I, 39) sagt, durch *Selaginella* und *Miadesmia* gehe der Entwicklungsweg zu den Koniferen und Angiospermen; und S. 44 führt er dies noch spezieller aus. Demgegenüber glaubt Verf. jedoch annehmen zu müssen, daß die Selaginellen bereits zu stark spezialisiert und differenziert seien, als daß sie eine Weiterentwicklung zu den *Pinaceen* mit einem Leitbündelrohr mit sekundärem Dickenwachstum mittels eines Interfaszikularkambiums hätten erfahren können. Diese Meinung wird gestützt durch

den Vergleich mit anderen Klassen des Pflanzenreiches: die Lycopodien vermögen bei stärkeren Ansprüchen an ihr Leitungssystem dieses nur in einer bestimmten, sonst im Pflanzenreiche nicht wiederkehrenden Weise zu erweitern, nämlich durch Vergrößerung der Zahl der zum Leitbündel vereinigten Elemente und weiter getriebene Zerklüftung der einzelnen Gewebe. Die Filices können größeren Ansprüchen nur dadurch nachkommen, daß sich das in den einfachsten Formen als Dauerzustand und in größeren als Jugendform vorhandene konzentrische Zylinderbündel zu einem stärkeren konzentrischen oder bikonzentrischen Rohrbündel und später zu einem umfangreichen Bündelrohr erweitert und daß schließlich zu diesem noch akzessorische Leitbündel oder gar Systeme von Leitbündeln hinzutreten. Bei den *Cycadeen* finden wir zwar schon ein sekundäres Dickenwachstum, aber ohne ein Interfaszikularkambium; bei *Dioon*, *Zamia* usw. werden lediglich die einzelnen Leitbündel sekundär verdickt, das dazwischen liegende Parenchym folgt diesem Dickenwachstum nur durch radiale Streckung (selten auch Teilung seiner Zellen; bei anderen Formen wie *Cycas*, *Encephalartos* usw. wird dieses Leitbündeldickenwachstum nach einiger Zeit eingestellt und es entsteht außerhalb des primären Bündelrohres ein neues Kambium, das wiederum nur beschränkte Tätigkeit zeigt und von weiteren Kambien (bis zur Höchstzahl 12) in mannigfacher Weise abgelöst wird; ein sekundäres Dickenwachstum mit Interfaszikularkambium nach der Art dessen der Koniferen und Dikotyledonen kann dagegen von den *Cycadeen* nicht erreicht werden. Schließlich die Monokotyledonen besitzen nur solche Leitbündel, die eine sekundäre Erweiterung durch ein Kambium nicht zulassen, und demgemäß müssen sie bei erhöhten Ansprüchen in der Achse ein anormales Kambium bilden und in der Wurzel bereits bei der ersten Anlage im Mark des radialen Leitbündels akzessorische Elemente einschalten (FR. J. MEYER, 1917; 1925). In allen genannten Fällen ist die leitbündelanatomische Organisation also bereits so fest in bestimmte Bahnen geleitet, daß die Erscheinung des sogenannten normalen sekundären Dickenwachstums, wie es die Koniferen und Dikotyledonen aufweisen, nicht mehr erreicht werden kann. Genau so haben auch die Selaginellen ihre eigene Methode der Erweiterung ihres Leitungssystems: sie gabeln nötigenfalls ihr Leitbündel in zwei oder mehrere gleichgestaltete; ein Kambium zu bilden oder auf andere Weise das Leitungssystem zu vergrößern, ist ihr Leitbündel dagegen nicht imstande. Im Hinblick auf diese Verhältnisse ist vom Standpunkt der Leitbündelanatomie also zu fordern, daß die Selaginellen in gleicher Weise, wie es in dem Schema »Stammbaum und Formationen« von ZIEGENSPECK (1925, I) bereits mit den *Pinaceen* vorgenommen worden ist, auf einen Seitenzweig des Stammbaumes versetzt werden.

Weiterhin wird es zweckmäßig sein, unsere Leitbündelphylogenie in ihrem Lycopodium-Ast zu vergleichen mit dem von ENGLERT (1925, 342) auf Grund von allgemeineren vergleichend-anatomischen Studien an süd-

amerikanischen Arten aufgestellten Stammbaum der Lycopodien. ENGLERT kommt zu einer Anordnung der Lycopodien in fünf Gruppen, die teilweise durch Übergangsformen miteinander in Zusammenhang stehen, und er ordnet sie in folgenden Stammbaum ein¹⁾:



4) ENGLERT teilt die in dieser Arbeit bezüglich des Leitbündelbaues erwähnten Spezies seinen Gruppen in folgender Weise zu:

Gruppe <i>Selago</i>	Leitbündelbau nach unserer Einteilung
<i>L. selago</i>	<i>Selago</i> -Typus
<i>L. tetragonum</i>	» »
<i>L. reflexum</i>	zwischen <i>Selago</i> - und <i>Phlegmaria</i> -Typus
<i>L. verticillatum</i>	» »
<i>L. dichotomum</i>	<i>Phlegmaria</i> -Typus
<i>L. filiforme</i>	» »
<i>L. linifolium</i>	» »
Gruppe <i>Phlegmaria</i>	
<i>L. phlegmaria</i>	<i>Phlegmaria</i> -Typus
Gruppe <i>Cernua-Inundata</i>	
<i>L. laterale</i>	<i>Selago</i> - bis <i>Phlegmaria</i> -Typus
<i>L. inundatum</i>	<i>Selago</i> - und <i>Annotinum</i> -Typus
<i>L. salakense</i>	<i>Pithyoides</i> -Typus
<i>L. cernuum</i>	<i>Cernuum</i> -Typus
Gruppe <i>Clavatum</i>	
<i>L. clavatum</i>	<i>Annotinum</i> -Typus
<i>L. contiguum</i>	» »
<i>L. spurium</i>	» »
Gruppe <i>Complanatum</i>	
<i>L. complanatum</i>	<i>Annotinum</i> -Typus
<i>L. Fawcettii</i>	» »
<i>L. Jussiaei</i>	» »
<i>L. scariosum</i>	» »
<i>L. magellanicum</i>	» »
<i>L. volubile</i>	<i>Selago</i> - und <i>Annotinum</i> -Typus
Übergangsformen	
<i>L. annotinum</i>	<i>Annotinum</i> -Typus
<i>L. densum</i>	» » (neigt auch zum <i>Phlegmaria</i> -Typus)
<i>L. obscurum</i>	<i>Selago</i> - und <i>Annotinum</i> -Typus.

Zu diesem Stammbaum bemerkt ENGLERT (S. 344): »Es wäre also denkbar, daß die sämtlichen Arten der Gattung *Lycopodium* phylogenetisch auf eine *Cernuum*-ähnliche Form zurückgeführt werden könnten, wofür auch die Tatsache spricht, daß nur in dieser Gruppe Stengel und Wurzel übereinstimmenden inneren Bau zeigen.«

Auf den ersten Blick scheint der ENGLERTSche Artenstammbaum unseren Leitbündelstammbaum insofern zu widersprechen, daß die *Cernua*-Inundata-Gruppe den Ausgangspunkt bilden soll; da aber nicht *L. cernuum*, sondern nur eine ähnliche Form als gemeinsame Entwicklungsbasis angenommen wird, so liegt in Wirklichkeit kein unbedingter Widerspruch vor. Die nicht bekannten Urformen der Gattung *Lycopodium* müßten nach der von uns angenommenen Leitbündelphylogenie ein Leitbündel von ähnlicher Struktur besessen haben wie jetzt *L. selago*. Innerhalb der *Cernua*-Inundata-Gruppe würde sich dieses Leitbündel nach verschiedenen Richtungen weiterentwickelt haben: einmal nach unserem Phlegmaria-Leitbündeltypus zu in *L. laterale*, das zu ENGLERTS *Cernua*-Inundata-Gruppe gehört, weiter zu unserer Pithyoides-Variante in *L. salakense* oder zu unserer *Cernuum*-Variante in *L. cernuum*, andererseits zu unserem Parallelbandtypus in *L. inundatum*. Bei der Ausbildung der anderen Gruppen ENGLERTS würde die Selago-Gruppe ihre Leitbündel teils auf dem primitiven Zustande des Selago-Leitbündels belassen haben, während andere sich bis zu dem Stadium von *L. reflexum* oder weiter dem von *L. dichotomum* vervollkommen hätten. In dem unteren Ast, der auf die Clavata- und Complanata-Gruppe führt, herrscht durchweg der Parallelband-Typus vor, bei der ersten Übergangsform, *L. densum*, zum mindesten in der Nähe der Verzweigungsstellen. Unser Schema der Leitbündelphylogenie bedarf somit in seinem Lycopodien-Ast keiner Abänderungen; auch die Abzweigung unseres Annotinum-Typus vom Phlegmaria-Typus ist durch die Stellung von *L. densum* in ENGLERTS Stammbaum sowie durch die erwähnten ontogenetischen Übergänge bei *L. volubile* (S. 322) gerechtfertigt.

Botanisches Institut Braunschweig, den 30. Oktober 1925.

Nachschrift.

Zwischen dem Lesen der ersten und zweiten Korrektur erhielt ich die neuesten Veröffentlichungen der Königsberger Serodiagnostiker: MEZ und ZIEGENSPECK, Der Serodiagnostische Stammbaum. Bot. Arch. Bd. XIII, Heft 5/6, S. 483 ff.; CONRADI, Das System der Farne unter Berücksichtigung der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Paläontologie und Serodiagnostik. Bot. Arch. Bd. XIV, Heft 1/2, S. 74 ff.

In den diesen Arbeiten beigegebenen Stammbäumen sind im Gegensatz zu dem Serodiagnostischen Stammbaum 1924 *Hornca*, *Rhynia*, *Psilotum*,

Selaginella und die *Pinaceae* vom Hauptstamm auf Seitenzweige verlegt, *Psilotum* sogar auf einen Seitenzweig zweiter Ordnung. Im Text schreibt MEZ (S. 485) außerdem: »*Psilotum* steht im Kreis der devonischen Psilophyten« und »Die Coniferen stammen von den Selaginellaceen oder ihnen nahe stehenden Formenkreisen ab«; MEZ hebt somit seine bereits von STOLLEY (1925, S. 89 oben) abgelehnte These, wonach die Dikotyledonen über die Pinaceen von den *Lycopodiales ligulatae* abzuleiten sind, in der von mir auf Grund der vergleichenden Leitbündelanatomie oben (S. 339) kritisierten Form selbst auf. Da die Änderungen in dem neuen Stammbaum durchaus dem entsprechen, was ich vom leitbündelanatomischen Standpunkt oben vorschlug, so möchte ich nicht versäumen, auf diese inzwischen vollzogenen Verbesserungen hier ausdrücklich hinzuweisen.

Braunschweig, den 22. April 1926.

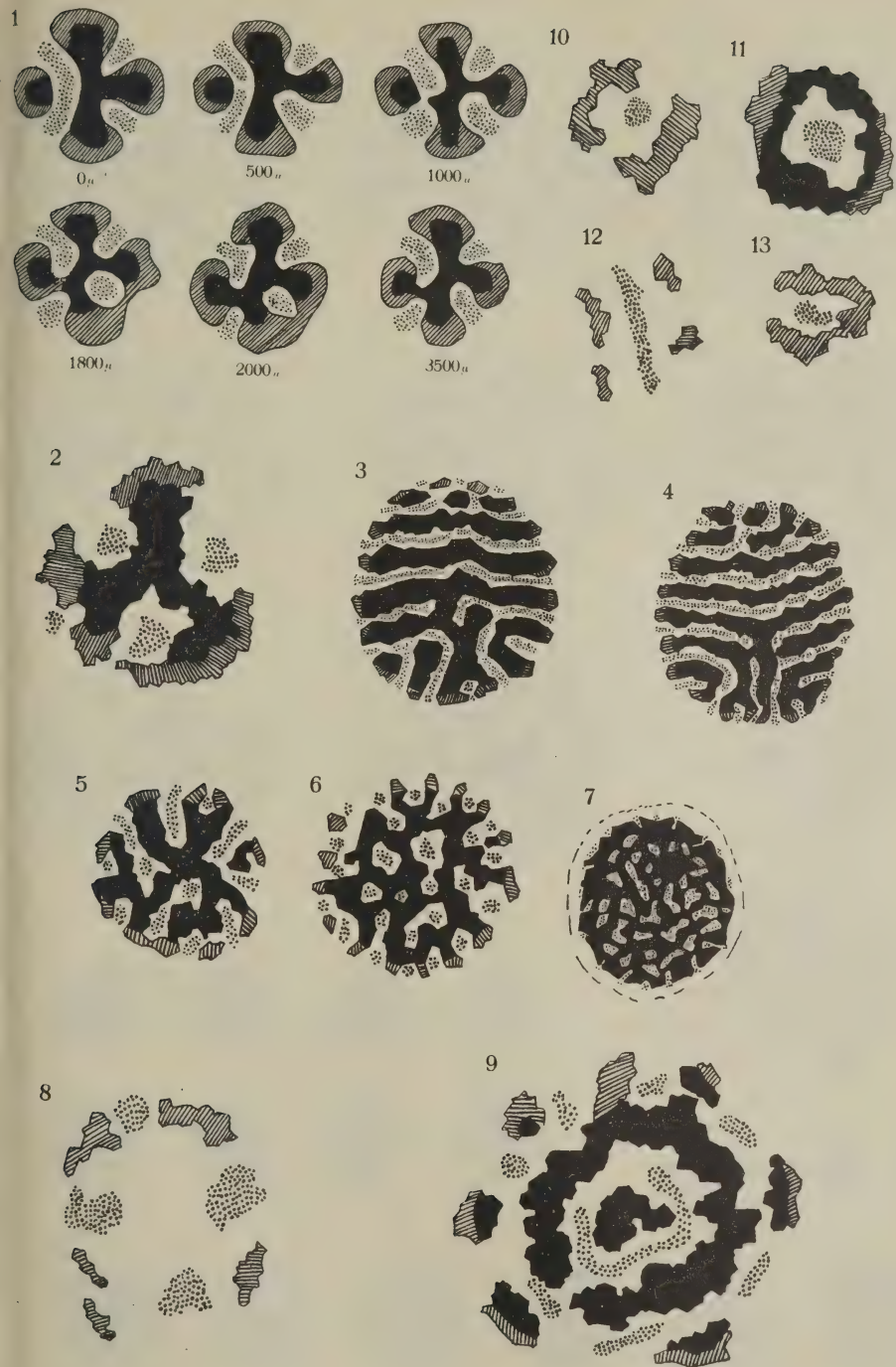
Literaturverzeichnis.

- BOODLE, L. A., On the structure of the stem in two species of *Lycopodium*. Ann. of Bot. XIV. 1900.
- BOWER, F. O., The origin of the land flora. London 1908.
- ENGLERT, O., Beiträge zur vergleichenden Anatomie südamerikanischer *Lycopodium*-Arten und deren Stellung im System. Bot. Arch. XI. 1925.
- GOEBEL, K. v., Organographie der Pflanzen. Bd. II, 2. Aufl., 1915/18.
- GOTHAN, W., Paläobiologische Betrachtungen über die fossile Pflanzenwelt. Berlin 1924.
- HEGELMAIER, F., Zur Morphologie der Gattung *Lycopodium*. Bot. Zeitg. 1872.
- HILL, J. B., The anatomy of six epiphytic species of *Lycopodium*. Bot. Gaz. LVIII. 1914.
- HOLLOWAY, J. E., A comparative study of the anatomy of six New Zealand species of *Lycopodium*. Transact. New Zeal. Inst. XLII. 1909.
- JONES, C. E., The morphology and anatomy of the genus *Lycopodium*. Transact. Linn. Soc. Ser. 2, Bd. VII. 1905.
- KIDSTON, R. and W. H. LANG, On Old Red Sandstone Plants showing Structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. LI—LII. 1917—1921.
- KRÄUSEL, R. und H. WEYLAND, Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. Senckenbergiana Bd. V. Frankfurt a. M. 1923.
- KRÄUSEL, R., Neuere Arbeiten über die Devonflora (Sammelreferat). Neues Jahrb. f. Mineralogie usw. Bd. I. 1925.
- LINSBAUER, K., Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger tropischer *Lycopodien*. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Kl. d. K. Akad. d. Wiss. Wien Bd. CVII, Abt. I. 1898.
- MEYER, FR. J., Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XXXIII. 1916.
- Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen und der an diese angeschlossenen Siebteile in den vegetativen Achsen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen. Progressus rei botanicae Bd. V, 1917.
- Die *Lycopodium*-Leitbündel als Leitbündeltypus eigener Art. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XLII. 1924.
- Beiträge zur Kenntnis der Leitbündelanatomie. III. Teil: Die diaplektischen oder durchwobenen Leitbündel der *Lycopodien*. Bot. Arch. Bd. XIII. 1925 (I).
- Über den Strangverlauf und die Strangverbindungen in den radialen Leitbündeln. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. LXV. 1925 (II).
- MEZ, C., Drei Vorträge über die Stammesgeschichte der Pflanzenwelt. Vortrag III: Der sero-diagnostische Stammbaum des Pflanzenreichs. Freising-München 1925.

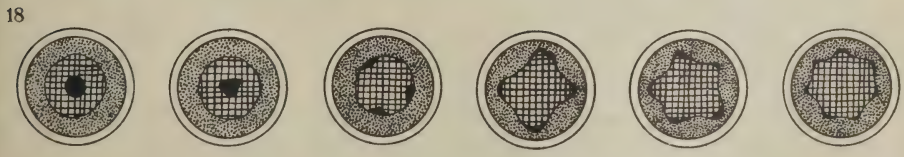
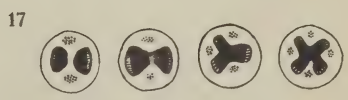
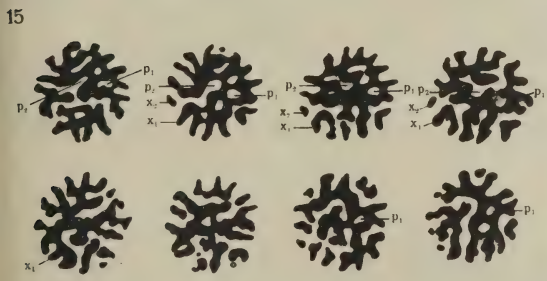
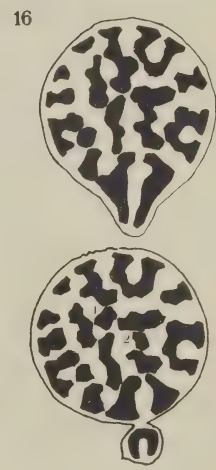
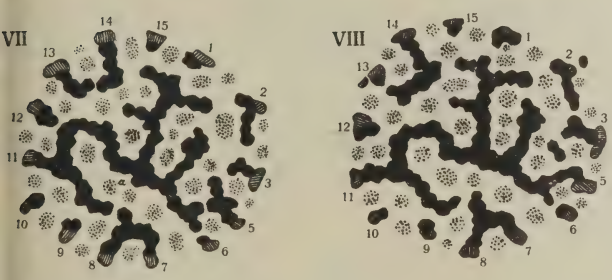
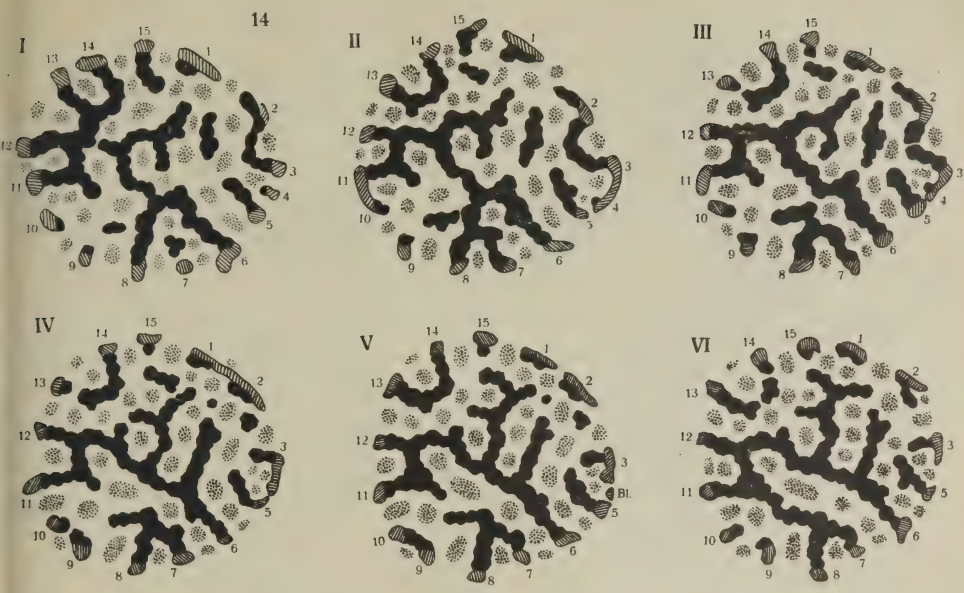
- MISCHKE, W., Sero-diagnostische Untersuchungen über strittige Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnospermen und über den Anschluß von Ceratophyllum. Bot. Arch. Bd. XI. 1925.
- STEINCKE, F., Die Sero-Diagnostik als Hilfsmittel botanischer Verwandtschaftsforschung. Der Naturforscher Bd. II. 1925.
- Serodiagnostische Verwandtschaftsforschung in der Botanik. Naturwissenschaftliche Monatshefte f. d. biol., chem., geogr. u. geol. Unterricht. 1925.
- STOCKEY, A. G., The roots of *Lycopodium pithyoides*. Bot. Gaz. Bd. XLIV. 1907.
- STRASBURGER, E., Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Bot. Zeitg. 1873.
- STOLLEY, E., Die Psilophyten. I. Alter und Reihenfolge der Psilophyten in den Devonflore. II. Stellung der Psilophyten im System des Pflanzenreiches. III. Geologie und botanische Serodiagnostik. 18. Jahresber. d. Niedersächs. Geolog. Vereins zu Hannover. 1925.
- TURNER, J. J., Origin and Development of the Vascular System of *Lycopodium lucidulum*. Bot. Gaz. Bd. LXXVIII. 1924.
- WARDLAW, C. W., Size in Relation to Internal Morphology. No. I. Distribution of the Xylem in the Vascular System of *Psilotum*, *Tmesipteris* and *Lycopodium*. Transact. R. Soc. Edinburgh Bd. LIII. 1924.
- WETTSTEIN, R. v., Handbuch der systematischen Botanik Bd. I, 3. Aufl., 1923.
- WIGGLESWORTH, G., The Young Sporophytes of *Lycopodium complanatum* and *Lycopodium clavatum*. Annals of Bot. XXI. 1907.
- WORSDELL, W. C., The Evolution of the Vascular Tissue of Plants. Bot. Gaz. XXXIV. 1902.
- ZIEGENSPECK, H., Der serologische Stammbaum des Pflanzenreiches und die Phytopaläontologie. Bot. Arch. Bd. IX. 1925.
- Die Stelärtheorie und der serologische Stammbaum. Bot. Arch. Bd. X. 1925.

Tafel-Erklärungen.

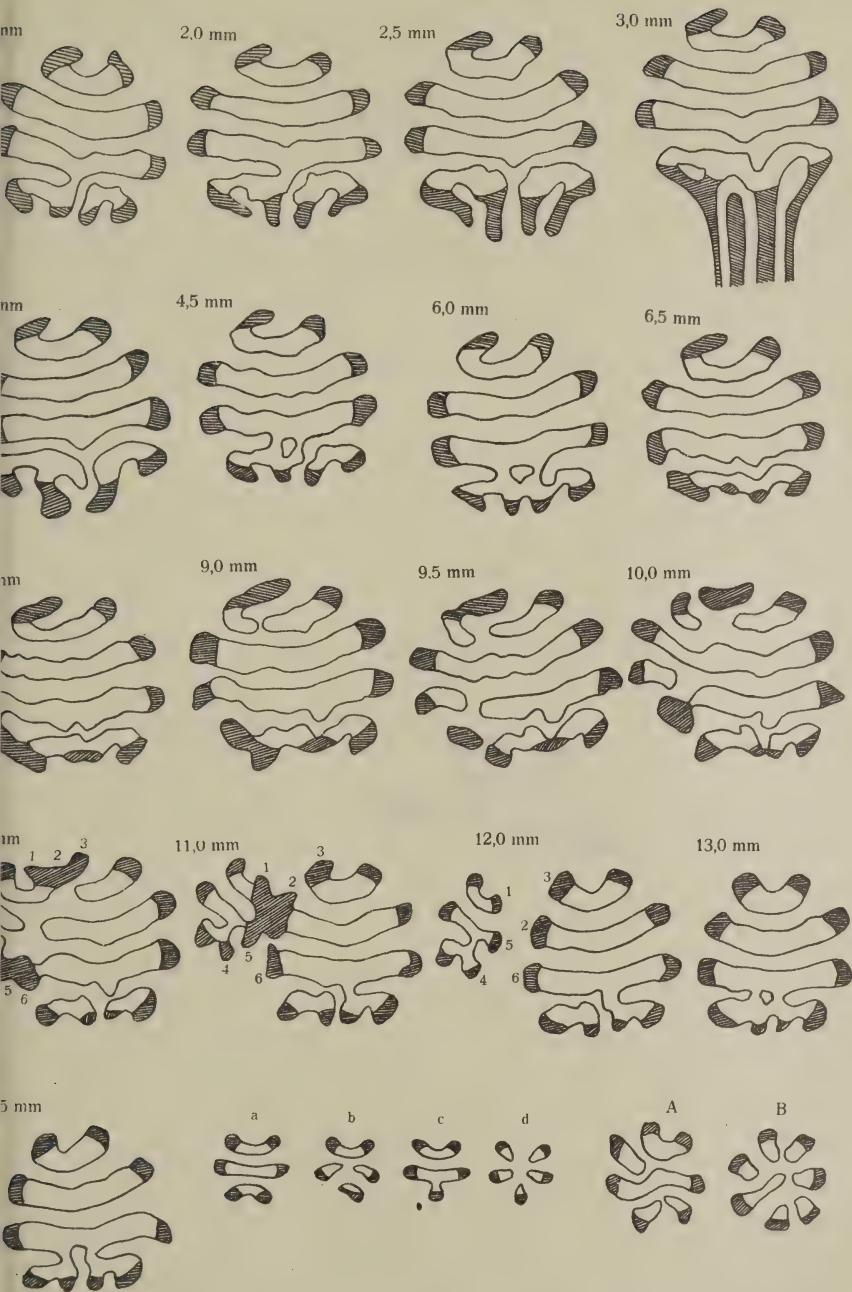
- Taf. X. Abb. 1. Schnittserie durch *Lycopodium selago*. Aus FR. J. MEYER 1926.
- » 2—13. Querschnitte durch die Leitbündel von:
 - » 2. *Lycopodium varium* (strobilustragender Zweig),
 - » 3. *L. densum*,
 - » 4. *L. scariosum*,
 - » 5. *L. Billardieri*,
 - » 6. *L. squarrosom*,
 - » 7. *L. cernuum*,
 - » 8. *L. varium* (Strobilus),
 - » 9. *L. Billardieri*,
 - » 10. *L. carinatum* (Strobilus-Spitze),
 - » 11. *L. carinatum* (Strobilus),
 - » 12 und 13. *L. phlegmaria* (Strobilus).
- 2, 8—13 nach HILL (1914), 3—5 nach HOLLOWAY (1909), 6—7 nach JONES (1905).
- Taf. XI. Abb. 14. Schnittserie durch *L. dichotomum*. Aus FR. J. MEYER (1926).
- » 15. Schnittserie durch *L. squarrosom*. Nach JONES (1905).
 - » 16. Zwei Schnitte durch *L. pithyoides*. An den mit 1 und 2 bezeichneten Stellen des unteren Schnittes hat eine Gabelung der entsprechenden Tracheenstränge des oberen Schnittes stattgefunden. Außerdem zeigen die Schnitte die Abzweigung einer Wurzel. Nach STOCKEY (1907).
 - » 17. Ontogenetische Entwicklung des Leitbündels von *L. volubile*. Nach HOLLOWAY (1909).
 - » 18. Ontogenetische Entwicklung des Leitbündels von *Selaginella spinulosa*. Nach HARVEY-GIBSON aus BOWER (1908).
- Taf. XII. Schnittserie durch *L. annotinum*. Aus FR. J. MEYER (1926).
- » XIII. Schematische Darstellung der Phylogenie der Pteridophytenleitbündel.



THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

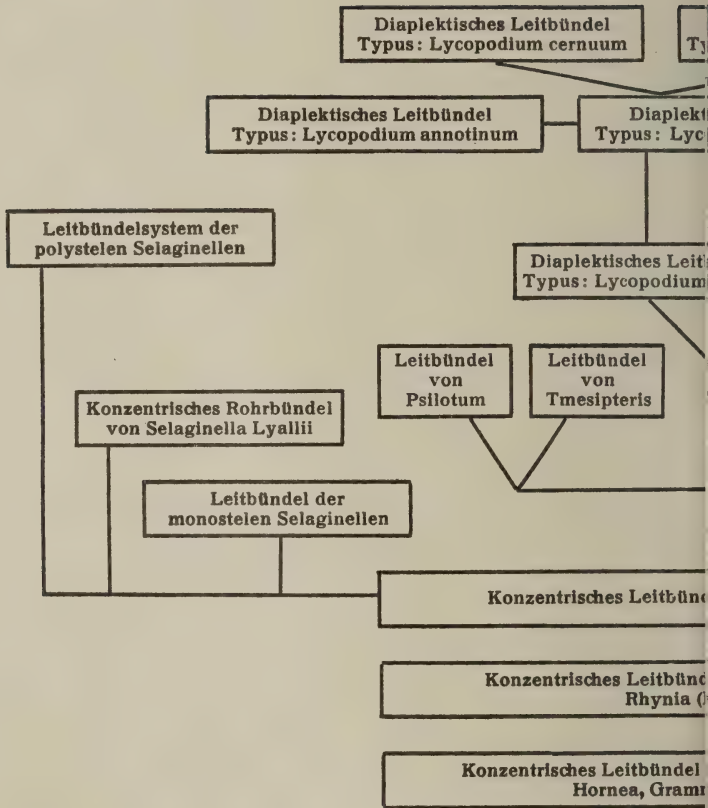


THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS

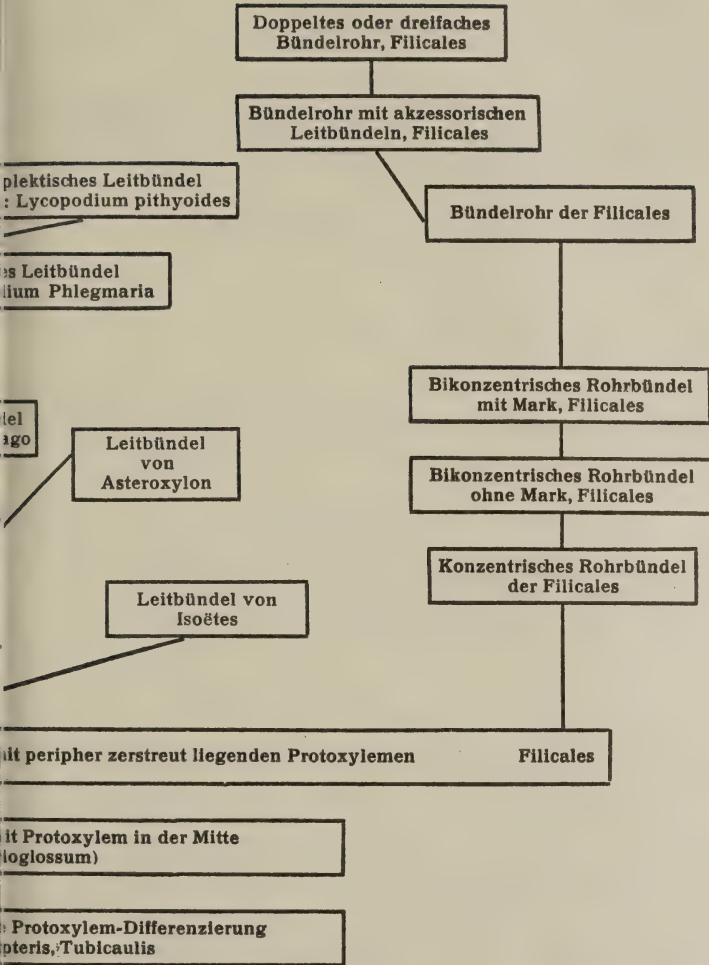


Lycopodium annotinum, horizontaler Sproß
 A—B kräftiger, a—d schwächerer aufrechter Sproß

THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF ILLINOIS



Schematische Darstellung der Phy



Genie der Pteridophyten-Leitbündel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [60](#)

Autor(en)/Author(s): Meyer Fritz Jürgen

Artikel/Article: [Die diaplektischen Leitbündel der Lycopodien m Lichte der vergleichenden Anatomie und der Paläobotanik nebst einem Ausblick auf die übrigen Pteridophyten. 317-344](#)