PSARONIEN UND MARATTIACEEN

VERGLEICHEND ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG

VON

KARL RUDOLPH.

Mit 3 Tafeln.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 16. FEBRUAR 1905.

In den Ablagerungen der oberen Kohlenformation und des Rotliegenden sind uns an verschiedenen Fundstellen in Böhmen, Sachsen, Thüringen, im zentralen Frankreich und in verschiedenen Teilen von Amerika verkieselte Farnstämme von bestimmter, verwandter anatomischer Struktur überliefert, welche unter dem paläontologischen Gattungsnamen Psaronius zusammengefaßt werden. Den alten Mineralogen und Schmucksteinhändlern waren sie als Starsteine, Wurm oder Augensteine bekannt. Die anatomische Struktur dieser Psaronien ist in wunderbarer Weise oft bis auf das zarteste Zellgewebe durch die Verkieselung erhalten und wir besitzen daher einen weitgehenden Einblick in den Bau dieser Stämme. Im Gegensatze dazu haben wir noch keine sichere Kenntnis von der systematischen Stellung derselben, da sie noch nie in natürlichem Zusammenhang mit Fruktifikationsorganen gefunden wurden. Wir sind daher zu ihrer Beurteilung auf den anatomischen Vergleich allein angewiesen. Die Mehrzahl der Forscher stellt sie in die Nähe der Marattiaceen, doch ist seit Stenzel's in den Jahren 1854 und 1865 erschienenen Arbeiten »über die Starsteine«, die ihn dazu führten, sie den Polypodiaceen zuzuzählen, kein eingehender Vergleich derselben mit den rezenten Farnen mehr unternommen worden. Ein solcher aber ließ Resultate erwarten, die für die Geschichte der heutigen Farne wie für unsere Kenntnis ihres gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisses einen neuen Beitrag liefern können. Durch Herrn Professor von Wettstein's gütige Vermittlung war mir aus der k. k. geologischen Reichsanstalt in Wien eine Anzahl Exemplare von Psaronien zur Bearbeitung überlassen worden und dieses Material, das für die Kenntnis der Anatomie der Psaronien selbst nicht viel wesentlich Neues liefern konnte, gab mir Veranlassung auf Anregung des Herrn Professor von Wettstein neuerdings den Versuch eines solchen Vergleiches zu unternehmen.

Bezüglich der Geschichte unserer Kenntnis von den Psaronien kann ich auf die Zusammenfassung der älteren Literatur bei Stenzel (3)[1], bezüglich der neueren Literatur auf Zeiller (8), auf die »Einlei-

[1] Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf die am Schluß folgende Literaturübersicht.

Digitized by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge (MA), Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

leitung in die Paläophytologie« von Graf Solms Laubach und die Literaturübersicht am Schlusse dieser Abhandlung, sowie auf den Seite 8[172] folgenden Abschnitt, in welchem die bisherigen Äußerungen über die systematische Stellung der Psaronien zusammengefaßt werden, verweisen.

Das mir aus der geologischen Reichsanstalt überlassene Material stammt vorwiegend von Neupaka im nordöstlichen Böhmen, zum Teil auch von Chemnitz in Sachsen. Aus diesem Material wurden die geeignetsten Stücke zur genaueren anatomischen Untersuchung ausgewählt und von diesen mehrere Dünnschliffe angefertigt und es soll im folgenden angesichts der Seltenheit des Materiales zunächst eine Beschreibung dieser untersuchten Exemplare gegeben werden.

Im Material befand sich ein Stück, welches die Stammgefäßbündel noch ziemlich gut in ihrer natürlichen Anordnung erhalten zeigte. Es konnte aber nicht mit Sicherheit einer der aufgestellten Arten zugezählt werden. Der Längsdurchmesser dieses in Taf. I, Fig. 1 abgebildeten Stämmchens beträgt für den Gefäßbündel führenden zentralen Teil 4 *cm*, wozu dann beiderseits noch eine etwa 1 *cm* dicke Wurzelschicht kommt, die Höhe des Stückes ebenfalls 4 *cm*. Die Außenfläche läßt nur die senkrecht oder etwas schief verlaufenden Wurzeln erkennen. Wie die Anordnung der Gefäßbündel zeigt, gehört der Stamm zweifellos zu den zweizeilig beblätterten Formen der Psaronien, welche aber nicht wie die zweizeilig beblätterten Farne von heute dorsiventral gebaut waren und horizontal lagen, sondern, wie sich aus der allseits gleichmäßigen Verteilung der Wurzeln ergibt, aufrecht standen. Der durch Druck eigentümlich deformierte zentrale Teil des Stammes ist von einer starken, vielfach zerbrochenen Bastscheide (*S* in Fig. 1) umgeben, deren Zellen wie gewöhnlich bei den Bastscheiden der Psaronien in deutlichen radialen Reihen und konzentrischen Kreisen angeordnet sind. Innerhalb dieser Bastscheide liegen zehn ziemlich starke und breite Gefäßplatten, welche alle untereinander parallel gestellt und an den Enden eingefaltet oder knopffartig angeschwollen sind. Ab und zu sind je zwei symetrisch liegende derartige Platten durch Queranastomosen verbunden, so hier das innerste, das zweite und das vorletzte Bündelpaar. Außerhalb dieser Bündel liegen in unregelmäßiger Stellung Fragmente beträchtlich dünnerer Bänder, welche nach der Analogie mit anderen Psaronien zweifellos bestimmt waren, als Blattgefäßbündel auszutreten.

Die Zahl der austretenden Bündel konnte nicht festgestellt werden. Es ist zweifelhaft, ob das obere derartige Bündel B_1 von den Außenplatten sich selbst schon losgelöst hat oder durch den Druck losgerissen wurde. Auf der entgegengesetzten, hier nicht abgebildeten Seite des Stückes, welche von dieser etwa 4 *cm* entfernt war, ist B_1 deutlich von den Stammbündeln losgetrennt und an den Rändern scheinbar eingerollt. Während diese Ränder abgerissen sind, bildet es im übrigen ein einheitliches Bündel und dürfte vielleicht als solches auch den Stamm verlassen. Statt des zweiten Plattenpaares ist auf dieser anderen Fläche, auf Seite des Bündels B_2 das dritte Paar (von innen her gezählt) durch Queranastomose verbunden. Innerhalb des klammerförmigen Mittelpaares tritt ein kleines zylindrisches Bündelchen auf. Gegen B_2 waren die Bündel auf dieser Seite zu sehr zerstört, um mit Sicherheit ihre Lage noch angeben zu können. Es scheint, daß die Anastomose, die in unserer Abbildung vermutlich das vierte Plattenpaar verband, sich losgelöst hat, um nun das fünfte zu vereinen. Es scheinen also im Vergleich zur abgebildeten Fläche auf dieser Seite des Stückes die Blattgefäßbündel und Queranastomosen weiter nach außen gerückt zu sein und es entspricht daher die Abbildung der Unterseite des Stückes. Die Anordnung der Wurzeln ist weniger regelmäßig als sonst bei Psaronien. Sie sind mittelmäßig groß und besitzen eine sehr starke Bastscheide. Im Xylem der Stammbündel läßt sich kein Holzparenchym mit Sicherheit erkennen.

Unter den bei Corda, Stenzel, Göppert, Zeiller und Renault angeführten Arten zeigt diese Form Ähnlichkeit mit *Psaronius scolecolithus* Ung., *Ps. musaeformis Corda* und *Ps. Ungeri Corda*. Als *Ps. scolecolithus* war es bereits in der Aufstellung der Reichsanstalt bezeichnet. Die Größe der Wurzeln und die beträchtliche Dicke der Bastscheide derselben stimmt sehr gut überein, auch die Zahl und Größe der Gefäßbänder, doch ist leider bei den abgebildeten Exemplaren von *Ps. scolecolithus* die natürliche Anordnung der Gefäßbündel nie deutlich erhalten. Stenzel gibt (3) ausdrücklich als Merkmal an: fasciae vasorum non amplectentes. Bei unserem Exemplar sieht man deutlich umfassende Gefäßbündel, doch dürfte nach dem Prinzipe des Gefäßbündelverlaufes der Psaronien, das sich von gut erhaltenen Stücken

ableiten läßt, wohl bei allen Psaronien ein zeitweises »Umfassen« der Gefäßbänder durch Auftreten von Queranastomosen erfolgen und das Fehlen derselben bei den beschriebenen Stücken von *scolecolithus* rein zufällig sein. Ebenso dürfte die von unserm Stück abweichende Form des mittleren Bündelpaares nicht ursprünglich sein.

Sehr groß ist die Übereinstimmung in Zahl und Anordnung der Gefäßbündel mit *Ps. musaeformis* und zwar mit *Ps. mus.* var. *genuinus*, abgebildet von Stenzel in Göppert's Flora der permischen Formation (4) Taf. VI, Fig. 5 und 7. Von diesem weicht das Exemplar aber wieder ab durch bedeutendere Stärke der Gefäßbänder und die beträchtliche Größe der Wurzeln.

Größe und Anordnung der Gefäßbündel stimmt am besten mit *Ps. Ungeri*, wobei ich allerdings annehme, daß die gerade gestreckte Gestalt der Queranastomosen an unserem Stücke nur eine zufällige Verzerrung der jedenfalls natürlichen Hufeisenform derselben, wie sie dort auftritt, darstellt. Leider fehlt dem abgebildeten *Ps. Ungeri* (4), Taf. V, Fig. 6 die äußere Stammpartie, so daß sich über das Vorhandensein einer Bastscheide und über die Beschaffenheit der Wurzeln nichts aussagen läßt. Hier finden wir auch zylindrische Bündel innerhalb des inneren klammerförmigen Plattenpaares. Zum Unterschied ist aber hier ein Plattenpaar mehr vorhanden, doch mag die Zahl derselben mit dem Alter des Stammes in Beziehung stehen.

Die in älteren Diagnosen als Merkmal angeführte »vagina propria« der Gefäßbündel ist offenbar nichts anderes als das Phloem, welches durch seine kleinzellige Beschaffenheit in etwas abweichender Art versteinert. Dies geht deutlich aus den Abbildungen bei Corda hervor. Zeiller erwähnt nichts von einer eigenen Gefäßbündelscheide und sagt nur, daß die zone libereinne »vielleicht zum Teil sklerifiziert sei«. Diese »teilweise Sklerifizierung« dürfte vielleicht auch nur auf das Protophloem zurück zu führen sein.

In den anatomischen Einzelheiten interessanter war ein anderes Exemplar, ein Bruchstück aus der Wurzelrinde von *Psaronius asterolithus*. Das Stück umfaßt noch einen Teil der äußeren Rindenpartie des Stammes und daran anschließend die Masse freier Wurzeln, die, aus dem Gewebe bereits herausgetreten, den Stamm äußerlich umhüllen. Es zeigt, ähnlich wie es Stenzel (3) schildert, von innen nach außen zu in allmählich regelmäßigem Übergang wie an sukzessiven Querschnitten verschiedene Entwicklungsstadien der Wurzeln.

Zu innerst sehen wir Wurzeln mit starker Bastscheide, noch in ein Gewebe eingeschlossen und mit diesem verwachsen, das von fast allen Autoren als zum Grundgewebe des Stammes gehörig aufgefaßt wird. Nach außen hin nimmt dann der Umfang der Wurzeln stark zu, sie verzweigen sich und die Bastscheide wird schwächer. Die Größenunterschiede zwischen den inneren und äußeren Wurzeln sind beträchtlich, doch findet ein allmählicher Übergang statt. Es beträgt der durchschnittliche Durchmesser der noch im Stamm eingeschlossenen Wurzeln 3·5 *mm*, der der äußersten 8 *mm*. Auf dem Querschnitt sind die äußersten großen Wurzeln die jüngsten, welche bedeutend höher am Stamm entstanden, auf langem Wege herabgewachsen sind und die nächst älteren Wurzeln überlagern. Die regelmäßige Aufeinanderfolge der verschiedenen Altersstadien auf dem Radius des Querschnittes spricht für eine regelmäßige, akropetale Entstehungsfolge der Wurzeln an den Stammgefäßbündeln. Diese Annahme wird auch dadurch noch unterstützt und erweitert, daß wir bei den meisten Psaronien die noch im Gewebe eingeschlossenen Wurzeln in deutlichen, radialen Reihen angeordnet finden, wobei die Wurzeln nach außen zu an Größe immer mehr zunehmen. Diese Anordnung läßt auch darauf schließen, daß sie in vertikalen Reihen an den Stammgefäßbündeln entstanden. Diese radialen Reihen entspringen rings um den ganzen Umfang des Stammes, doch können wir oft beobachten, daß an den Stellen, wo die Blattgefäßbünde austreten, die Wurzeln schütterer stehen und nur starke Wurzeln getroffen werden, doch sind auch diese in radialen Reihen angeordnet. Sie dürften an jenen Stellen des peripheren Gefäßbündelzylinders, die zwischen zwei in der Orthostiche aufeinander folgenden Blättern gelegen sind, entspringen.

Von dieser Entstehungsfolge gibt eine Abbildung des *Pecopteris Sterzeli* in Renault's »fossilen Flora von Commentry« (7) Taf. VIII uns ein wirkliches Bild. Hier sind deutlich die »peripheren Stelen« Zeiller's, welche in Schlangenwindungen zwischen den Blattnarben aufwärts ziehen, zu

erkennen und an diesen wie an den Gefäßbündeln zwischen zwei übereinanderstehenden Blättern sehen wir die Narben der Wurzeln in deutlichen vertikalen Längsreihen.

Die verschiedenen Partien dieses Stückes wurden an Querschliffen untersucht. Ein Teil der innersten Partie ist in Taf. I, Fig. 3 abgebildet. Der Schliff zeigt die Wurzeln noch in ein Füllgewebe eingebettet, welches wie erwähnt nach der üblichen Deutung der äußeren Stammrinde entspricht, während die nach außen nächstfolgenden Wurzeln bereits aus dem Stamme herausgetreten sind. Sie besitzen den für *Ps. asterolithus* charakteristischen Bau: eine starke, aus ungefähr 7 bis 9 Zellagen bestehende Bastscheide (*S*), ein weitmaschiges lückiges Grundgewebe (*G*), das hie und da dunkle Sekretbehälter enthält, und einen 7- bis 8strahligen Gefäßbündelzylinder, dessen Tracheiden bis zum Zentrum reichen. Bei einigen Wurzeln waren auch noch das Phloem, die Gefäßbündelscheide und die angrenzenden Grundgewebsschichten teilweise erhalten. Eine Anzahl dieser in der äußersten Zone des Rindengewebes liegenden Wurzeln umschloß auch schon eine zweite mehr minder kleinere Wurzel, eine Erscheinung, die dann in den nächstfolgenden Partien so auffällig wird.

Sehr eigenartig und auffallend ist die Anordnung der Zellen des Füllgewebes zwischen den Wurzeln. Sie stehen in radialen Längsreihen, sind radial gestreckt und ziehen in langen Zügen zwischen zwei seitlich benachbarten Wurzeln durch oder verbinden zwei radial aufeinander folgende, wobei sie teils mit ihren Längsseiten mit den anstoßenden Wurzeln verwachsen (Fig. 3, *B*), teils mit ihren Schmalseiten an einzelne Zellen des Umfanges derselben ansetzen (Fig. 3, *b*), von denen sie dann wie Trichome auszugehen scheinen. Für das Zustandekommen dieser merkwürdigen Anordnung der Zellen läßt sich auch bei der üblichen Annahme, daß sie dem Rindengewebe des Stammes angehören, eine Erklärung geben. Die Zellen waren ursprünglich in radialen Reihen angeordnet. Zwischen diese dringen von oben her die Wurzeln ein, biegen die Zellreihen auseinander und pressen sie seitlich zwischen sich zusammen. Dadurch kommt es zur Längsstreckung der Zellen, indem sie jetzt nur mehr in radialer Richtung weiterwachsen können. Diese Längsstreckung veranlaßt zum Teil auch mit die gewaltige Dicke des Rindengewebes. Während so ein Teil der Zellreihen sich seitlich ausbiegt, werden die anderen direkt durch Wurzeln quer zersprengt und setzen mit den Rändern wieder an diese an, um mit ihnen zu verwachsen. Auffallend ist hier zunächst nur die Anordnung der Zellen des Grundgewebes in radialen Längsreihen. Stenzel hat aber schon in überzeugender Weise gezeigt, daß die ganze Gewebsmasse der von Wurzeln durchwachsenen äußeren Stammpartie, die wir mit Zeiller kurz als »Wurzelring« bezeichnen wollen, sekundär nach dem Abfall der Blätter gebildet wird. Diese Annahme stützt sich auf die Tatsache, daß wir niemals ein Blattbündel in diesem Wurzelring finden. Stenzel nahm aus diesem Grunde an, daß die Blätter in gleicher Weise wie bei vielen Cyatheaceen bis zur Stammoberfläche abfallen und daß dann erst in Verbindung mit der massenhaften Entwicklung der Wurzeln eine Vermehrung des Rindengewebes eintritt, wobei auch die Blattnarben überwuchert werden.

Nach dieser Darlegung Stenzel's wäre dieses Gewebe zunächst etwa einem Periderm oder einem Phelloderm zu vergleichen. Damit stimmt nun auch die sonst seltene radialreihige Anordnung der Zellen überein.

Angesichts der oft enormen Dimensionen des Wurzelringes im Verhältnis zum zentralen Gefäßbündel führenden Teil des Stammes muß allerdings eine derartige Bildung sehr fremdartig erscheinen. So befindet sich im kaiserlichen Hofmuseum zu Wien ein Exemplar von *Psaronius Cottai*, bei welchem der Radius des zentralen Teiles 17 *mm* maß, während die Dicke des Wurzelringes vom äußersten Gefäßbündel bis zur Außenlinie des Stückes 165 *mm*, also fast zehnmal mehr, betrug, und hiebei läßt die radiale Anordnung der Wurzeln innerhalb dieses Ringes, die durchgehends gleiche Färbung der Versteinerungsmasse, die unveränderte Beschaffenheit der Wurzeln im innersten und äußersten Teile des Stammes vermuten, daß alle diese Wurzeln noch in diesem Rindengewebe des Stammes eingebettet sind.

Ein Analogon für ein solches, allerdings selten mächtiges sekundäres Dickenwachstum der Rinde findet sich aber auch bei anderen fossillen Stämmen, und zwar bei Lepidodendren, z. B. bei *Lepidodendron sclaginoides*, wo, wie Graf Solms-Laubach (24) S. 227 beschreibt, ebenfalls ein sekundäres Dicken-

wachstum der Rinde und des Stammes durch Bildung eines mächtigen, unverkorkten Phelloderms eintritt.

Eine andere Deutung dieses zwischen den Wurzeln ausgebreiteten Gewebes geben Farmer und Hill in einer Untersuchung über die Anatomie von *Angiopteris* (30). Die beiden Autoren erörtern hierin auch das Verwandtschaftsverhältnis zwischen Psaronien und Marattiaceen, das sich unter anderen auch auf die Ähnlichkeit zwischen der von Wurzeln durchwachsenen Rinde der Marattiaceen und der anscheinend ähnlichen Struktur der Psaronien gründe. Es sei aber — meinen sie — schwierig, die bisherige Deutung dieses Gewebes der Psaronien ohne weiteres anzunehmen. Bei Annahme eines sekundären Dickenwachstums der Rinde sei es nicht leicht einzusehen, wie die Gefäßbündel für die Blätter, welche die Rinde schief durchlaufen, so zerstört werden können, daß sie nicht eine Spur ihrer Existenz zurücklassen. (Die Autoren scheinen die eben geschilderte Überlegung Stenzel's nicht berücksichtigt zu haben.)

Dieses Gewebe unterscheide sich von dem wurzeldurchwachsenen Stammparenchym der Marattiaceen sehr deutlich, indem dort die Wurzeln augenfällig Eindringlinge in diesem Gewebe bilden und von ihm scharf getrennt sind, während hier ihre äußeren Zellschichten allmählich in dieses Gewebe übergehen und sie sprechen auf Grund der Anordnung der Zellen die Vermutung aus, daß die Bildung dieser Gewebe dadurch erfolge, daß von den Wurzeln selbst haarartige Bildungen ausgehen, welche sich untereinander zu einem Pseudoparenchym verbinden und verflechten.

Es ist allerdings Tatsache, daß der Anschluß dieses Parenchyms an die Wurzeln vielfach den Eindruck einer derartigen Entstehung hervorruft und der von Williamson (11) beschriebene und abgebildete *Psaronius Renaultii*, von dem Williamson sagt: ».... we find the parenchymatous cortical cells — er spricht vom Rindenparenchym des Stammes — increasing still further in size, becoming lax in their aggregation, and finally being prolonged into a number of epidermal hairs such as frequently clothe the adventitious roots of living tree ferns« (zum Beispiel *Cyathea dealbata*) und ».... the interspaces between the rootlets are seen to be occupied by numerous epidermal hairs«, scheint ebenfalls diese Deutung nahe zu legen. Aber Williamson selbst deutet dieses Verhalten im Sinne der älteren Auffassung, indem er dieses Gewebe als Rindengewebe bezeichnet, und weiters sagt ».... Fig. 19 *b* shows, that these hairs are but extensions of the outermost interradicular parenchyma«.

Wenn wir die Auffassung Farmer's und Hill's auf das tatsächlich zu beobachtende Verhalten anwenden wollen, so müssen wir annehmen, daß diese Art Wurzelhaare nur von ein oder zwei getrennten Partien des Wurzelquerschnittes ausgehen (vergl. Fig. 3, Taf. I), ständig untereinander verwachsen, horizontal nach ein oder zwei Richtungen ausstrahlen und daß sie, aus zahlreichen Zellen bestehend, eine verhältnismäßig kolossale Länge erreichen. Schon diese Vorstellung macht die Deutung unwahrscheinlich.

Ich beobachtete aber ferner an Schliffen von *Psaronius helmintholithus* mit Sicherheit, daß diese Zellreihen zunächst von der den ganzen Stamm umgebenden Bastscheide, also vom Stamm selbst ausgehen und daß sie, zweifellos untereinander verwachsen, ein geschlossenes, allerdings etwas unregelmäßiges Gewebe bilden. Man kann beim weiteren Verfolg dieser Zellreihen deutlich sehen, wie dieselben, sobald sie auf Wurzeln treffen, diesen seitlich ausweichen, bzw. von ihnen auseinander gedrängt werden und wie sie, an den Wurzeln vorbeiziehend, nur seitlich mit ihnen verwachsen. Wenn wir dann weiterhin Zellreihen sehen, welche von den Wurzeln selbst auszugehen scheinen, so läßt sich hiefür die oben versuchte Erklärung geben.

Es dürfte also dieses Gewebe tatsächlich dem Stamm angehören. Die oben geschilderte radialreihige Anordnung der Wurzeln scheint eben dadurch zustande zu kommen, daß die Wurzeln in ein schon vorhandenes und nicht von ihnen selbst gebildetes Gewebe eindringen; denn sobald sie aus diesem heraustreten, wird ihre Anordnung gänzlich regellos.

Ein Phellogen konnte ich allerdings nicht finden. Die Art und Weise der Entstehung des Gewebes läßt sich nicht mit Sicherheit erkennen. Es hat den Anschein, daß die Zellteilung, die zu seiner Bildung

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Digital Download from Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org

führt, in beliebigen Zellen auftreten kann, wie etwa bei dem Pseudophelloid der Marattiaceen. Dafür spricht der Umstand, daß häufig diese Zellreihen in zersprengte Wurzeln hineinwachsen, wie Zeiller beschreibt und ich selbst auch beobachtete. Ferner sieht man auch bei genauerer Beobachtung ab und zu, daß eine Zellreihe plötzlich, mit einer abgerundeten Zellee abschließend, aufhört, daß also die Zellreihen ungleich lang sind und wahrscheinlich ihr Wachstum ziemlich unabhängig voneinander vor sich geht. Wie immer beschrieben wurde und wie man auch wieder an Fig. 2, Taf. I bei *A* sieht, verliert sich dieses Gewebe, ohne scharfe Grenze, unregelmäßig in der den Ring freier Wurzeln ausfüllenden Gesteinsmasse. Es ist leicht möglich, daß der von Williamson bei *Psaronia Renaultii* geschilderte Einzelfall den typischen Fall darstellt, daß sich dieses Gewebe gewöhnlich nach außen hin in einzelne Haare auflöst.

Die lang andauernde Wachstums- und Teilungsfähigkeit der Zellen, die aus dem Hineinwachsen in zersprengte Wurzeln folgt und ferner Andeutungen eines Stoffverkehres zwischen den Wurzeln und diesem Gewebe, die sich aus dem Vorhandensein von Durchlaßzonen in den Bastscheiden der Wurzeln, welche weiter unten besprochen werden sollen, erschließen lassen, sprechen dafür, daß die Zellen dieses Gewebes lebend und nicht verkorkt waren.

Nach all diesem läßt sich das Gewebe weder vollkommen mit einem Periderm, bezw. Phelloderm noch mit Haarbildungen vergleichen. Es steht gewissermaßen in der Mitte zwischen beiden und ist ganz eigener Art. Der Haarfilz bei verschiedenen Cyatheaceen z. B. Cibotium ist ihm jedenfalls physiologisch verwandt und vielleicht auch entwicklungsgeschichtlich homolog.

Wir kommen nun in die Zone jener Wurzeln, welche bereits aus dem Stamm ausgetreten sind. Diese auf den eigentlichen Stamm unmittelbar folgende Partie ist in Fig. 3 dargestellt. Hier sehen wir das merkwürdige, bei dieser Art immer wiederkehrende Bild der Ineinanderschachtelung der Wurzeln. Das gleiche Verhalten findet sich wieder bei *Psaronius bohemicus* und *Ps. giganteus*, bei letzterem allerdings spärlicher.

Die Erscheinung ist sehr schwer verständlich und auch das vorliegende Stück vermag noch keine befriedigende Erklärung zu geben. Corda glaubt, daß diese »Ineinanderschachtelung«, wie er sich ausdrückt, dadurch zu stande kommt, daß eine ältere morsch gewordene Wurzel von einer jüngeren durchwachsen wird. Stenzel bespricht dieses Verhalten eingehend und schließt aus der Regelmäßigkeit der Erscheinung und aus der vermutlich akropetalen Entstehungsfolge der Wurzeln, die veranlaßt, daß die jüngeren Wurzeln die älteren einfach außen überlagern werden, daß diese eingeschlossenen Wurzeln Seitenwurzeln seien. Später, in Göppert's Flora des Perms, stößt er diese Meinung um, da er in einem Falle einen senkrecht zur Achse austretenden Seitenast einer Psaroniuswurzel sah, und schließt sich nun Corda an.

Das tatsächliche Verhalten ist, wie aus Taf. I, Fig. 2 zu entnehmen, folgendes: Jede größere Wurzel enthält ein oder mehrere andere Wurzeln in sich eingeschlossen. Von diesen letzteren sind immer eine oder zwei besonders stark entwickelt und stehen der Einschließenden an Größe oft nur wenig nach, im Bau und in der Höhe der anatomischen Ausbildung (Zahl der Xylemstrahlen etc.) vollkommen mit ihr übereinstimmend. Neben diesen großen Wurzeln finden sich häufig noch kleinere von anscheinend viel einfacherem Bau besonders im Xylem, wie dies auch Stenzel angibt (Fig. 2 *D*), welche teils ebenfalls von den großen Wurzeln eingeschlossen werden, häufiger aber zwischen diese zerstreut sind. Sie machen entschieden den Eindruck von Seitenwurzeln. In einigen Fällen, wie bei *E*, ist der Innenraum der einschließenden Wurzel gänzlich von der eingeschlossenen eingenommen und von der äußeren Wurzel bleiben nur mehr die Bastscheide und die äußere Rindenschicht erhalten, die wie eine Schale die kleinere Wurzel umgeben. In dieser letzteren Form zeigen sich alle Wurzeln der äußeren Partie des Wurzelringes. Wie erwähnt, finden solche Durchwachsungen auch schon innerhalb des Stammgewebes statt. In einigen Fällen ist hier die innere Wurzel beträchtlich kleiner und macht den Eindruck einer Seitenwurzel, in anderen steht sie der einschließenden wenig nach. Mitunter findet sich auch in der zweiten eine dritte, in dieser wieder eine vierte eingeschaltet. Auffallend ist, daß an dem von Zeiller abgebildeten Stück von

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ps. asterolithus von Autun (8) Taf. XXVI von dieser Erscheinung keine Spur zu sehen ist. Die Wurzel stehen hier auch in größeren Abständen voneinander.

Wie aus der Tatsache, daß noch vollkommen gesunde junge Wurzeln mit starker Bastscheide innerhalb des Stammgewebes schon durchwachsen sind und aus der mikroskopischen Beobachtung überhaupt hervorgeht, ist die Annahme, daß die Erscheinung auf Morschwerden der älteren Wurzeln beruht, ausgeschlossen. Die große Regelmäßigkeit, mit der diese Erscheinung bei jeder Wurzel auftritt, und die Tatsache, daß sie, so weit meine Erfahrung reicht, auf einige bestimmte Arten beschränkt ist, läßt ein zufälliges Durcheinanderwachsen der Wurzel unwahrscheinlich erscheinen und legt daher die Annahme nahe, daß wir es hier wirklich mit Seitenwurzeln zu tun haben, welche gesetzmäßig die Mutterwurzel steil nach unten durchwachsen und so lange in ihr eingeschlossen bleiben, eine allerdings seltsame Erscheinung, die aber in dem Verhalten der Hauptwurzeln im Stamm ihr Analogon fände. Dafür spricht auch der Umstand, daß diese Durchwachsung schon bei Wurzeln stattfindet, welche noch im Rindengewebe des Stammes eingeschlossen sind.

Gegen diese Annahme spricht aber entschieden die Größe der eingeschlossenen Wurzeln, welche auch im Bau den Hauptwurzeln vollkommen gleichen und keineswegs den Eindruck von Seitenwurzeln machen. Daneben treten wie erwähnt kleinere Wurzeln von einfacherem Bau meist zwischen den Hauptwurzeln zerstreut auf, welche mit großer Wahrscheinlichkeit als Seitenwurzeln zu deuten sind, und welche zum größten Teil wenigstens direkt aus der Mutterwurzel auszutreten scheinen. Wollen wir dennoch diese Erklärung beibehalten, so müssen wir annehmen, daß vielleicht infolge Raummangels ein Teil der Seitenwurzeln am Austritt verhindert wird und daher innerhalb der Mutterwurzel weiterwächst, welche, dadurch geschädigt, ihre Funktion vielleicht an einen der Seitenäste überträgt, der dann im Wachstum gefördert wird und dieselbe Ausbildung wie die Mutterwurzel erreicht, so daß hier eine Art sympodialer Verzweigung der Wurzel vorläge.

Die größere Wahrscheinlichkeit dürfte der anderen Erklärung zukommen, daß auch die größeren eingeschlossenen Wurzeln primäre Adventivwurzeln sind, welche mit derselben Kraft, mit der sie das Stammgewebe und die Bastscheide des Stammes durchwachsen haben, nun auch in andere gleichwertige Wurzeln eindringen. Doch liegen auch dagegen Bedenken vor. Es ist überhaupt rätselhaft, aus welchen Ursachen diese Durchwachsung so regelmäßig bei allen Wurzeln und gerade nur bei einigen Arten stattfindet, wodurch doch alle älteren Wurzeln schließlich von jüngeren zerstört und ihrer Funktionsfähigkeit beraubt werden. Aus der regelmäßigen akropetalen Entstehungsfolge der Wurzeln (vergl. S. 3 [—.] unten) ließe sich erwarten, daß diese sich einfach schichtenweise überlagern werden, so daß von einem Raummangel kaum die Rede sein könnte. Wir müssen annehmen, daß die Wurzeln bei ihrem Austritt aus dem Stamm ihre Richtung ändern, sich regelloser verflechten und dadurch gegenseitig durchdringen. Ferner wurde bereits erwähnt, daß auf jedem Querschnitt die jeweilig jüngsten Wurzeln den größten Durchmesser haben müssen, da die einzelnen Wurzeln von oben nach unten an Stärke zunehmen, so daß immer das starke untere Ende einer jüngeren Wurzel neben dem schwächeren oberen Teil einer älteren Wurzel zu liegen kommt, so daß es schwer vorstellbar ist, wie eine ältere Wurzel in ihrem oberen Teil eine jüngere einschließen kann. Wir können aber annehmen, daß die jüngere Wurzel mit ihrem naturgemäß wieder verjüngten Ende in die ältere eindringt und einmal eingeschlossen, an den normalen weiteren primären Dickenwachstum behindert wird oder daß die später angelegten Wurzeln überhaupt schwächer sind. Vielleicht läßt sich die ganze Erscheinung physiologisch dadurch erklären, daß dadurch die Nahrungszufuhr aus dem Boden abgekürzt werden soll, indem die jüngeren Wurzeln, welche den Boden noch nicht erreicht haben, die Nahrung direkt aus den tieferen älteren Wurzeln entnehmen.

Außer dem bedeutenden Erstarken und dem gegenseitigen Durchwachsen der Wurzeln tritt noch eine andere anatomische Änderung ein. Sofort nach dem Austritt aus dem Stamm ist, wie auch Stenzel beschreibt, die Bastscheide bedeutend schwächer geworden. Während sie im Stamm aus ungefähr 8—9 Zellagen bestand, wird sie nun von 3—4 Schichten gebildet. Dagegen tritt außerhalb derselben nun eine Zone dünnwandigen Parenchyms auf (Taf. III *P*, Fig. 1). Diese kommt einfach in der Weise zu stande,

daß die Zellen der äußeren Schichten der Wurzelrinde nicht mehr verdickt werden. Dieser Übergang erfolgt scheinbar allmählich, denn ich sah in einem Falle (Taf. II, Fig. 7) eine deutliche Übergangsform in der Dicke der Zellwände von der starken Bastscheide, wie sie etwa *S* in Taf. I, Fig. 3 zeigt, zu der Differenzierung in einen dünnwandigen äußeren Mantel und in die nun schmäler gewordene hypodermale Bastscheide (Fig. 8). Daß die Zellen des dünnwandigen Parenchyms den äußeren Zellen des ursprünglichen Bastmantels entsprechen, ergibt sich auch aus der gleichen Anordnung derselben.

Mitten in dem Geflecht freier Wurzeln erscheint ein Stämmchen von *Zygopteris*, welches, wie es auch Stenzel 1889 beobachtete, öfters an Psaronien gefunden wird. Es scheint an ihnen emporgeklettert zu sein oder saß den Stämmen vielleicht als Epiphyt auf. Das Stämmchen zeigt den für *Zygopteris* charakteristischen Bau: ein zentrales Leitbündel, einen mehrstrahligen Stern bildend, das Xylem von einem sehr dünnen Mark zerklüftet, das seine Strahlen auch in die des Sterns aussendet, ringsumgeben von einem wohlerhaltenen Phloem, in der Rinde reichlich mechanische Elemente.

Das von Mark zerklüfterte Xylem erinnert an die Osmundaceen, doch stimmen freilich die von Renault als zugehörig erkannten Sporangien nicht mit dieser Familie überein. Auch ein zugehöriges Wedelstück mit einem **H**förmigen Bündel fand sich daneben.

Die zu äußerst am Stück folgenden Wurzeln sind auf die doppelte Dicke im Vergleich zu den im Stamm liegenden herangewachsen und die einst umschließende Wurzel bildet nur mehr eine dünne Schale um dieselben.

Es wurden dann ferner nach Untersuchung dieses Exemplares mehrere Schliffe von *Ps. helmintholithus* angefertigt und untersucht. Das Füllgewebe des Wurzelringes war wohl erhalten und zeigte dieselbe Anordnung der Zellen wie bei *Ps. asterolithus*. In den Stammgefäßbündeln waren die Tracheiden in isolierten Gruppen angeordnet. Zwischen diesen dürfte sich also reichlich Holzparenchym befunden haben. Vom Phloem waren einzelne Partien deutlich zu erkennen. Doch genügten sie nicht für eine vergleichend anatomische Verwertung. An den Wurzeln konnte ich ferner die schon von Corda für diese Art erwähnten Unterbrechungen im Bastmantel erkennen. Wie an Taf. I, Fig. 4 und 4*a*, zu erkennen, entsteht dieselbe durch Auftreten einer regelmäßig abgegrenzten Partie zartwandigeren Parenchyms mitten im Bastmantel. Diese Durchbrechungen sind besonders auffällig und für diese Art charakteristisch bei *Ps. radiatus*, wo oft fünf derselben in einem Wurzelquerschnitt vorkommen. Ich konnte sie bei keiner anderen Art unter den Exemplaren des Hofmuseums und der geologischen Reichsanstalt mit Sicherheit wiedererkennen. Corda glaubt, daß sie mit dem Durchtritt von Seitenwurzeln in Zusammenhang stehen. Diese Annahme ist ausgeschlossen, da eine Verzweigung der Wurzeln innerhalb des Stammgewebes hier bestimmt nicht eintritt. Zeiller bildet ganz ähnliche Stellen bei *Ps. Brasiliensis* (8) Taf. 21) ab und meint, daß der Bastmantel mehr weniger aufgesprungen sei und daß der Riß durch Ausdehnung des Stammgewebes in die Öffnung hinein verschlossen werde und vernarbe. Wie Fig. 4, 4*a*, Taf. I zeigt, hat diese Erklärung für unseren Fall sehr wenig Wahrscheinlichkeit. Schon die Regelmäßigkeit, mit der diese Erscheinung bei diesen Arten auftritt, schließt eine zufällige Entstehung derselben aus. Auch lassen die Wurzeln von *Ps. radiatus* keinerlei sonstige Druckwirkung erkennen, die ein »Aufspringen« erklären würde, und Taf. I, Fig. 4 zeigt, daß die Zellen dieser Zone sich auffallend von denen des Stammgewebes unterscheiden, so daß es hier nicht vorstellbar ist, daß sich dasselbe in die Öffnung hinein ausgedehnt habe. Dagegen stimmen die Zellen in ihrer Anordnung und ungefähren Größe sehr gut mit den Bastzellen überein und sind offenbar nur eine unverdickte Partie der äußeren Wurzelrinde inmitten des Bastringes. Es läßt sich kaum eine andere Funktion derselben denken, als die, daß sie Durchlaßzonen für den Stoffverkehr zwischen Wurzel und Rindengewebe des Stammes bilden.

Eine ähnliche Erscheinung findet sich auch bei der den ganzen Stamm umgebenden Bastscheide. Hier treten einfache radiale Zellreihen mit unverdickten Wänden auf, welche die Bastscheide quer durchziehen und sich deutlich auf dem Querschliff von den angrenzenden Bastzellen abheben. Sie dienen jedenfalls der Ernährung des mächtigen Gewebes im Wurzelring. Eine Abbildung derselben findet sich bei Corda (2), Taf. 37 *(Ps. radiatus)*.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original uploaded from The Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at)

Nachdem wir so neuerlich Einblick in den feineren anatomischen Bau der Psaronien genommen haben, gehen wir dazu über, ihre Beziehungen zur heutigen Pflanzenwelt zu ermitteln.

Vergleich mit rezenten Farnen.

Es ist erklärlich, daß in der ersten Zeit, als noch die Instrumente für eine genauere Untersuchung fehlten, die merkwürdigen »Star-« und »Wurmsteine« oft die abenteuerlichsten Deutungen fanden, über die Stenzel ein interessantes Referat gibt. So wurden sie z. B. bald für Korallen, bald für Crinoidenstiele erklärt. Als man ihre pflanzliche Natur erkannte, galten sie lange als Palmenstämme, wobei man die Wurzeln für die zerstreut stehenden Gefäßbündel des Monokotylenstammes hielt. Von Sprengel (29.) wurden sie zum erstenmale im Jahre 1828 als Farne erkannt und Cotta, der die Gattung »*Psaronius*« aufstellte (1.), pflichtet ihm bei. Doch wurden noch lange Zeit die einzelnen Teile falsch erklärt bis Brogniart als Erster die richtige Deutung für die Achse und die Wurzeln gab.

Gleichzeitig stellte sie dieser Forscher zu den Lykopadiaceen, eine Annahme, die heute wohl keiner Widerlegung mehr bedarf. Das Problem der systematischen Zugehörigkeit der Psaronien wurde dann durch Corda in der »Flora der Vorwelt« (1845) wesentlich eingeschränkt und der richtigen Lösung nahegebracht. Dieser wies endgültig ihre Zugehörigkeit zu den Farnen nach und sprach auch schon die Ansicht aus, daß sie zu den Marattiaceen und zwar zu den Angiopteriden gehören. Diese Annahme gründet sich hauptsächlich auf eine Vergleichung der Querschnittsbilder von Psaronius, Angiopteris und Danaea. Er unterscheidet zwischen »Farnrhizomen«, das seien jene Stammgebilde, welche nur ein zentrales Bündel besitzen wie die Hymenophyllaceen, den »Farnstämmen«, die einen peripheren Holzzylinder besitzen, wie Polypodiaceen und vor allen Cyatheaceen und endlich den knollenförmigen Stämmen, welche zahlreiche Gefäßbündel in unregelmäßiger Anordnung oder in konzentrischen Kreisen auf dem Querschnitt zeigen. Hierher gehören die Marattiaceen im heutigen Sinn und hierher mußte er nach seinem Einteilungsgrunde auch die Psaronien stellen. Unter diesen sollen vor allen die mit gedrängten Gefäßbündeln, wie *Ps. infarctus* mit Angiopteris übereinstimmen, indem »hier wie dort die Gefäßbündel in zahlreichen, unregelmäßigen, nicht aufzulösenden Kreisen stehen und größere und kleinere unregelmäßig abwechseln.« Dann vergleicht er weiters die Wurzeln und fand hier eine außerordentliche Übereinstimmung mit Angiopteris. Außer diesen vollberechtigten Vergleichspunkten erörtert er dann noch ausgedehnt mehrere ganz belanglose Merkmale, wie die Form der Zellen in den einzelnen Gewebsschichten u. s. w. Seiner Auffassung treten dann Mougeot und Unger bei.

Zu ganz anderer Anschauung aber gelangt C. G. Stenzel, der in seiner ausgezeichneten Abhandlung »Über die Starsteine«, die zugleich mit Corda in erster Linie unsere Kenntnis von den Psaronien begründet, die systematische Stellung derselben in eingehender Weise erörtert. Er kommt hiebei zu dem Resultate, daß dieselben als eigene Gruppe, als *Psaroniceae* Ung., in die Nähe der Polypodiaceen zu stellen seien und tritt mit Entschiedenheit der Einreihung derselben unter die Marattiaceen entgegen. Zu dieser gegensätzlichen Anschauung wird er dadurch veranlaßt, daß er sich ausschließlich auf Harting's und de Vriese's Monographie der Marattiaceen stützt, in deren anatomischen Teil bekanntlich der Verlauf und Bau der Gefäßbündel von Angiopteris ganz falsch dargestellt wird, indem diese Autoren die den Stamm durchlaufenden Wurzeln für Stammgefäßbündel halten. Er erwähnt in dieser vergleichenden Untersuchung folgende Vergleichspunkte, die zum Teil unterdessen durch die fortschreitende Kenntnis vom Bau der Marattiaceen schon widerlegt wurden: die Stämme der Marattiaceen sollen immer eine verkehrt-eiförmige Gestalt besitzen. Sie sind bedeckt mit Blattbasen, indem die Blätter nicht bis auf die Oberfläche des Stammes abfallen. Wurzeln sind nur in geringer Zahl (etwa sieben) vorhanden. Die Gefäßbündel sollen ein allseits gleichmäßiges Netz bilden und ausschließlich zylindrische Gestalt haben »zum Teil mit einem sternförmigen Xylem in der Mitte«. Die Wurzeln stimmen allerdings durch die Form ihres Zentralzylinders auffallend mit denen der Psaronien

überein, doch soll bei allen Farnwurzeln, so auch bei den Marattiaceen, auf den Zentralzylinder unmittelbar eine »prosenchymatische Zellschichte folgen«, d. h. eine von Bastzellen gebildete Innenrinde, die mit der Prosenchymscheide der Psaronienwurzel homolog wäre, während die dünnwandige Innenrinde derselben, das »Innenparenchym«, ein besonderes Merkmal der Psaronien bilde. Im Gegensatz dazu besitzen die Psaronien hohe walzenrunde Stämme, deren Blätter bis auf die Stammoberfläche abfallen, wo sie große Narben zurücklassen. Sie bilden eine Unzahl von Wurzeln aus. Die Gefäßbündel sind nicht zylindrisch, sondern plattenförmig und verlaufen nicht netzförmig, sondern paralell der Achse. Bezüglich der Zahl der Wurzeln gibt er zu, daß dieses Merkmal von der Größe des Stammes abhängig und daher für sich nicht von Belang ist. Diese Verschiedenheiten veranlassen ihn, die Zureihung der Psaronien zu den Marattiaceen als »naturwidrig« zu bezeichnen. In den zuerst genannten Merkmalen stimmen sie aber auffällig mit den Baumfarnen überein und unterscheiden sich von diesen nur dadurch, daß die Wurzeln bei den Cyatheaceen auf kürzestem Wege aus dem Stamm heraustreten, während sie hier lange in der Rinde verlaufen und dadurch die mächtige Entwicklung derselben veranlassen. Ferner besteht ein Unterschied in der Zahl und Gestalt der austretenden Blattbündel. »Die Gefäßbündel der Psaronien vereinigen die plattenförmige Gestalt und Richtung der peripheren Gefäßbündel der Cyatheaceen mit der zerstreuten Anordnung der markständigen Bündel derselben.« Aus diesen Gründen stellt er sie in die Nähe der Polypodiaceen, wobei diese Familie damals auch die Cyatheaceen umfaßte. Eine derartig polymorphe Familie konnte ihm leicht für jedes Merkmal der Psaronien irgend einen Beleg geben.

So gibt er auch späterhin in dem Abschnitt über Psaronien in Göppert's Flora der perm. Form. (4, S. 53) eine Reihe neuer Beweise für seine Anschauung an. Als neuen Gegengrund gegen die Einreihung zu den Marattiaceen erwähnt er die Zahl der abgehenden Blattbündel. In dieser Abhandlung erschließt er durch Vergleichung mehrerer Querschnitte den Gefäßbündelverlauf der Psaronien und findet diesen vollkommen übereinstimmend mit *Dicksonia Lindeni* Hook. (Synonym für *Saccoloma adiantoides* M.), welche Übereinstimmung auch tatsächlich zu bestehen scheint. Ferner fand er auch die lang gesuchten »plattenförmigen Gefäßbündel im Innern des Stammes« bei Pteris, und der nach seiner Angabe letzte wichtige Unterschied mit Polypodiaceen und Cyatheaceen, das Auftreten des »dünnwandigen Innenparenchyms« der Wurzel soll durch die Wurzeln von *Diplazeum giganteum*, die am Querschnitt allerdings sehr an *Ps. asterolithus* erinnern, aufgehoben werden. Hier tritt auch ein mächtiges, lückiges Parenchym auf, allerdings außerhalb der Bastscheide, die hier den Zentralzylinder unmittelbar umgibt, während bei den Psaronien dieses Gewebe innerhalb der »Prosenchymscheide« liegt, ein allerdings wesentlicher Unterschied. So glaubt er nun alle Schwierigkeiten beseitigt und stellt die Psaronien unmittelbar als Unterabteilung in die Familie der Polypodiaceen.

Dieser Anschauung scheinen sich nicht viele Forscher angeschlossen zu haben. Nach Stenzel ist keine eingehendere vergleichende Untersuchung mehr unternommen worden und es werden nur Vermutungen ausgesprochen und ein oder der andere Punkt zum Vergleiche erwähnt. So sagt z. B. Mettenius in einer Fußnote im »Bau von Angiopteris« (15, S. 517), daß bei den Psaronien die Wurzeln im Gegensatz zu den Marattiaceen ausschließlich an der äußeren Peripherie entstehen und schließt, daß die Verwandtschaft der Psaronien und Marattiaceen »keine allzu innige« sei. Grand Eury (6) versucht eine Rekonstruktion jener Farnbäume, welchen die Psaronien als Basis angehörten. Er denkt sich die Stämme zusammengesetzt aus *Psaronius*, *Psaroniocaulon* und *Caulopteris* und spricht es mit Rücksicht auf das häufige vereinte Vorkommen mit Pecopteris als höchst wahrscheinlich aus, daß sie Pecopterislaub getragen haben.

Einzelne Pecopteriswedel wurden aber bereits mit Marattiaceenfruktifikationen gefunden. Ferner sagt er ohne eingehendere Begründung hiefür, daß die Psaronien in allen wesentlichen Zügen mit den Knollen von Angiopteris übereinstimmen, während sie die äußere Tracht der Cyatheaceen besitzen und schließt, daß sie eine »Untergruppe der Marattiaceen bilden, vorausgesetzt, daß die Grenzen dieser Familie weiter gezogen werden«. Ähnlich stellt sie Renault in seinem Cours de Botanique fossile auf

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Grund von Studien über die Anatomie gewisser Pecopterisblätter direkt zur Gruppe der Pecopteriden. Ferner gebraucht er eine ähnliche Einteilung der Farnstämme wie Corda nach der Verteilung der Bündel am Querschnitt und muß nach dieser die Psaronien als Formen »mit einem konzentrischen System von Gefäßbündeln« in die heute durch die Marattiaceen repräsentierte Gruppe stellen. Von diesen selbst sollen sie sich allerdings in der Zahl und Form der austretenden Blattbündel unterscheiden, »durch welches Merkmal sie sich gewissen Cyatheaceen, besonders Dicksonien nähern«. Zeiller verweist auf diese Autoren, indem er sich ihrer Meinung anschließt (8, S. 203) und erwähnt auch bei Besprechung der Gattung *Pecopteris* (S. 42), daß die Stammstücke *Caulopteris*, *Ptychopteris* und *Psaronius* dieser Gattung wegen der mehrere Meter betragenden Länge der Wedel derselben, die also unbedingt Baumfarnen angehörten, »korrespondieren«.

Diese Anschauung, daß die Psaronien mit den Marattiaceen in eine Gruppe einzureihen seien, wird fortan die vorherrschende. So pflichtet auch Scott in seinen Studies in fossil Botany den zitierten Autoren bei, indem er sagt, »daß der Verwandtschaftskreis der Psaronien in einer ganz entfernten Richtung von dem der Cyatheaceen liege, daß sie vielmehr Verwandtschaft mit den Marattiaceen aufweisen«. Das von Renault erwähnte unterscheidende Merkmal hält er bei der großen Entfaltung der Familie der Marattiaceen im Palaeolithicum für belanglos.

Von Interesse ist ferner eine Abhandlung von F. Butterworth (22), in welcher dieser eine Wurzel von *Psaronius cromptonensis* Butterworth beschreibt, die Sekundärholz besessen haben soll. Er hält diese Spezies für ein Zwischenglied zwischen *Psaronius* und *Heterangium*, einem Cykadofilix. Potonié, aus dessen Referat ich allein von der Arbeit Kenntnis nehmen konnte, bemerkt hiezu, daß es noch zweifelhaft sei, ob es wirklich ein Psaronius war, da der zugehörige zentrale Stammteil fehlt. Solms Laubach und Potonié äußern sich beide in ihren Lehrbüchern fast übereinstimmend, »daß die Psaronienstruktur für rezente Marattiaceen und einige Gattungen der Cyatheaceen und Polypodiaceen (z. B. *Saccoloma*) charakteristisch sei«, »das reiche Vorkommen von Marattiaceenfruktifikationen in gleichen Schichten mache die Zugehörigkeit der Psaronien zu dieser Familie wahrscheinlich«. Außerdem soll *Ps. Weberi* Sterzel in »auffallender Zusammenlagerung mit Pecopteriswedeln« gefunden worden sein. In neuester Zeit kommen noch Farmer und Hill in Kürze auf das Verwandtschaftsverhältnis von Psaronien und Marattiaceen zu sprechen, weisen darauf hin, daß das von Wurzeln durchwachsene Gewebe bei beiden nicht homologen Charakters sei und fühlen sich geneigt, der Meinung des Mettenius, daß die Verwandtschaft keine allzu innige sei, beizutreten.

Alle diese Vermutungen gründen sich aber entweder auf äußerliche und vereinzelte Umstände oder auf ein bloß äußerliches Nebeneinanderstellen der Querschnitte und es dürfte ein eingehenderer Vergleich mit den rezenten Farnen, den uns ja die Psaronien mit ihrer wunderbar erhaltenen inneren Struktur so nahe legen, wieder einmal angebracht sein, nachdem seit Stenzel's Arbeit auch unsere Kenntnis vom Bau der Marattiaceen vollständiger geworden ist.

Unter allen anatomischen Merkmalen des Stammes dürfte, wenn nicht besondere Eigentümlichkeiten vorliegen, dem Gefäßbündelverlauf die größte Bedeutung für die vergleichende Untersuchung zukommen, da dieser vermutlich das konstanteste Merkmal bildet. Schon die zentrale, geschützte Lage des Gefäßbündelnetzes wie die Komplizierung seines Baues läßt erwarten, daß es kleineren Schwankungen der äußeren Einflüsse nicht folgen wird. Größere Änderungen der äußeren Verhältnisse wird es nur durch verschiedene quantitative Ausbildung entgegenkommen. Nur dann, wenn es gleichzeitig als mechanisches System fungiert, wird es den Forderungen der verschiedenen Arten der Festigkeit folgen müssen. Aber auch dann wird eine Abänderung im Gefäßbündelverlauf nur allmählich vor sich gehen können und wir werden in jedem Stadium der Abänderung noch das Grundprinzip des Verlaufes bei den letzten Vorfahren erkennen können. (So sehen wir bei dem großen Stamm der Anthophyten einige wenige Grundtypen mit großer Konstanz festgehalten. Bei den Pteridophyten allerdings sind solche konstante Typen noch nicht fixiert, da sie jenen Pflanzen, in welchen ein Gefäßbündel zum ersten Male auftrat, noch nahestehen.) Dagegen ist aber bekannt, daß die Blattstellung bei Beibehaltung desselben Grundprinzips im Gefäßbündelverlauf das äußere Bild desselben sehr merklich ändern kann.

Digitized by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology. Downloaded from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/ www.biologiezentrum.at

Gefäßbündelverlauf.

Gerade die Psaronien lassen uns nun in hervorragend klarer Weise an Querschliffen ein Bild des Bündelverlaufes in diesen Stämmen ableiten. Stenzel hat diese Ableitung zuerst unternommen. Er schildert (4, S. 49) den Gefäßbündelverlauf in folgender Weise. Das Blattgefäßbündel entspringt als ein sehr dünnes Band von einem breiten im Umfang des Holzkörpers gelegenen Bündel, welches die weiter nach innen gelegenen Bündel bei zweizeilig beblätterten Formen klammerförmig, bei spiraliger und wirteliger Blattstellung flach bogenförmig umgibt. (Ein solches Gefäßbündel bildeten zum Beispiel A, A' und B_1 in Fig. 1, Taf. I oder das hinter F_1 in Zone II gelegene Bündel in Fig. 8). Dieses breite Bündel verdünnt sich zur Bildung des Blattbündels in der Mitte und die verdünnte Stelle krümmt sich bogenförmig nach außen und löst sich dann los, die zwei seitlichen Flügel des ehemals zusammenhängenden Bündels im Stamm zurücklassend und tritt als fertiges Blattgefäßbündel[1] nach außen. Bei einigen Arten teilt es sich noch vor Eintritt in das Blatt in zwei Hälften. Die Anfänge dieser Bildung finden wir schon bei inneren Gefäßbündeln, wo auch häufig klammerförmig umfassende Platten auftreten, wie zum Beispiel C in Fig. 1. Hieher dürfte auch das mittelste klammerförmige Bündel zu zählen sein. An diesen inneren Bündeln beobachtete Stenzel (z. B. 4., Taf. V, Fig. 1) alle Stadien des geschilderten Vorganges. Durch Vergleich von zwei Querschnitten von *Ps. simplex* (4, Taf. VI, Fig. 3, 4) erkannte er, daß sich das von inneren Bündeln sich loslösende Zwischenstück vor seinem Austritt noch mit den jeweilig nächst äußeren seitlichen Platten verbindet und erst nach der stufenweisen Anastomose mit allen diesen vom äußersten Paar als Blattgefäßbündel abgeschnürt wird.

Übereinstimmend damit fand er, wie erwähnt, den Gefäßbündelverlauf von *Dicksonia Lindeni* Hook (= *Saccoloma adiantoides* M.), welchen Karsten (12) mit folgenden Worten schildert: »Von dem äußersten Zylinder trennt sich ein Abschnitt für das Blatt, während gleichzeitig von dem nächst innern sich ein Teil nach außen hin abzweigt, die dadurch entstandene Lücke auszufüllen. Ebenso gehen vom innersten Zylinder Teile nach dem zweiten.« In ganz übereinstimmender Weise läßt sich der Gefäßbündelverlauf der Psaronien beschreiben.

Das Fortschreiten der Queranastomose von einem Paar symmetrisch gelegener Platten zum andern, wie es Stenzel schildert, läßt sich in gleicher Weise auch an dem eingangs beschriebenen *Psaronius sp.*, an welchem auch die Ober- und Unterseite verglichen wurde, verfolgen.

Nach Stenzel bespricht noch Zeiller den Gefäßbündelverlauf der Psaronien eingehender. Er sagt kurz (8, S. 181): »Die Blattgefäßbündel entspringen immer von Anastomosen der zu äußerst gelegenen Gefäßbänder.« Auch bestätigt er die Angaben Stenzels, daß die Stammgefäßbündel bis zu einer gewissen Entfernung vom Zentrum des Stammes in regelmäßiger Stellung stehen, indem sie bei wirtelig beblätterten Formen in radialen Reihen hintereinander in den Zwischenräumen zwischen zwei abgehenden Blättern angeordnet sind. »Zwischen diesen Gefäßbündeln finden Anastomosen sowohl innerhalb desselben als von einem Kreise zum andern statt, welche in ihrer Stellung notwendigerweise Beziehung zu dem Ort, an welchem die Blattgefäßbündel abgehen, zeigen.« Doch glaubt er nicht, daß man diese Anastomosen mit Stenzel als tiefere Teile der *cordons foliaires* bezeichnen dürfe, sondern daß als solche nur jene Bündel zu betrachten sind, welche von den Stammgefäßbündeln schon endgültig unabhängig geworden sind. Ich weiß nicht, ob er damit überhaupt Stenzels Deutung des Gefäßbündelverlaufes zurückweist oder ob er nur das Wort »*cordons foliaires*« terminologisch auf jene frei gewordenen äußersten Gefäßbündel eingeschränkt wissen will. Nach diesen kurzen Andeutungen des Verhaltens der inneren Stelen bespricht er sehr eingehend die Bildung des Blattgefäßbündels an der äußeren Peripherie, die sich komplizierter gestaltet, als Stenzel beschreibt.

---

[1] Im folgenden soll im Anschluß an frühere Autoren und der Kürze halber die in die Blätter austretenden Gefäßbündel von dem Punkt ihres Verlaufes ab, in welchem sie den äußersten Gefäßbündelkreis verlassen, kurz als »Blattgefäßbündel«, dagegen der tiefere Teil derselben wie gewöhnlich als Blattspurstrang bezeichnet werden.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Original uploaded from The Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/); www.biologiezentrum.at

Wir sehen zum Beispiel bei *Ps. infarctus* (schematische Darstellung, Taf. II, Fig. 1, I; Zeiller Taf. 15) um die zentrale Achse einen Kranz von hufeisenförmig oder winkelig eingekrümmten Gefäßbündeln. Von diesen ist nur jedes zweite Bündel ein Blattbündel, während die dazwischen sichtbaren Stelen (*P*), die Zeiller als *stèles périphériques* bezeichnet, in wellenförmigen Krümmungen nach rechts und links, nach vorn und hinten, der Stammachse parallel laufen, wie er an Tangentialschliffen feststellte. Diese »peripheren Stelen« beteiligen sich in komplizierterer Weise an der Bildung eines Blattgefäßbündels. Soll die Bildung eines solchen erfolgen, so löst sich der dem künftigen Blattbündel zugekehrte Schenkel der peripheren Stele ab und nähert sich der zentralen Region, das heißt er steigt schräg nach innen aufwärts. Diese Arme der beiden angrenzenden peripheren Stelen setzen sich dann mit Gefäßbündeln der zentralen Region in Kontakt und verschmelzen mit ihnen zur Bildung je eines neuen breiteren Bandes. Diese neuen Bündel, aus inneren Gefäßbündeln und Armen der peripheren Stelen entstanden, ziehen dann nach auswärts, verschmelzen seitlich mit einander und bilden auf diese Weise endgültig das Blattgefäßbündel, welches sich dann konvex nach außen krümmt und an den inneren Rändern einrollt. Diesen Vorgang schildert Zeiller nach der (8), Taf. 16, Fig. 1 bis 7 dargestellten Schliffserie.

Die von Stenzel angenommene Beziehung zwischen den Anastomosen der inneren Stelen und den austretenden Blattbündeln tritt in überraschend schöner Weise an wirtelig beblätterten Psaronien, zum Beispiel an *Ps. infarctus*, zu Tage. Ich habe die äußere Partie des von Zeiller (8) auf Seite 208 im Text und von Potonié in dessen Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie (25) S. 71 abgebildeten Exemplars in Fig. 1, Taf. II, dargestellt, halbschematisiert insofern, als die in Wirklichkeit in konzentrischen Ellipsen liegenden Bündel hier in gerade Linien aufgerollt gezeichnet und rein zufällige Formgestaltungen derselben vernachlässigt wurden. Die Bezeichnung wählte ich in Übereinstimmung mit Zeiller. Wie Zeiller beschreibt, stehen bei dieser Art die Blätter in alternierenden Wirteln, die Wirtel sind aber etwas schief gestellt, so daß gleichzeitig die Blätter verschiedener Höhe und folglich auch die Blattspurstränge in verschiedenen Stadien des Verlaufes getroffen werden. So ist es möglich den Lauf derselben wie an sukzessiven Querschnitten zu verfolgen. Die Blattgefäßbündel des höheren Wirtels wurden schraffiert, die des andern schwarz eingezeichnet. Besonders an dem höheren Wirtel läßt sich nun von F_8 nach F_2 hin die fortschreitende Ausbildung und das Vorwärtsrücken der Blattgefäßbündel nach außen hin gut verfolgen. Bei F_8 und F_{10} liegen die Blattbündel noch weit zurück. Sie sind für die im Wirtel am höchsten stehenden Blätter bestimmt. Dann rücken sie immer mehr nach außen, wobei auch die konvexe Krümmung nach F_2 hin immer mehr zunimmt. Hinter diesen Blattbündeln finden Anastomosen der in radialen Reihen stehenden Stammgefäßbündel statt. In gleichem Grade nun, wie die Ausbildung des vorstehenden Blattgefäßbündels erfolgt, schreitet die Anastomose von innen nach außen fort, wie leicht an den Zonen IV und V (Taf. II, Fig. 1) zu erkennen ist. Hinter F_8, dem höchsten Blatt, tritt eben ein Gefäßbündel aus der unentwirrbaren inneren Region des Stammes in die Zone V ein und verbindet die seitlichen Platten. Hinter F_{10} rückt diese Anastomose in die Zone IV über und ist hinter F_{12} in diese Zone eingetreten, während hinter F_{14} bereits an der Auswärtskrümmung das Bestreben zu erkennen ist, in die Zone III überzugehen. Hiebei krümmen sich immer die seitlichen Platten mit den Enden etwas nach innen oder außen zum Empfang oder zur Abgabe dieses Zwischenstückes. Hinter F_2 ist die Anastomose wieder nach innen eingebogen. Entweder beginnt hier der Wirtel wieder anzusteigen oder die Krümmung ist zufällig, da das Bündel gerade an der Stelle der stärksten Biegung der Ellipse lag. Von F_3 an steigt der Wirtel wieder deutlich, doch wurde dieser Teil hier nicht mehr eingezeichnet.

Das ganz Gleiche läßt sich an dem schwarzen Wirtel verfolgen. Bei diesem haben die Blattbündel den Stamm schon zum Teil verlassen. Das austretende Stück derselben ist mit dem Blatte abgefallen und es sind nur Reste im Stamm zurückgeblieben, die bei F_1, F_{13}, F_{11} auch die Einkrümmung an den Rändern nicht mehr erkennen lassen. Dieser Wirtel steht also tiefer und im gesetzmäßigen Verhältnis dazu sind auch die ihm entsprechenden Anastomosen der inneren Bündel schon weiter vorgerückt und in der II. und III. Zone zu finden. Auch hier sehen wir einen ganz allmählichen Fortschritt in der

gleichen Richtung von F_7 nach F_1 hin. Bei F_9 zum Beispiel ist das Zwischenstück gerade im Übergang von der III. zur II. Zone begriffen und hinter F_{11} ist es hier schon eingetreten. Verfolgen wir noch einmal das Zwischenstück von F_8 in Zone V angefangen weiter, so haben wir alle Stadien seines weiteren Verhaltens, wenn wir dann von F_2—IV nach F_7—III und von F_1—II nach F_8—I und schließlich von F_2—I auf F_7 bis F_1 übergehen. Diese Serie der Bildung eines Blattbündels hat nur eine größere Lücke, da ihr gerade jene Stadien fehlen, in denen die Vereinigung mit den Armen der »peripheren Stelen« erfolgt. Diese wollen wir auch noch im nachstehenden zu ergänzen suchen. Dieses Bild führt dazu, die Vorstellung Stenzels anzunehmen, daß die zwischen den inneren Gefäßbündeln auftretende Anastomose tatsächlich die tiefere Partie der Blattspur sei. Die Blattspurstränge würden also, nach diesem Verhalten zu schließen, als einfache Stränge aus dem Innern des Stammes kommen und in radial schiefem und tangential geradem Verlauf nach aufwärts ziehen, hiebei würden sie mit jedem der in radialen Reihen und konzentrischen Kreisen stehenden Bündel, die sie auf ihrem Wege treffen und die offenbar der Achse parallel laufen, seitlich verschmelzen, würden eine Zeitlang in den von diesen gebildeten Zylindern verlaufen und an der Bildung derselben teilnehmen, weiter oben sich wieder loslösen, in den nächsten Zylinder eintreten u. s. f. und schließlich nach der Anastomose mit den peripheren Stelen, durch die Arme derselben erweitert, als fertige Blattbündel austreten.

Außer diesen Blattspursträngen hätten wir dann noch eine andere Art von Gefäßbündeln, welche allem Anschein nach an der Bildung der Blattbündel nur insofern beteiligt sind, als sie mit den Blattspursträngen seitlich anastomosieren. Sie verlaufen senkrecht durch den Stamm, da wir sie auf demselben Querschnitt bei Blättern verschiedener Höhe immer in gleicher Stellung finden, und bei verschiedenen Querschnitten an anderen Exemplaren immer wieder in derselben Anordnung sehen. Solche Bündel lassen sich aber kaum anders, als als stammeigen auffassen und es findet also hier bei den Psaronien eine außerordentlich reiche Ausbildung solcher sonst seltener Bündel statt. Auch die großen seitlichen Platten der Zweizeiligen (Fig. 1) zählen zu ihnen. Es kommt noch dazu, daß für die Farne immer akropetale Entwicklung der Gefäßbündel angegeben wird, — und wir müssen das wohl auch auf die Psaronien übertragen — so daß sie also auch in dieser Beziehung den Begriff stammeigener Bündel erfüllen.

Dieses Verhalten der Psaronien ist von einigem Interesse für die Frage nach der Natur des »Stammes« überhaupt, die durch Potoniés Pericaulomtheorie neuerdings wieder angeregt wurde. Ein besonderes Interesse für diese Frage verdienen ja gerade die Stämme der Farne, da mit ihnen zum ersten Mal der Stamm der höheren Pflanzen in der Entwicklung der Pflanzenwelt in Erscheinung tritt. Wenn wir nun gerade bei sehr alten Formen dieser Ordnung eine derartig auffallende Ausbildung stammeigener Elemente auch in peripheren Teilen des Stammes antreffen, so kann dies vielleicht mit für die Betonung des selbständigen morphologischen Charakters des Stammes ins Gewicht fallen.

Zu diesen beiden Systemen, den im Stamm vermutlich senkrecht aufsteigenden Bündeln und den sie radial schief durchkreuzenden Blattspursträngen, kommen dann noch als dritte die »peripheren Stelen« Zeillers. Hier muß ich erwähnen, daß mir der letzte Teil der Zeillerschen Beschreibung des Verhaltens der peripheren Stelen unklar geblieben ist.

Zeiller sagt ausdrücklich, daß jeder der beiden Seitenarme der peripheren Stelen sich mit einem Bündel aus dem äußeren Umfang der zentralen Region vereinigt. Auf diese Weise würden zwei neue Bündel gebildet und aus diesen beiden distinkten Hälften soll das Blattgefäßbündel entstehen. Wenn man aber zum Beispiel das Schema Fig. 1 betrachtet, so versteht man nicht, welche zwei Stammgefäßbündel aus der zentralen Region (der Region innerhalb des Kranzes der peripheren Stelen) mit den peripheren Stelen sich verbinden sollen. Würden etwa die unmittelbar hinter den peripheren Stelen folgenden Bündel hiezu verwendet werden, so hätte dies eine vollständige Änderung in der Anordnung der Gefäßbündel zur Folge, die wir an irgend einem Stück oder an demselben Querschliff verschiedenen

Dieses Werk ist durch die Universitäts- und Landesbibliothek Tirol digitalisiert. Original Owned by Museum of Comparative Zoology (Cambridge, Mass.) Digitized by The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blättern gegenüber erkennen müßten. Wie ich glaube, kann hier nur jenes Zwischenstück in Betracht kommen, das, wie gezeigt wurde, in so gesetzmäßiger Weise schon die Bildung des künftigen Blattbündels durch ein allmähliches Vorrücken nach außen andeutet. Ich vermute also, daß jenes Zwischenstück in gleicher Weise, wie es sich von irgend einer der inneren Zonen loslöst, um in die nächste einzutreten, so auch von der äußeren Zone (II) nach außen abgetrennt wird und sich dann mit dem entgegenkommenden Zweige der peripheren Stele verbindet. Auf diese Weise würde das Blattgefäßbündel ursprünglich aus drei Stücken gebildet, dem Zwischenstücke oder der Queranastomose und den Abzweigungen der peripheren Stelen. In der diesbezüglichen Schliffserie Zeillers (8, Taf. 16) ist die zentrale Region nicht mehr deutlich. Er beruft sich dann auf *Ps. bibractensis* (l. c. Taf. 17, Fig. 1, *f*, *f'*), wo er die beiden distinkten Hälften zu erkennen glaubt. Schon am nächsten Blatt an diesem Exemplar, F_3, sieht man, daß sich das Zwischenstück tatsächlich von der äußersten Zone loslöst, und daß ihm schon die peripheren Stelen etwas durch seitliche Ausdehnung entgegen kommen. Solcher Stellen, die die dargelegte Anschauung rechtfertigen, finden sich mehrere. So ist das Bild besonders deutlich bei *Ps. Faivrei* (l. c. Taf. XIX, Fig. 3, F_4). Wenn Zeiller ab und zu zwei distinkte Hälften sieht, mag dies daher rühren, daß vielleicht einer der beiden seitlichen Arme noch nicht mit der Anastomose in Verbindung getreten ist. Die oben erwähnte letzte Lücke in unserer Serie des Verlaufes der Blattspurstränge von *Ps. infarctus* wurde glücklich ergänzt durch ein anderes Exemplar derselben Art, das ich im Hofmuseum fand. Hier war gerade in einem der beiden Wirtel die Mehrzahl der Blattspurstränge im Stadium der Verbindung mit den peripheren Stelen. Einzelne Partien von diesem Exemplar sind in den Fig. 2 *a*, *b*, *c*, Taf. II dargestellt.

Bei *a* sehen wir wieder die radial geordnet stehenden Bündel in fünf Zonen verteilt, nur wurden sie hier in ihrer natürlichen Stellung gezeichnet. In der Zone II—V stehen die Gefäßbündel unverändert in ihrem Verhalten wie in Fig. 1. Die peripheren Stelen *P* haben ihre Schenkel nach innen verlängert und eine der beiden scheint bereits in Verbindung mit dem aus dem Innern kommenden Zwischenstücke getreten zu sein. An den mit Fragezeichen versehenen Stellen ist es fraglich, ob das Bündel nur durch eine im Stein zufällig aufgetretene Lücke getrennt ist oder ob die Anastomose noch nicht eingetreten, bezw. schon wieder gelöst wurde. Bei *b* ist die Anastomose beiderseits vollzogen und bei *c* hat sich das fertige Blattgefäßbündel schon wieder von den peripheren Stelen losgelöst, wobei allem Anscheine nach tatsächlich eine Abzweigung derselben an seiner Bildung teilgenommen hat, da den peripheren Stelen in diesem Stadium der innere Schenkel fehlt. Diese Bilder sprechen für die dargelegte Anschauung und unterscheiden sich im übrigen von dem bei Zeiller abgebildeten Verhalten der peripheren Stelen nur dadurch, daß die Abzweigung derselben sich nicht vor, sondern erst nach der Verschmelzung mit dem Blattspurstrang abtrennen. Zeiller bezeichnet alle bei den Psaronien zu äußerst gelegenen Stammbündel als periphere Stelen. Wenn wir aber als wesentlich für dieselben annehmen, daß sie sich durch Abgabe eines Armes an der Bildung des Blattgefäßbündels beteiligen, so erscheint es fraglich, ob wirklich allen Arten diese stèles périphériques zukommen. Bezüglich der zweizeilig beblätterten Formen sagt Zeiller selbst, daß sie sich dort von den inneren nicht unterscheiden. Nach der gegebenen Charakterisierung derselben hätten wir solche bei den zweizeiligen wahrscheinlich nicht anzunehmen. Ebenso ist es bei spiralig beblätterten Psaronien fraglich.

Die hier abgeleitete Auffassung vom Gefäßbündelverlauf in den Stämmen der Psaronien habe ich dann an allen anderen von Zeiller abgebildeten Exemplaren geprüft und sie wird bis auf einige unklare Fälle immer wieder bestätigt. Die böhmischen und sächsischen Exemplare zeigen selten die Gefäßbündel in natürlicher Ordnung.

Daß sich die Zweizeiligen hier anschließen, geht aus der eingangs gegebenen Beschreibung eines *Psaronius* sp. hervor, bei welchem auch in demselben Maße, in dem die Bildung des Blattgefäßbündels in der äußeren Zone fortschreitet, die inneren Anastomosen nach außen rücken.

Ich möchte nun noch eine spiralig beblätterte Form herausgreifen. Hiezu war der bei Zeiller Taf. XXIV abgebildete *Psaronius Demolei* Renault sehr gut geeignet. Es wurde von ihm wieder eine halb schematische Zeichnung angefertigt (Taf. II, Fig. 3), welche aber die Gefäßbündel in ihrer natürlichen

Form und Stellung zeigt. Die Blätter dürften in der Divergenz $^2/_5$ gestanden sein. Bei 1 ist das Blattgefäßbündel am weitesten aus dem Stamme herausgerückt. Hier wäre also das tiefste Blatt. Die weiteren Blattspuren folgen dann in einer den Zahlen entsprechenden Aufeinanderfolge.

Auch hier sehen wir wieder radial gestellte Platten, doch lassen sich nur 2—3 Kreise mit Klarheit verfolgen. Die Anastomosen und austretenden Blattbündel wurden schwarz eingezeichnet. Man sieht, daß die Bündel in ihren radialen Abständen wie im Ein- und Austritt aus einem der konzentrischen Zylinder eine den Zahlen, welche die Blattstellung angeben, entsprechende gesetzmäßige Aufeinanderfolge haben. So erkennen wir z. B. 2 schon deutlich als austretendes Blattgefäßbündel. 3 hat schon die Anastomosen mit dem peripheren Stelen (?) vollzogen, ist aber noch ziemlich flachgestreckt. 4 ist eben in den äußersten Zylinder eingetreten, während 5 sich erst mit einer der Stelen desselben in Verbindung gesetzt hat. 6 entspricht dem Blatte, das über 1 zu stehen kommt. Es schickt sich an, den 2. Zylinder zu verlassen und in die Lücke des ersten Blattes einzutreten. 7 hat sich in die Richtung des innern Zylinders gestellt und 8 tritt eben erst in diesen ein. Die weiteren inneren Kreise lassen sich nicht mehr genau verfolgen. Man sieht, daß sich auch die Spiralbeblätterten in das Schema vollkommen einfügen, obwohl das Querschnittsbild derselben nicht mehr so übersichtlich erscheint. Dies rührt davon her, daß infolge der spiraligen Blattstellung Blätter von geringerem Höhenunterschied als bei alternierend wirteliger Beblätterung neben einander zu stehen kommen, so daß oft zwei seitlich benachbarte Lücken in dem Zylinder, wie z. B. 8 und 6 gleichzeitig geschlossen sind und so große, zusammenhängende Gefäßplatten auf dem Querschnitt erscheinen, die den halben Kreisumfang und mehr einnehmen. Diese naturgemäße Erscheinung macht uns auch den von Zeiller l. c. Taf. XXIII abgebildeten *Ps. coalescens* Zeiller verständlich, der auf den ersten Blick sich ganz von den übrigen Psaronien zu unterscheiden scheint. Gerade dieser *Psaronius* aber erinnert in seinem äußerlichen Bild sehr an den Querschnitt einiger Marattiaceen, etwa an den von *Angiopteris evecta*, von Mettenius abgebildet (15) Taf. I, Fig. 2.

Unter den rezenten Farnen dürften in der Tat die Marattiaceen auf Grund dieser äußeren Gleichheit des Querschnittes, wie auf Grund ihres gleichzeitigen geologischen Vorkommens für den Vergleich wohl in erster Linie in Betracht kommen und ich gehe jetzt zur Beschreibung des Gefäßbündelverlaufes dieser Familie über.

Die irrtümliche Beschreibung des Gefäßbündelverlaufes von *Angiopteris Teysmanniana* durch Harting und de Vriese kann ich füglich übergehen. Unsere Kenntnis vom Skelett der Marattiaceen verdanken wir in erster Linie Mettenius, welcher in seiner Abhandlung »über den Bau von *Angiopteris*« (15.) eine ausführliche Schilderung des Gefäßbündelverlaufes von dieser Spezies gibt. Ich muß diese Beschreibung des Gefäßbündelverlaufes ziemlich wörtlich, nur in etwas abgekürzter Form hier wiedergeben, da sie eine Hauptgrundlage des Vergleiches bilden soll.

Es heißt in dieser Abhandlung Seite 505 ff.:

1. »Bei Betrachtung des Querschnittes befindet man sich im Zweifel, ob die Gefäßbündel in mehreren konzentrischen Kreisen oder in einer Spirale angeordnet sind. Der große Teil der Gefäßbündel (l. c. Taf. I, 1) erscheint nämlich in mehrere konzentrische Kreise von ungefähr gleichen radialen Abständen geordnet, der geringere Teil derselben hingegen ist zwischen diese Kreise eingestreut und stellt Verbindungen zwischen denselben her, so daß man diesen letzteren folgend die Windung einer Spirale zu erkennen vermeint.« (Ich möchte hiezu erwähnen, daß diese Spirallinie bei dem von Mettenius abgebildeten Querschnitt, besonders aber an einer Abbildung bei Miß Shove (23) bedeutend deutlicher hervortritt als die konzentrischen Kreise).

2. »Auf dem Längsschnitte sind die Bündel bald punkt-, bald streifenförmig in Reihen angeordnet, welche annähernd parallel unter einander in schräger Richtung nach oben und außen ziehen und sich bis zu den Blattkissen verfolgen lassen. Getrübt erscheint diese Anordnung dadurch, daß hie und da zwischen zwei schrägen Reihen eine dritte auftritt, die durch Teilung der ersteren entstanden zu sein scheint.« (Als

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, (Cambridge, MA) and the Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org/

Beispiel für den ersten Teil dieser Beschreibung kann ich auch den auf Taf. II, Fig. 4, dieser Abhandlung abgebildeten Längsschnitt von *Angiopteris Teysmanniana* anführen.)

3. »Durch Vergleichung des Längs- und Querschnittes, sowie durch Entfernung des Stammparenchyms erkennt man den Zusammenhang der Bündel. Es sind die Gefäßbündel in den Zonen des Längs- und Querschnittes zu Netzschichten vereinigt und es bildet demnach im allgemeinen das Gefäßbündelsystem mehrere in- und übereinander gestülpte trichterförmige Zonen, die mit ihrem unteren Rande in der Längsachse des Stammes übereinander stehen, sich nach oben und außen erweitern, die Peripherie des Stammes erreichen und in die Blätter austreten. Diese Zonen sind im unteren Teile des Stammes gitterförmig durchbrochen, oben zu zusammenhängenden Platten erweitert.«

4. »Nach Entfernung des Stammparenchyms sieht man: vom Grund bis gegen den stärksten Teil des Stammes bildet die oberflächliche Lage des Gefäßbündelsystems ein Netz (l. c. Taf. III, Fig. 1, 2) und nehmen die Blätter gitterförmig durchbrochene Gefäßbündelzonen auf, während an dem oberen Teile des Stammes eine domartig geschlossene Holzzone sich erhebt und von dieser breite, bandförmige Platten sich ablösen.«

Nachdem er die Vermutung erörtert hat, daß diese plattenförmige Vereinigung benachbarter Bündel eine Krankheitserscheinung sei, fährt er fort:

5. »Durch die auf dem Quer- und Längsschnitte zwischen den trichterförmigen Zonen liegenden Bündel werden zwischen den aufeinander folgenden Zonen Verbindungen in folgender Weise hergestellt: die Blattgefäßbündel, die zum überwiegenden Teile zu einem den Rücken und die Seiten des Blattgrundes einnehmenden konvexen Bogen angeordnet sind, erweisen sich als ein Abschnitt der oberflächlichen Gefäßbündelschicht, die hier den Stamm verläßt.«

6. »Ein Ersatz wird dadurch herbeigeführt, daß von der nächstinneren Zone des Stammes ein entsprechender Abschnitt sich sondert, nach oben und außen in dem Grund der Blattachsel aufsteigt und auf der Höhe, wo jener in das Blatt ablenkt, in die oberflächliche Zone eintritt und die Stelle desselben einnimmt.«

7. »Diesem Verhalten entsprechend läßt sich der in ein Blatt eintretende Abschnitt selbst in der oberflächlichen Gefäßbündelschicht des Stammes nur bis zu den drei nächst unteren seitlichen Blättern verfolgen und setzt sich durch deren Achsel in die Tiefe steigend in die zweite Gefäßbündelzone fort, oder mit anderen Worten: ein jeder aus dem Grund einer Blattachsel hervortretende Abschnitt der nächstinnern Zone nimmt Teil an der Bildung dreier höherer Blätter, indem er zunächst nach seinem Eintritt in die oberflächliche Zone nach rechts und links an die Seite der nächstoberen seitlichen Blätter, dann mit seinem Ende in dem Rücken des zwischen diesen beiden Blättern höher am Stamme inserierten Blattes sich ausbreitet.«

8. »Die Ergänzung der Lücken der zweiten Zone, welche durch den Austritt eines Ersatzstranges für die äußere Zone entsteht, erfolgt durch Abschnitte der dritten Zone.«

9. „Die Ersatzschichten für die oberflächliche Schicht verschmälern sich nach innen zu und endigen in einem einzigen Strang, der mit einem Netz von Gefäßbündeln in Verbindung steht, welches die Längsachse des Stammes umstrickt und im wesentlichen in seiner ganzen Ausdehnung den gleichen Durchmesser behauptet. Da die Ersatzstränge durch die Mitte der Blattachseln in die oberflächliche Zone ansteigen, müssen sie so wie die ihnen entsprechenden Lücken eine mit der Blattstellung übereinstimmende Anordnung haben.«

10. »Die Zonen der Stammgefäßbündel, die ich (Metteniu s) in Kürze als Trichterzonen bezeichnet habe, kommen durch das Zusammentreten der in der Spirale benachbarten auf verschiedener Höhe entspringenden Ersatzschichten zu stande.«

In dieser Darstellung des Gefäßbündelverlaufes, die uns Mettenius gibt, bestehen mehrere Unklarheiten. So ist zunächst der Ausdruck »Trichterzonen« inkorrekt. Was er damit meint, sagt er unter 10.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original uploaded from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Eine derartige seitliche Verbindung der Ersatzstränge kann nichts anderes als eine aufsteigende Spiralfläche ergeben, deren Wand gegen die Achse und nach unten zu geneigt ist. Ferner unterscheidet er im Ausdrucke zu wenig die unter 4, 5, 8, 9 erwähnten Gefäßbündelzonen, welche teils »eine oberflächliche Schicht« bilden, teils die Achse in »immer gleichen Durchmesser« umgeben, die zugleich jene Zonen sind, in denen durch Austritt der Blattbündel beziehungsweise Ersatzstränge Lücken entstehen, die von den nächst inneren Zonen wieder ersetzt werden und andererseits jene Trichterzone, die wie gesagt, durch die Gesamtheit der seitlich verbunden gedachten Ersatzstränge gebildet werden und die in Wirklichkeit den Windungen von Spiralflächen entsprechen u. s. w.

Aus diesen Angaben läßt sich folgendes Bild konstruieren: Das Gerüst der Gefäßbündel von *Angiopteris evecta* setzt sich zusammen: 1. aus Schichten, welche der Oberfläche, beziehungsweise der Achse parallel laufen. Ist die Oberfläche des Stammes zylindrisch, so werden auch diese Netzschichten Hohlzylinder sein und wir wollen diese Annahme und den Ausdruck beibehalten, da es ja hier unwesentlich ist, daß die Stammfläche von Angiopteris eiförmig ist. Solche Zylinder sind *a)* die »oberflächliche Schicht«, beschrieben von Mettenius unter 4, *b)* die nächst innere die Achse des Stammes umstrickende Schicht, beschrieben unter 9 und dann *c)* müssen wir noch eine dritte solche Zylinderfläche annehmen, da nach 8 die Lücken in der zweiten Schicht von der dritten her ergänzt werden. Mettenius beschreibt diese Fläche nicht näher.

Zweitens wird das Gerüst gebildet von radial schief verlaufenden Strangschichten, die nach Mettenius' Zeichnung (l. c. T. 3, 2) das Aussehen von Sektoren eines nach oben offenen Kegelmantels haben.

Diese Blattgefäßbündel und Ersatzschichten verbinden die einzelnen Zylinder untereinander oder treten in das Blatt aus. Sie entspringen von jedem der Zylinder in einer der Blattstellung entsprechenden Divergenz.

Auf dem Querschnitte müssen die Zylinder konzentrische Kreise, die Ersatzstränge und austretenden Bündel aber Spiralen bilden. In Wirklichkeit überwiegen quantitativ die Ersatzstränge, was auf die gedrängte Blattstellung in dem knollenförmigen Stamm von *Angiopteris* mit kurzen Internodien zurückzuführen ist. Infolge dessen tritt auf dem Querschnitt die Spirale deutlich in Erscheinung.

Die Zylinderflächen kommen dadurch zustande, daß die radial schief aus dem Innern ansteigenden Stränge sich in bestimmten gleichen, radialen Abständen vom Zentrum umbiegen und nun eine Zeit lang der Achse parallel laufen, während sie mit den nächstbenachbarten gleichwertigen Strängen zu einer zusammenhängenden Schicht verschmelzen, nachdem sie sich schon beim Ansteigen erweitert haben. Nach einiger Zeit des Verlaufes in senkrechter Richtung zweigen wieder Stränge vom so gebildeten Zylinder ab, welche neuerdings radial schief aufwärts steigen. Die durch deren Abgang erfolgte Unterbrechung des Zylinders wird immer durch einen von innen kommenden höheren Ersatzstrang ausgefüllt. Wie jedoch Mettenius unter 7 beschreibt, ist nicht ein höher austretender Strang mit einem tiefer unter ihm eingetretenen Ersatzstrang identisch und dessen natürliche Fortsetzung, sondern der letztere geht in mehrere austretende über und diese setzen sich demnach aus Auszweigungen mehrerer tiefer eingetretener Ersatzschichten zusammen. Dieses Verhalten hängt mit der Blattstellung zusammen, wie weiter unten noch näher erörtert wird.

Ein älterer Stamm von *Angiopteris evecta* wurde auch von Miß Shove (23) untersucht und sie bestätigt die Angaben des Mettenius und rechtfertigt die Konstruktion des Gerüstes, die im vorstehenden aus der Beschreibung des Mettenius abgeleitet wurde.

Vergleichen wir nun den Gefäßbündelverlauf der Psaronien und den von *Angiopteris evecta*, so sehen wir, daß das äußere Aussehen des Bündelnetzes beider ganz übereinstimmend ist. Denn hier wie dort sehen wir dieselben Grundelemente des Gerüstes: Hohlzylinder, gebildet von senkrecht verlaufenden Teilen des Netzes, und in das Innere des Stammes radial schief verlaufende Stränge, welche diese Zylinderflächen kreuzen und verbinden und eine der Blattstellung entsprechende Anordnung haben.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts
Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Daß das Auftreten der parallel der Achse verlaufenden Teile in diesem Gerüst zweckmäßig ist, ist leicht einzusehen, da diese Stränge den kürzesten Weg für die Stoffleitung vom Boden zur Krone darstellen. Die radial schief verlaufenden Stränge verbinden diese wieder nach allen Richtungen.

Die bestehende Übereinstimmung geht auch daraus hervor, daß Karsten (s. S. 12), Stenzel und Mettenius, jeder für die von ihm untersuchte Gattung, *Saccoloma*, *Psaronius* und *Angiopteris*, den Gefäßbündelverlauf mit fast gleichen Worten schildern: »Von der äußersten Zylinderzone gehen Stränge in das Blatt ab. Die dadurch entstandene Lücke wird von Strängen aus der nächst inneren Zone, die Lücken der zweiten von der dritten her ersetzt« u. s. f., »the method of compensation from zone to zone«, wie es Miß Shove kurz ausdrückt.

Diese äußere Ähnlichkeit des Gefäßbündelnetzes muß aber noch keine volle Übereinstimmung im Gefäßbündelverlauf bedeuten. Es bestehen noch scheinbar nicht unbedeutende Verschiedenheiten. Wohl der auffälligste Unterschied ist der, daß hier statt der plattenförmigen Gefäßbündel der Psaronien maschenartig durchbrochene Netzschichten auftreten. Dieses Verhalten raubt besonders dem Quer- und Längsschnittsbild die Übersichtlichkeit. Daß dies kein wesentlicher Unterschied ist, zeigt aber am schönsten gerade der von Mettenius untersuchte Stamm, da, wie er unter 4 erwähnt, in der oberen Region die Netzstränge zu soliden Platten verbunden sind, in welchen nur die abgehenden Stränge Lücken bilden, mag es auch vielleicht bei diesem Exemplar eine Krankheitserscheinung oder Bildungsabweichung gewesen sein, denn Miß Shove konnte es an ihrem Objekt nicht konstatieren. So bilden auch die in die Blätter abgehenden Gefäßbündel unmittelbar nach ihrer Abzweigung ein netzförmig durchbrochenes Zylindermantelsegment, welches anfangs nur den Rücken und die Seiten des Blattgrundes einnimmt. Später treten allerdings Verzweigungen desselben auch in das Innere des Stieles. Auch diese Netzschicht tritt im oberen Teil des Stammes als einheitliche, konvex nach außen gekrümmte Platte auf und stimmt so bis auf die einwärts eingerollten Ränder mit den abgehenden Blattgefäßbündeln der Psaronien überein.[1]

Ein anscheinend bedeutenderer Unterschied aber liegt in der Art und Weise, wie die Zylindermäntel bei beiden Formen gebildet werden. Bei den Psaronien kommen sie dadurch zustande, daß schon stammeigene Elemente vorhanden sind, die in Zylinderflächen stehen. Die schief verlaufenden Blattspurstränge beteiligen sich an ihrer Bildung nur insofern, als sie mit diesen stammeigenen Elementen seitlich anastomosieren und kurze Zeit in ihrer Richtung verlaufen. Dadurch bilden sie das Zwischenstück zwischen zwei in der Orthostiche übereinander stehenden Blattlücken. Im Gegensatz dazu werden die Zylinder von *Angiopteris evecta* ausschließlich nur von den Blattspursträngen gebildet, indem sich diese (Ersatzstränge) in lotrechte Richtung umbiegen und seitlich mit einander verschmelzen, ohne daß Elemente dazwischen treten, welche dem Zylinder ausschließlich angehören, wie dort die stammeigenen Bündel.

Ein weiterer Unterschied ist noch folgender: bei den Psaronien können wir die Anastomosen, die auf dem Querschnitt zwischen den radial gereihten Platten immer mehr nach außen rücken, so wie das schließlich austretende Blattgefäßbündel als einheitlichen Blattspurstrang auffassen, welcher, in der Hauptsache radial schief ansteigend, von Zeit zu Zeit in den Zylinderflächen seine Richtung ändert und sich kurze Zeit lotrecht richtet und dann immer wieder in derselben Radialebene austritt. Dagegen verliert nach der Schilderung des Mettenius jeder ansteigende Ersatzstrang seine Individualität, sobald er in irgend eine der Zylinderflächen eingetreten ist und zieht erst in verschiedene Teile zerspalten, als Teil verschiedener, seitlich benachbarter, höherer Ersatzstränge nach seinem Verlauf in der Zylinderfläche wieder weiter.

Bevor ich zur näheren Erörterung dieser Verschiedenheiten übergehe, will ich noch das Ergebnis anderer Arbeiten und der eigenen Untersuchung zweier Arten von Marattiaceen hier mitteilen. Durch

[1] Nach Farmer und Hill (30) ist der Gefäßbündelzylinder von Angiopteris auch in den ersten Entwicklungsstadien solid, beziehungsweise nur von Blattlücken durchbrochen und die Blattbündel gehen als einfache Stränge ab.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Original Downloaded from Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at)

Herrn Professor von Wettsteins gütige Vermittlung erhielt ich aus dem kaiserlichen Palmenhause zu Schönbrunn einen Stamm von *Angiopteris Teysmanniana* zur Untersuchung. In Taf. II, Fig. 4 ist ein Längsschnitt durch denselben dargestellt. Er besaß die übliche knollenförmige Gestalt und befand sich in ganz entlaubtem Zustande. Die Höhe von der Basis bis zur Ansatzstelle der jüngsten Blätter betrug 7 *cm*, die größte Breite nahe der Basis mit Ausschluß der Blattbasen 11 *cm*. Der Vegetationspunkt war durch junge von Stipeln geschützte Blattanlagen überwölbt, während die übrige Oberfläche von zwölf dichtgedrängten Blattbasen verdeckt war, welche mit den fleischig angeschwollenen Nebenblättern zu ansehnlichen, einheitlichen kompakten Massen angewachsen waren. Gegen den Stamm zu waren die Blattbasen ebenflächig, nach außen konvex gekrümmt. Die fleischigen Nebenblätter bilden zwei seitliche Flügel und rechts und links von der Ansatzstelle des Blattes zwei dicke Kämme, die durch eine dünnere Querkomissur vor dem Blatt verbunden waren. An den Rändern gehen sie in Lamellen aus, die im Jugendzustand dem Stamm dicht angepreßt sind, an älteren Basen aber größtenteils abgewelkt waren. An der Unterseite des Stammes saßen noch einige Reste der ältesten, zum Teil verfaulten Blattpolster. Durch die unteren Blattbasen, wie an der ganzen Unterseite des Stammes treten, wie an Fig. 4 zu sehen, in größerer Zahl starke, etwa 5 *mm* im Durchmesser messende Wurzeln hervor, die sich erst nach dem Eindringen in den Boden spärlich verzweigen. Oberhalb der unteren Blattbasen werden diese starken Wurzeln nicht mehr getroffen. Sie entstehen an den innersten und obersten Gefäßbündelzonen und wachsen auf langem Wege ziemlich steil, der Oberfläche etwa parallel durch den ganzen Stamm bis zur Basis. Außer diesen starken Wurzeln treten zwischen den oberen Blattbasen bedeutend schwächere, aber sehr reich verzweigte Wurzeln auf.

Diese entspringen an dem unteren Winkel, den der Rücken der eigentlichen Blattbasis mit den Nebenblättern einschließt und setzen hier an Anastomosen der Blattgefäßbündel an, von wo sie, sich oft schon innerhalb des Gewebes verzweigend, auf kürzestem Wege in Büscheln austreten. Dann breiten sie sich unter reichen Verzweigungen zwischen den seitlich benachbarten Stipeln aus, wobei sie oft völlig platt gedrückt werden. Sie haben offenbar die Aufgabe, den Humus, der sich an der Innenseite der Blattbasen, die hier wie Nischenblätter fungieren, ansammelt, auszunützen. Für *Angiopteris evecta* wird nichts ihnen Entsprechendes beschrieben. Die feinere Anatomie des Stammes will ich erst weiter unten besprechen und hier zunächst auf den Gefäßbündelverlauf weiter eingehen.

Ich muß bemerken, daß ich über den Gefäßbündelverlauf keine unbedingt sichere Vorstellung bekommen konnte, da der Stamm von unten her tief hinein ausgefault war und die so sichere Methode sukzessiver Querschnitte sich wegen der Größe des Objektes nicht anwenden ließ. Ich war daher auf Freipräparation eines Teiles des Bündelnetzes angewiesen. Zunächst wurde ein Längsschnitt durch den Stamm angefertigt. Derselbe ist in Tafel II Fig. 4, dargestellt. Man sieht hier ähnlich, wie es Mettenius beschreibt, die Gefäßbündel in parallele Reihen angeordnet, welche schräg nach oben und außen ziehen und hier konzentrischen Kreisbogen oder besser Parabeln gleichen. Diese Bündelreihen setzen sich direkt in die Blätter fort, wie z. B. an Blatt *A*, das ziemlich median getroffen wurde, zu sehen ist. Durch die Lücken dieser Reihen treten Wurzeln nach außen. Im oberen Teil sind zwei junge noch eingerollte Blätter getroffen worden, welche hinter dem Vegetationspunkt, der nicht mehr auf diesem Schnitt liegt, standen. Man sieht hier die Knospenlage der Stipulae, welche den eingerollten Wedel umhüllen.

Es wurde sodann ohne weiteres Mazerationsverfahren mittels Skalpells ein Teil des Stammskelettes herauspräpariert und in Tafel II, Fig. 5 dargestellt. Die präparierte Partie umfaßt etwa $^1/_3$ des Skelettes, doch fehlt infolge der Ausfaulung die innere Partie jeder Schicht. Das Präparat wurde von innen gesehen gezeichnet. An demselben sehen wir drei einander schief überdeckende, gekrümmte Netzschichten. Diese Netzschichten, mit den Ziffern 1, 2, 3, 4 bezeichnet, gehen unmittelbar ohne weitere Richtungsänderung in Blätter über, so die Schichte 1 in das Blatt *D*, 2 in *A* und *B*, 3 in *C*. Außerdem sehen wir Stränge, welche diese sich schräg überdeckenden Netzschichten an ihren Außenrändern verbinden (*S* in Fig. 5).

Aus diesem Präparat dürfte sich folgende Vorstellung vom Gefäßbündelverlauf im Stamm von *Angiopteris Teysmanniana* ableiten lassen: die Gefäßbündel der Blätter treten radial schief in den Stamm

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology. Downloaded from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ein, wo sie breite Netzschichten bilden und in derselben radial schiefen Richtung in das Innere ziehen. Hiebei kommt es zu einer seitlichen Verschmelzung der Netzschichten, die zwei in der Grundspirale auf einander folgenden Blättern entsprechen. Dadurch kommt hier wirklich jene aufsteigende Schraubenfläche mit nach innen und unten geneigter Wandung zustande, in der die Ersatzstränge des Mettenius liegend gedacht wurden. Während aber bei *Angiopteris evecta* die Ersatzstränge isoliert sind und nur in den Zylinderflächen mit einander verschmelzen, haben wir hier eine einheitliche Spiralfläche vor uns, welche die sich bildenden Blattspuren nur undeutlich unterscheiden läßt. Während diese Spiralfläche zum größten Teil in unveränderter Richtung in die Blätter an den entsprechenden Ansatzstellen derselben übergeht, biegt sie doch von Zeit zu Zeit, anscheinend immer in dem Zwischenraum zwischen zwei in der Spirale benachbarten Blättern, mit je einem einzigen Strang in eine der Oberfläche parallele Richtung um und setzt sich dadurch mit der überragenden Außenwand der nächst höheren Windung in Verbindung. Diese Stränge *S* markieren also hier allein die oberflächliche Zylinderzone. Wie erwähnt, konnte das Innere des Stammes nicht genau untersucht werden. Es wäre nicht ganz ausgeschlossen, daß vielleicht im Innern ein zweites axiles Zylinderrohr vorhanden wäre, an das die Spiralfläche ansetzt. Diese Spiralfläche muß in der Tat den Längsschnitt ergeben, den wir in Fig. 4 sehen. Da aber der Schnitt etwas tangential ausgefallen ist, sehen wir die einzelnen Windungen derselben in Form von Parabeln angeschnitten. Die Durchschnitte der in Fig. 5 dargestellten Zonen wurden auf dem Längsschnitt mit gleichen Ziffern versehen.

Der Übergang der Netzschichten in die Blätter vollzieht sich in dünnen Bündelchen, welche in einem nach außen gekrümmten, flachen Bogen angeordnet sind und anfangs isoliert stehen, bald aber reichlich unter einander anastomosieren. Auch jene Bündel, welche an der Innenseite dieses Bogens stehen, wie b′ entspringen direkt von den Netzschichten des Stammes.

Man sieht hier wieder dieselben Gerüstelemente des Gefäßbündelnetzes von *Angiopteris evecta* wiederkehren (entsprechend allerdings nur der Partie zwischen dem zweiten Zylinder ausschließlich und der Außenfläche bei *Angiopteris evecta*): radial schief in das Innere verlaufende Teile der Blattspur und die oberflächliche Zylinderschicht, wobei hier nur eine kleine Partie der radial schief verlaufenden Blattspuren in die Richtung derselben umbiegt und sie bildet, während der größere Teil direkt in die Blätter ausbiegt. Der Gefäßbündelverlauf scheint also etwas von dem von *Angiopteris evecta* abzuweichen. Dieser anatomische Unterschied ist bemerkenswert, da mehrfach noch die verschiedenen Arten von Angiopteris in eine zusammengefaßt werden.

Herr Professor von Wettstein überließ mir dann ferner gütigst ein Stämmchen von Danaea sp., das er von seiner brasilianischen Expedition mitgebracht hatte, zur Untersuchung. Das Stämmchen, etwa einschließlich der jeweiligen Blattbasen $1^1/_2$ *cm* im Durchmesser messend, war gestreckt zylindrisch und radiär gebaut. Schon diese zylindrische Gestalt ließ es für den Vergleich mit Psaronius besonders geeignet erscheinen und tatsächlich zeigte sich hier die vorhandene Übereinstimmung mit großer Klarheit. Die Blattbasen waren ebenfalls zylindrisch gestreckt, die Stipulae häutig. Die Blattstellung konnte ebensowenig wie bei der vorher besprochenen Art genau ermittelt werden. Es waren keine deutlichen Orthostichen vorhanden, folglich lag keine der niederen Divergenzformeln vor. Die Wurzeln treten an der ganzen Länge des Stämmchens — mit Ausnahme der Region jüngerer Blätter — hervor, waren aber alle nach einer Seite gekehrt und entsprangen nur an drei Seiten des Stämmchens. Sie setzen an die innersten Gefäßbündel des Stammes an und treten auf kürzestem Wege senkrecht zur Längsrichtung des Stammes ins Freie.

Von einem etwa $1^1/_2$ *cm* langen Stück des Stammes wurde eine Serie von 108 Querschnitten angefertigt. Leider fehlte der untere Teil des Stämmchens, so daß nur die mittleren Entwicklungsstadien untersucht werden konnten. Die Schnitte wurden mittels Zeichenapparat auf Pauspapier gezeichnet. Durch Überdecken der Zeichnungen ließen sich dann die Bündel von Schnitt zu Schnitt identifizieren. Aus dieser Serie sind einige Schnitte, die in größeren Abständen entfernt waren, in den Taf. III Fig. 5 bis 16 dargestellt. Fig. 5 zeigt die Gefäßbündel des Stammzylinders in der Mitte, während zur Rechten und zur Linken

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Original Document from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org/

die Blätter I und II sich vom Stamm loszulösen beginnen. Ihre Gefäßbündel sind schon vollständig von denen des Stammes getrennt. Die Gefäßbündel des letzteren stehen in einem Kreis angeordnet, in der Mitte desselben sieht man ein ω förmiges Bündel. Wie die weitere Untersuchung ergibt, entspricht auch dieses einem Kreise, der in diesem Augenblick gegen Blatt II hin geöffnet ist, und der ein zentrales Bündel innen umschließt, das gerade in Anastomose mit dem innern Kreis getreten ist.

Schon dieser Querschnitt zeigt uns, daß die Stelen zwei konzentrische Zylinder bilden, die in ihrer Mitte einen zentralen Strang umschließen.

Von Fig. 6 an sieht man den Abgang der Gefäßbündel für das Blatt III. *D* ist nochmal in Anastomose mit *c* getreten, zeigt aber gemeinsam mit *g* schon die Stellung des künftigen Blattes an. Gleichzeitig beginnt im innern Zylinder sich ein Stück, dem Blatt III genau gegenüber stehend, los zu lösen. In Fig. 7 ist die Auszweigung der Bündel für III schon deutlich zu erkennen, *d* und *g* beginnen sich zu verzweigen. Das in Fig. 6 sich abschnürende Bündel des innern Rohres hat sich vollkommen losgelöst und rückt gegen die Lücke des Blattes III zu. Gleichzeitig hat sich der Zentralstrang innen losgetrennt und zieht in das Zentrum. Nun bereitet sich auch schon die Bildung des Blattes IV vor. Man sieht, daß die Stränge *k*, *i*, *l* schon eine neue Ausbuchtung des Kreises bilden. In Fig. 8 ist der aus dem innern Zylinder sich abzweigende Ersatzstrang schon in den äußeren Kreis vorgerückt, in die Lücke des Blattes III eintretend und beginnt sich in die Stränge a_3 und a'_3 zu gabeln.

In das Blatt III tritt also der Strang *g*, *f*, *e* und *d* ein. Auch die Bildung des IV. Blattes ist schon vorgeschritten. *K* tritt noch einmal in Verbindung mit *b* und *i* teilt sich in zwei Bündel i_1 und i_2. *l* ist am weitesten nach außen gerückt und verbreitet sich etwas nach innen zu.

Bei Fig. 9 ist der Kreis gegen III hin vollständig geschlossen, das Bündel *c* in zwei Stränge zerspalten und die Ausbuchtung, die dem IV. Blatt entspricht, ist sehr deutlich geworden. Hier hat sich i_2 wieder in 2 Bündel geteilt und *k* und *b* haben sich wieder getrennt. Im innern Zylinder hat sich der Zentralstrang *m* an einen Rand der Lücke des Blattes II angesetzt. Von dem unteren Segment des Zylinders löst sich ein Stück *x* los und zieht an der Lücke vorüber nach dem oberen Teil des Zylinders, mit dem es dann in Fig. 10 schon verschmolzen ist. Die beiden Gabeläste des Ersatzstranges für III anastomosieren in diesem Querschnitt mit den Grenzsträngen der Lücke g_2 und c_1. An den Strängen des Zylinders treten dann weitere Teilungen und seitliche Verschmelzungen ein, wie aus den Bezeichnungen und Indices der Bündel zu entnehmen ist. Der Strang *m* beginnt sich wieder loszulösen und gegen die Lücke des Ersatzstranges a_2 vorzurücken (Fig. 11), während sich zwei neuerliche Ersatzstränge für das Blatt IV, a_4 und a'_4 abzweigen. In Fig. 12 sieht man, daß der Verschluß der Lücke des Blattes III im innern Zylinder durch den zentralen Strang erfolgt ist und der letztere trennt sich bereits wieder ab. Hier setzt auch an den innern Zylinder eine Wurzel *w* an. Die Lücke von IV ist auch wieder ausgefüllt und es beginnt die Bildung des Blattes V, für welches in Fig. 13 auch bereits wieder zwei Ersatzstränge, a_5 und a'_5, abzweigen.

Aus dieser Serie läßt sich also folgendes Bild des Gefäßbündelverlaufes im Stämmchen von *Danaea* sp. gewinnen. Die Gefäßbündel stehen in zwei konzentrischen Zylindern angeordnet, die einen zentralen Strang umschließen. In dem äußeren Zylinder entstehen durch Austritt von Gefäßbündeln in die Blätter Lücken. Diese werden wieder ausgefüllt durch Ersatzstränge, die aus dem inneren Zylinder kommen. Sie treten entweder als einfache Stränge aus diesem aus und gabeln sich nachträglich in zwei Äste oder lösen sich gleich anfangs als zwei getrennte Bündel los. Diese Bündel verschmelzen nach ihrem Eintritt in den äußeren Zylinder mit den Grenzsträngen der Lücke, lösen sich dann wieder los, verschmelzen unter einander und verzweigen sich dann mannigfach. Derartig wechselnde Verschmelzungen und Verzweigungen erfahren alle Stränge des äußeren Bündelrohres, so daß dieses ein Netz mit gestreckten Maschen bildet. Daß die Maschen tatsächlich lang gestreckt sind, ergibt sich aus dem steilen Verlauf der Stelen, die immer nur wenig schief angeschnitten werden. Das innere Bündelrohr bildet dagegen einen soliden, nur von den Lücken der abgehenden Ersatzstränge durchbrochenen Zylindermantel. Der Verschluß der Lücken erfolgt dadurch, daß der zentrale Strang in dieselben eintritt und in ihnen einen Ast zurück

Digitized by the Harvard University Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge. Mit Original Copyright from the Harvard University Portage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

läßt. Wir sehen also hier das für *Psaronius*, *Angiopteris evecta* und *Saccoloma adiantoides* gleichlautend geschilderte Verhalten in besonders klarer Weise wiederkehren.

Die Querschnittsserie wurde dann fortgesetzt, um das weitere Verhalten der in den Außenzylinder eingetretenen und sich dort verbreitenden Ersatzstränge zu verfolgen. Es mußte hier mit Rücksicht auf den Vergleich mit den Psaronien die Frage gestellt werden, ob vielleicht hier in den Zylindern Elemente vorhanden wären, die ihnen ausschließlich angehören und nicht in die Blätter eintreten, entsprechend den stammeigenen Bündeln der Psaronien und ob hier die Ersatzstränge höher am Stamm sich vielleicht in die Blattbündel je eines bestimmten Blattes fortsetzen, so daß sie mit diesen eine bis in das Innere des Stammes hinein einheitliche Blattspur bilden oder ob wieder eine Aufteilung derselben auf die Blattspuren mehrerer Blätter eintritt. Die Untersuchnng hat ergeben, daß sich dieses Stämmchen genau so wie *Angiopteris evecta* verhält.

Die genau gegenüber einem unteren eben abgehenden Blatt ansteigenden und eintretenden Ersatzstränge nehmen, nachdem sie eine Zeit lang in der Zylinderfläche verlaufen sind, an der Bildung mehrerer Blattbündel Teil und die in verschiedener Höhe eintretenden Ersatzstränge schließen im Zylinder unmittelbar ohne Dazwischentreten stammeigener Elemente zusammen. In Fig. 14 wurde noch ein Schnitt aus der Serie, der beträchtlich höher liegt, als die bisher betrachteten, abgebildet. Man kann schon aus der in der Serie folgerichtig weiter geführten Bezeichnung (alle Stränge mußten mit *a* bezeichnet werden) entnehmen, daß alle Stränge des äußeren Zylinders Ersatzsträngen entstammen, welche im Verlauf der Serie in denselben eingetreten sind. Man sieht auch an diesem Schnitt, daß sich die Ersatzstränge an der Bildung verschiedener austretender Teile der Blattspuren beteiligen. So treten die Auszweigungen der Ersatzstränge a_5 und a'_5, welche in die Lücke des Blattes V eingetreten sind, zum größten Teil allerdings in das Blatt X ein, zwei derselben aber bleiben im Zylinder zurück und treten dann erst in höhere Blätter aus. Ebenso läßt es sich hier für a_6 und a_8 verfolgen. Gleichzeitig sieht man, wie reichlich sich die als ein Paar eingetretenen Ersatzstränge in Teilstränge verzweigt haben.

Es erübrigt nun noch das Verhalten der in die Blätter eingetretenen Bündel in den Blattbasen zu verfolgen. In Fig. 17 sind für das Blatt III eben 4 Stränge ausgezweigt, welche in nach außen konvexen Bogen angeordnet stehen. Durch Verzweigungen derselben, wie bei *d* wird ihre Zahl bald erhöht, sie treten unter einander in Verbindung und bilden hier also auch wieder eine Netzschicht. Ein weiteres Stadium sieht man bei Blatt IV Fig. 9, wo sich das mittelste der Gefäßbündel *l* nach innen streckt, um, wie an Fig. 11 zu sehen, hier ein Bündel abzugeben, das nun in die Mitte des Bogens rückt wie 6 in Blatt II. Das nächste Stadium stellt etwa II in Fig. 6 dar. Hier krümmen sich die seitlichen Grenzstränge rechtwinkelig nach innen ein und die inneren Schenkel lösen sich ab und bilden die Bündel 7 an der Innenseite der Basis. In Fig. b erkennt man, daß sich das Mittelbündel 6 in zwei getrennt hat und gleichzeitig geben die seitlichen Grenzstränge 1 und 5 sehr kleine Seitenzweige nach außen ab, welche in die Winkel der Blattbasis rücken und für die Stipulae bestimmt sind. Die Abzweigung der Gefäßbündel für die Stipeln erfolgt also erst außerhalb des Stammes. Einen bedeutend höheren Schnitt aus einer Blattbasis stellt dann Fig. 15 dar. Hier hat sich das anfangs einfache Bündel der Stipulae in mehrere Arme (*S*) gespalten, welche in zwei seitlichen Reihen stehen. *Q* ist die Querkommissur der Nebenblätter vor der Blattbasis, welche hier im Gegensatz zu den seitlichen Flügeln derselben nicht mehr mit den Blattstiel verwachsen ist. Diese Querkommissur selbst erhält keine Gefäßbündel. Der nach außen konvexe Bogen der Blattgefäßbündel läßt sich sehr wohl wieder mit der gekrümmten Platte des Blattgefäßbündels der Psaronien vergleichen, wobei vielleicht die sich winkelig einkrümmenden Seitenstränge den eingerollten Rändern der letzteren entsprechen.

Man erkennt, daß das Stämmchen in gleicher Weise wie *Angiopteris evecta* mit den Stämmen der Psaronien übereinstimmt und sich in gleichen Merkmalen von ihnen unterscheidet. Sein Gefäßbündelverlauf ist im wesentlichen der gleiche wie der bei der genannten Art. Nur tritt er hier schon im Querschnitt viel klarer und übersichtlicher zu Tage, was sich auf die zylindrische Gestalt und die größeren Internodien an demselben zurückführen läßt.

Gut übereinstimmend mit diesen untersuchten Exemplaren schildern auch noch andere Autoren, wie zum Beispiel Kühn (19) und Holle (17) den Bündelverlauf bei Marattiaceen. Der Vollständigkeit halber will ich aber noch eingehender zwei neuere Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen von Farmer, Hill und Brebner (30 und 31) hier anführen, da diese eine wertvolle Vervollständigung unserer Kenntnis von der Anatomie der Marattiaceen bilden, indem sie eine klare Darstellung der Ontogenie des Gefäßbündelsystems bieten.

Nach Farmer und Hill (30) ist in jungen Pflänzchen von Angiopteris, Marattia und Kaulffußia anfangs ein einfacher, axiler Strang vorhanden, von welchem die Blattbündel als einfache Stränge abzweigen. In der weiteren Entwicklung erweitert sich dieser axile Strang zu einem Hohlzylinder, einer »Syphonostele«, indem in der Mitte des Xylems ein als Mark zu bezeichnendes Parenchym auftritt. In diesem Zylinder bilden die abgehenden Blattbündel Lücken, die sich anfangs bald wieder schließen. Durch diese Lücken tritt das Phloem auch auf die Innenseite des Zylinders über, diese ganz auskleidend, so daß der primäre Strang auf dem Querschnitt jetzt in mehrere konzentrische, zu einem Kreise angeordnete Teilstellen (Meristelen) aufgelöst erscheint. Dieser Zylinder erweitert sich dann immer mehr nach oben hin, die Blattlücken werden gedrängter und es zweigt sich jetzt von der Innenwand dieses Zylinders ein commissural strand ab, welcher das Markparenchym quer durchzieht, die gegenüberliegenden Seiten des Zylinders verbindet und die Blattlücken schließt. Dieser commisoural strand nimmt mit zunehmender Weite der »Syphonostele« auch an Stärke zu und wird schließlich eine Art »sympodial colume«. Die anfangs einfachen Blattbündel erfahren bei höheren Blättern noch innerhalb des Stammes eine Gabelung und entspringen schließlich bei noch höheren Blättern als zwei getrennte Stränge von der Blattlücke. Dem »commissural strand« entspricht der von Kühn bei Kaulfußia konstatierte »Zentralstrang« (s. S. 26 [190]) und ebenso der Zentralstrang *m* bei der oben beschriebenen *Danaea* sp. und es ist von Wichtigkeit, daß, wie Farmer und Hill somit konstatierten, dieser »Zentralstrang« mit dem ursprünglichen axilen Strang nicht homolog ist.

Brebner untersuchte die Ontogenie des Gefäßbündelsystems von *Danaea simplicifolia* und fand hier auch übereinstimmend anfangs einen axilen Strang, welcher nach unten zu in eine diarche Primärwurzel überging. Dieser Strang erweitert sich dann auch zu einem Zylinder, doch erfolgt der Übergang hier nicht durch Auftreten eines Markes innerhalb des Xylems, sondern dadurch, daß die primäre Stele plattenförmig wird und sich halbmondförmig einkrümmt. Von der konvexen Seite dieses Halbmondes geht das nächste Blattbündel ab und die gegenüber liegende Seite soll durch eine herantretende Wurzel geschlossen werden. So wird auch hier ein von Blattlücken durchbrochener Zylinder gebildet. In der weiteren Entwicklung tritt dann auch hier ein Zentralstang oder commissural strand auf, welcher in spiraligem Zickzacklauf die jeweiligen Blattlücken schließt. Die Blattbündel verhalten sich ganz so wie es Farmer und Hill für Angiopteris beschreiben. Von dem Auftreten des Zentralstranges ab entsprechen die Bilder der Schnittserie von Brebner ganz dem Verhalten des inneren der beiden konzentrischen Zylinder bei der beschriebenen *Danaea* sp. Der anfangs nur von Blattlücken durchbrochene Zylinder erweitert sich dann aber auch nach oben hin und spaltet sich in mehrere auf dem Querschnitte kreisförmig angeordnete Teilstelen, die untereinander anastomosieren und so eine zylindrische Netzschicht bilden. Ähnlich verhält sich der innere Zylinder der *Danaea* sp. in den letzten Schnitten unserer Serie, von denen einer in Fig. 16, Taf. III abgebildet ist. In den letzten Bildern der Schnittserie Brebner's gleicht dieser Zylinder von *Danaea simplicifolia* ganz dem äußeren der beiden Zylinder der von mir untersuchten Art und der Zentralstrang scheint plattenförmige Gestalt anzunehmen.

Vergleicht man unsere *Danaea* sp. mit dieser von Brebner beschriebenen Art, so gewinnt man den Eindruck, daß die erstere ein höheres Entwicklungsstadium des Gefäßbündelsystems darstellt, da hier bei sonstiger voller Übereinstimmung im einzelnen statt eines zwei konzentrische Zylinder auftreten. Da der Gefäßbündelzylinder von *Danaea simplicifolia* in der Serie Brebner's allmählich von der Gestalt des inneren in die des äußeren Zylinders der oben beschriebenen *Danaea* sp. übergeht, läßt sich vielleicht schließen, daß der äußere Zylinder unseres Exemplars homolog ist mit dem einfachen Zylinder bei Brebner und daß

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original publication from the Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/); http://www.biodiversitylibrary.org/

der innere Zylinder vielleicht in der Weiterentwicklung aus dem schon plattenförmig gewordenen Zentralstrang hervorgeht, ähnlich wie der erste aus dem ursprünglichen, axilen Strang. Innerhalb dieses zweiten Zylinders wäre dann vielleicht in gleicher Weise der zentrale Strang wieder regeneriert worden. Dieser Vorgang könnte sich mehreremale wiederholen und so eine eigene Art primären Dickenwachstums hervorrufen. Leider fehlt uns noch eine Untersuchung, die diese Lücke in unserer Kenntnis von der Ontogenie des Marattiaceenstammes mit Sicherheit ausfüllen würde.

Wir sehen also hier die zylinderförmigen Gefäßbündelschichten der früher beschriebenen Exemplare wiederkehren und lernen gleichzeitig ihre ontogenetische Entwicklung kennen. Die Ersatzschichten werden hier wie im innersten Zylinder der beschriebenen *Danaea* sp. durch den commissuralstrand oder Zentralstrang vertreten. Diesen Strang können wir für die Vergleichung mit den Psaronien nicht verwerten, da die innersten Teile des Gefäßbündelsystems der Psaronien für unser Verständnis noch unklar sind. Für die Vergleichung kommt der Gefäßbündelverlauf außerhalb des innersten Zylinders in Betracht, welcher für Psaronien und Marattiaceen schon im vorstehenden klargestellt wurde.

Alle Untersuchungen des Stammskelettes der Marattiaceen bestätigen also das schon aus der Darstellung des Mettenius abgeleitete Grundschema des Gefäßbündelverlaufes. Dort wurde auch bereits die große Übereinstimmung mit dem Gefäßbündelgerüst der Psaronien festgestellt und gleichzeitig wurden die bestehenden Unterschiede, unter diesen besonders bemerkenswert: das Auftreten stammeigener Elemente bei den Psaronien und die Aufteilung der in einen Zylinder eintretenden Ersatzstränge in mehrere austretende bei den Marattiaceen angeführt.

Es muß nun die Frage aufgeworfen werden, ob die vorhandenen Unterschiede von wesentlicher Natur sind oder ob sie sich vielleicht als gesetzmäßige Abänderungen eines und desselben Grundtypus ergeben.

Solche äußerlich auffallende Abänderungen können, wie schon erwähnt, vor allem durch geänderte Blattstellung eintreten. In der Tat ist hierin ein Unterschied zwischen Psaronien und Marattiaceen vorhanden. Erstere besitzen sehr einfache Blattstellungen wie zweizeilige und wirtelige Beblätterung und auch die spiralbeblätterten Formen lassen hier immer deutliche, in die Augen springende Orthostichen erkennen, wie man auch an Caulopteris sieht. Dagegen wurden deutliche Orthostichen bei allen bisher untersuchten Marattiaceen (mit Ausnahme von Kaulfußia) vermißt. Es liegen hier höhere Divergenzformeln vor. So vermutet Mettenius, daß die Divergenz der Blätter von Angiopteris evecta $^{13}/_{34}$ betrage. Es läßt sich nun leicht einsehen, daß der Übergang von der einfachen Blattstellung der Psaronien etwa zu dieser Divergenz jene Abänderungen, die als Unterschiede angeführt wurden, mit sich bringen wird.

Nehmen wir die eben nach Farmer, Hill und Brebner geschilderte Entwicklung des Gefäßbündelgerüstes der Marattiaceen für eine Pflanze von einfacher Blattstellung an, bei welcher also wie bei den Psaronien die Blätter in einer bestimmten Anzahl von Orthostichen stehen, so ergibt sich zunächst aus der Blattstellung, daß auch die Blattlücken, welche in dem anfangs sonst soliden Zylinder, der aus dem axilen Strang entstanden ist, durch Abgang der Blattbündel entstehen, immer auf dieselbe Stelle des Umfanges fallen. Diese Lücken werden durch Ersatzstränge oder durch den Zentralstrang immer wieder ausgefüllt. Zwischen ihnen aber liegen, wie ein Blick auf das Schema Taf. II, Fig. 1 oder Taf. II, Fig. 3, zeigt, Teile des Zylinderrohres, welche niemals von der Blattlückenbildung betroffen werden, die also kontinuierlich weiterwachsen können. Diese Stelen werden uns dann als stammeigene Bündel zwischen den Blattspuren erscheinen. Auch aus physiologischen Gründen kann das Auftreten verbindender stammeigener Bündel zwischen den Blattspuren bei einfacher Blattstellung erwartet werden, da, wie das Schema Taf. II, Fig. 3 zeigt, sich die Blattspuren oder Ersatzstränge benachbarter Blätter seitlich nicht berühren, anderseits aber die Bildung in sich geschlossener, solider oder aus Netzschichten bestehender Zylinderflächen, also ein einheitliches, in sich geschlossenes Leitungssystem immer angestrebt wird. Wenn also die stammeigenen Bündel nicht schon entwicklungsgeschichtlich angelegt sind, so werden sie vielleicht aus Zweckmäßigkeitsgründen akzessorisch als Neubildungen bei einfacher Blattstellung auftreten. Anders bei einer Blattstellung von höherer Formel, z. B. bei der Divergenz $^{13}/_{34}$. Eine Konstruktion dieser Blattstellung zeigt,

daß hier nach und nach die Blattlücken auf alle Teile des Zylinderumfanges fallen und folglich nach und nach alle Segmente des Zylindermantels in Blätter übergehen werden. Durch Ersatzstränge werden die abgegangenen Bündel des Zylinderrohres immer wieder ergänzt und der Zylinder selbst ausschließlich von Ersatzsträngen, also von Blattspuren fortgebildet und zusammengesetzt, wie z. B. an der untersuchten *Danaea* sp. gezeigt wurde. Wie man sich ebenfalls aus der Konstruktion einer derartigen Blattstellung überzeugen kann, können sich nun auch die Ersatzstränge seitlich benachbarter Blätter von ungleicher Höhe seitlich berühren, da sie immer eine Zeitlang senkrecht in der Zylinderfläche verlaufen. Es können somit die Ersatzstränge ohne Dazwischentreten stammeigener Elemente eine geschlossene, von Blattlücken durchbrochene Zylinderfläche bilden und die Pflanze findet bei dieser Blattstellung mit den Blattspuren ihr volles Auslangen zur Konstruktion desselben Stammskelettes, wie es bei den Psaronien auftritt. Das Fehlen oder Vorhandensein stammeigener Elemente wird also bei diesem Gefäßbündelverlauf ganz von der Blattstellung abhängen.

Daß dies der Fall ist, wird schließlich auch durch rezente Farne bewiesen, wie durch die Marattiacee Kaulfußia, deren Stammskelett Kühn (19) untersuchte. Diese besitzt ein dorsiventrales Rhyzom, das im Gegensatz zu den übrigen Marattiaceen zweizeilig beblättert ist. Die Gefäßbündel derselben bilden einen geschlossenen Zylinder, von welchem nur an der Oberseite die Blattbündel abzweigen. Die entstandenen Lücken werden durch einen Zentralstrang ergänzt. An der Unterseite dagegen entspringen nur die Wurzeln. Dieser Teil des Zylinders wächst ununterbrochen an der Spitze fort und ist also als stammeigen zu betrachten. In gleicher Weise geben Nägeli und Conwentz für dorsiventrale, zweizeilig beblätterte Rhyzome von Polypodiaceen an, daß in diesen an der Unterseite stammeigene Stränge verlaufen, während bei anderer Blattstellung das Stammskelett nur von Blattspuren gebildet wird.

Es sei erwähnt, daß allerdings auch bei komplizierterer Blattstellung, z. B. $^{13}/_{34}$, eine Konstruktion der Zylinder denkbar wäre, bei welcher stammeigene Stränge beibehalten werden könnten und die Ersatzstränge ungeteilt blieben. Es müßten dann die stammeigenen Bündel und ebenso die Ersatzstränge einen tangential schiefen Verlauf in der Zylinderfläche, entsprechend einer Psarastiche, annehmen. Für ein solches Verhalten liegt aber offenbar gar kein Grund vor.

Der andere erwähnte Unterschied, daß die Ersatzstränge und austretenden Blattbündel bei den Marattiaceen keine zusammenhängenden, unverzweigt, tangential gerade aus dem Innern in die Blätter ziehenden Blattspuren bilden wie bei den Psaronien, sondern nach Verlauf in der Zylinderfläche zerteilt in mehrere austretende Strangschichten übergehen, läßt sich ebenfalls leicht aus der geänderten Blattstellung erklären. Die Ersatzschichten können zum Eintritt in einen nächst äußeren Zylinder naturgemäß nur die schon vorhandenen durch Abgang tieferer Blattspurstränge entstandenen Lücken benützen. Sie müssen sich daher in ihrer Stellung nach den tieferen Blättern, deren Lücken sie auszufüllen haben, und nicht nach den höheren Blättern, in die sie schließlich übergehen, richten und stehen daher in derselben Radialebene wie ein tieferes Blatt. In der Zylinderfläche treffen sie aber kein Blatt, das genau senkrecht über ihrer Eintrittsstelle steht und in das sie zur Gänze eintreten könnten. Bei senkrechtem Verlauf in der Zylinderfläche müssen sie daher ihrer natürlichen Stellung gemäß in mehrere Blätter zerteilt übergehen, deren Ansatzstellen sie gerade in ihrem senkrechten Verlauf treffen, während sie bei einfacher Blattstellung nach kurzem Verlauf in ein senkrecht über ihrer Eintrittsstelle liegendes Blatt zur Gänze einbiegen können.

Die erwähnten unterscheidenden Merkmale erweisen sich also tatsächlich als Folgen verschiedener Blattstellung und es ist demnach nach allen diesen Erwägungen wohl bestimmt anzunehmen, daß eine Pflanze vom Gefäßbündelverlauf der Psaronien bei Annahme einer komplizierteren Blattstellung, z. B. der Divergenz $^{8}/_{21}$ oder $^{13}/_{34}$, ihren Gefäßbündelverlauf in den der Marattiaceen abändern wird. Damit ist aber zugleich ausgesprochen, daß wirklich eine volle Übereinstimmung im Prinzip des Gefäßbündelverlaufes bei Psaronien und Marattiaceen besteht.

Es muß allerdings daran erinnert werden, daß der Bündelverlauf der Psaronien nur von den äußeren Partien der Gefäßbündel führenden Stammaxe abgeleitet wurde, während in der Mitte derselben noch

Digitized by the Harvard University Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, Mass.) Original Download from the Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org/

einige Bündel scheinbar unregelmäßig stehen, deren Verhalten nicht verfolgt werden konnte. Es ist aber nicht anzunehmen, daß diese das klare Prinzip irgendwie abändern werden. Ferner muß erwähnt werden, daß meist ein großer quantitativer Unterschied im Gefäßbündelgerüst bei Psaronien und Marattiaceen besteht, da wir z. B. bei *Ps. infarctus* vier deutliche und eine Reihe undeutlicher Zylinder ausgebildet sehen, während bei letzteren z. B. nur zwei derselben und ein zentraler Strang auftreten. Dies steht offenbar nur mit der äußeren Gestalt im Zusammenhang und ist für den Vergleich bedeutungslos.

Bei der bisherigen Vergleichung des Gefäßbündelverlaufes wurden aber die »peripheren Stelen« ganz außer acht gelassen. Diese Stränge nehmen im Gefäßbündelgerüst der Psaronien eine Sonderstellung ein und es läßt sich bei den Marattiaceen nichts ihnen Entsprechendes erkennen.

Dies begründet aber keinen neuen, wichtigeren Unterschied gegenüber den Psaronien, da diese Stelen auch schon einigen Gruppen der Psaronien wie z. B. den zweizeilig beblätterten zu fehlen scheinen.

Diesen Stelen aber ganz verwandte Bildungen finden wir bei den Cyatheaceen in den rindenständigen Bündeln derselben wieder.

Die rindenständigen Bündel entspringen nach de Bary von den zahlreich eintretenden Blattbündeln an den Seitenrändern der Blattlücken kurz vor deren Eintritt in den Holzzylinder. Sie steigen steilbogig in das Parenchym der Rinde hinab, sich tiefer entweder mit anderen vereinigend oder blind endigend. In vielen Fällen ist die Zahl der von einer eintretenden Blattspur entspringenden Bündel groß und sie bilden dann zwischen zwei seitlich benachbarten Blättern ein ganzes Netz. In einigen Fällen aber wie bei Cyathea Imrayana vereinigen sich die zu zwei oder mehr von einer Seite der eintretenden Blattspur abzweigenden Bündelchen bald in einen einzigen Strang, welcher entweder neben der nächst seitlichen unteren Blattlücke blind endigt oder hier an einen gleichen Strang, der von dieser unteren Blattspur abzweigt, ansetzt. Besonders in diesem letzteren Fall ist die Übereinstimmung mit den »peripheren Stelen« der Psaronien leicht zu erkennen. Den rechts und links von der eingetretenen Blattspur abzweigenden und steil nach unten verlaufenden Strängen entsprechen vollkommen die Arme der peripheren Stelen, welche sich ebenfalls, basipetal verfolgt, von beiden Seiten des Blattbündels vor dessen Eintritt in die Zone II (Taf. II, Fig. 1) ablösen und nach unten verlaufend an schon vorhandene Schenkel der peripheren Stele ansetzen. Diese schon vorhandenen Schenkel verdanken aber in gleicher Weise ihren Ursprung den Abzweigungen seitlich benachbarter höherer und tieferer Blattspuren. (In den in Fig. 2 dargestellten Fällen ist die Übereinstimmung nicht so klar zu erkennen, da hier die rechts und links abzweigenden Arme schon vorher mit den gleichwertigen Strängen verschmelzen, ehe noch ihre Ablösung von den Blattbündeln erfolgt (Fig. 2*b*, die Ablösung vollzogen in Fig. 2*a*), ein natürlich unwesentlicher, nur durch die breite Plattenform der Bündel begründeter Umstand. Dagegen tritt das übereinstimmende Verhalten sehr klar an der von Zeiller (8, Taf. XVI) abgebildeten Schnittserie durch die peripheren Stelen hervor, wo die vom Blattbündel abzweigenden Arme eine größere Strecke schräg nach unten und außen getrennt verlaufen, ehe sie auf die gleichwertigen Stränge treffen). Der Unterschied zwischen beiden Gruppen bezüglich der rindenständigen Bündel besteht nur wieder darin, daß bei den Cyatheaceen eine Auflösung der breiten Platten der Psaronien in mehrere dünne Bündel und Netzschichten eintritt.

Die peripheren Stelen scheinen bei den Psaronien eine ganz bestimmte, zweckmäßige Rolle zu spielen. Es ist auffallend, daß (z. B. bei *Ps. infarctus*) die schief aus dem Stamm ansteigenden Blattspuren (das schraffierte Zwischenstück im Schema Fig. 1) außerordentlich schmal sind im Vergleich zu den stammeigenen Bündeln. Dem entsprechend sind auch die Lücken in jedem Zylinder sehr schmal. Es scheint die Absicht vorhanden zu sein, möglichst solide Zylinder zu schaffen, was eben durch Verkleinerung der Lücken erreicht wird. Da aber die vermutlich mächtigen Blätter bedeutend stärkere Bündel brauchen, so treten in den peripheren Stelen eigene Bündel auf, welche den Zweck haben, die austretende Blattspur durch seitliche Verschmelzung mit ihr beträchtlich zu verbreitern. Zugleich bilden sie nach Zeiller den Hauptursprungsort der Wurzeln. Bei den Cyatheaceen dürfte dieser erstgenannte Zweck nicht mehr vorliegen und sie sind hier funktionell überhaupt nicht recht verständlich, da ja die Rindenschicht zwischen dem Holzzylinder und der Außenfläche nicht breit ist und wohl keiner besonderen

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Downloaded from The Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; http://www.biologiezentrum.at

Bündel bedarf, die Wurzeln aber vorwiegend an den Hauptzylinder ansetzen. Sie machen hier vielmehr den Eindruck eines ererbten, reduzierten Organs, das bei den Vorfahren noch eine bestimmte Rolle hatte. Dies unterstützt noch unsere Deutung.

Die Übereinstimmung zwischen rindenständigen Gefäßbündeln und peripheren Stelen gibt uns einen Fingerzeig, daß wir vielleicht auch die letzteren nächstfolgende Zone der zentralen Region, die Zone II im Schema Fig. 1, mit dem hinter den rindenständigen Bündeln folgenden Gefäßbündelzylinder der Cyatheaceen homolog zu setzen haben, gegen welche Annahme nichts weiter spricht, als daß die Blattbündel bei Cyatheaceen erst in diesem Zylinder ihren Ursprung zu nehmen scheinen und nicht schon tiefer herauf aus dem Stamminnern kommen. Schon Mettenius hat den Versuch gemacht, den Gefäßbündelverlauf der Cyatheaceen auf den der Marattiaceen zurückzuführen und er vergleicht die Gesamtheit der markständigen Bündel mit den inneren Bündelringen der Marattiaceen. Diese markständigen Bündel steigen radial schief aus dem Innern des Stammes auf und treten durch eine Blattlücke des Zylinderrohres in ein Blatt ein. Vor ihrem Eintritt in dasselbe geben sie aber noch einen Zweig ab, welcher an den oberen Rand der Blattlücke ansetzt. Nun fand Mettenius, daß auch bei *Angiopteris evecta* die Ersatzschichten, welche in die Lücke eines eben ansetzenden Blattes einbiegen, um dieselbe auszufüllen, noch einen Zweig in dieses tiefere Blatt abgeben, während sie selbst erst nach längerem Verlauf im oberflächlichen Zylinder in mehrere höhere Blätter übergehen. Er vergleicht nun den aus dem Stamm bis zur Blattlücke ansteigenden Teil eines markständigen Bündels und den Zweig, den dieses an den oberen Rand der Blattlücke abgibt, mit einer Ersatzschicht von *Angiopteris* — beide sollen ursprünglich bestimmt sein, den Zylinder über einer Blattlücke fortzusetzen — während der in das Blatt abgehende Teil des Markbündelchens den in das tiefere Blatt abgegebenen kleinen Zweigen der Ersatzschichten von *Angiopteris* entspricht.

In gleicher Weise können wir nun natürlich auch die inneren Gefäßbündel der Psaronien mit den markständigen Bündeln der Cyatheaceen vergleichen, welche bei dieser Familie also eine bedeutende Reduzierung erfahren hätten, von der nur der äußerste Bündelkreis ausgeschlossen blieb. Bei der Unentwirrbarkeit des Netzes der markständigen Bündel läßt sich der Vergleich nicht eingehender durchführen. Dieser durch fortschreitende Reduzierung gekennzeichnete Entwicklungsgang würde trotzdem einen Fortschritt bedeuten, indem durch die Begünstigung der peripheren Elemente auf Kosten der zentralen die biegungsfeste Konstruktion vollkommener ausgebildet wird.

Es liegen also deutliche Anzeichen dafür vor, daß wir auch das Stammskelett der Cyatheaceen auf das der Psaronien zurückzuführen haben. Nur wäre eine weitgehende Reduktion des letzteren hier eingetreten. Ferner sehen wir bei den Cyatheaceen in den rindenständigen Gefäßbündeln noch Elemente des Gefäßbündelgerüstes der Psaronien erhalten, die den Marattiaceen schon ganz fehlen. Dies läßt schließen, daß wir die Cyatheaceen anatomisch direkt auf die Psaronien zurückzuführen haben, daß sie also schon hier von der Entwicklungsreihe der Marattiales abgezweigt sind und nicht erst nach Ausbildung des heutigen Marattiaceentypus im Gefäßbündelverlauf.[1]

---

[1] Es wäre auch denkbar, daß der Kranz der peripheren Stelen selbst zum Hauptzylinder der Cyatheaceen wird. Diese Vermutung läßt der von Zeiller (8) abgebildete *Psaronius brasiliensis* Brogn. aufkommen, welcher schon beim ersten Blick an den Stammquerschnitt der Cyatheaceen erinnert. Bei dieser vierzeilig beblätterten Form wird der äußerste Bündelkreis von vier mächtigen nach innen eingefalteten Platten gebildet, während die inneren Bündelkreise zwar dem Schema der Psaronien genau folgen, aber auffallend schwach gegenüber dem äußersten entwickelt sind. Diese äußersten Platten entsprechen aber in ihrem Verhalten den »peripheren Stelen«. Die Tatsache, daß die Wurzeln bei den Psaronien an die peripheren Stelen, bei den Cyatheaceen an den Hauptzylinder ansetzen, ließe auch daran denken, daß diese beiden Elemente homolog sind. Wir müßten dann annehmen, daß in einem Übergangsstadium die peripheren Stelen von der winkelig nach innen eingekrümmten Gestalt in eine flach gestreckte oder nach außen gebogene übergehen, daß die Verschmelzung mit dem aus dem Innern kommenden Blattspurstrang zum Blattbündel nicht wie bisher vor der Innenseite dieses Kreises, sondern inner- oder außerhalb desselben stattfindet und daß ferner die rindenständigen Bündel jetzt als eine Neubildung auftreten, die physiologisch schwer verständlich ist und ganz das ursprüngliche Verhalten der »peripheren Stelen« wiederholt. Diese Ableitung erscheint gezwungener und daher unwahrscheinlicher, so lange nicht andere Anhaltspunkte dafür vorliegen.

Digitized by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, Mass.) Original Document from the Archive of Verlag Gustav Fischer (www.biodiversitylibrary.org; www.biodiversitytext.org)

Wenn wir uns den von den Cyatheaceen eingeschlagenen Weg der Reduktion weiter fortgesetzt denken, so kommen wir schließlich zu dem Gefäßbündelsystem der Polypodiaceen, bei denen in der Regel nur mehr ein einfacher peripherer Zylinder erhalten ist. Es stellt sich uns somit noch die Möglichkeit entgegen, auch die Polypodiaceen anatomisch an die Psaronien und Marattiaceen anzuknüpfen. Die Annahme dieser Entwicklungsreihe wird nahegelegt durch das Auftreten von Gattungen unter diesen, welche, wie schon erwähnt, eine getreue Wiederholung des Marattiaceen-Psaroniustypus im Gefäßbündelverlauf aufweisen wie *Saccoloma*. Diese Gattung würde dann entweder den ältesten Typus in dieser Familie darstellen oder als atavistische Erscheinung zu deuten sein.

Es ist aber natürlich ebenso auch denkbar, daß sich die Polypodiaceen direkt von Formen mit einfachen axilem Strang ableiten, ohne den Umweg der Reduktion über den Marattiaceentypus gemacht zu haben. Dann würde jene Gattung eine Konvergenzerscheinung zu den Marattiaceen bilden.

Sonstige Merkmale.

Ehe wir nun endgiltig einen Schluß auf die systematische Stellung der Psaronien ziehen, sei hier noch die weitere Anatomie der Stämme verglichen. Es ergibt sich da eine Reihe recht auffallender Merkmale, in denen sich Psaronien und Marattiaceen zu unterscheiden scheinen, denen aber keine phylogenetische Bedeutung zuzuschreiben sein dürfte. Vor allem gilt dies von jenem Merkmal, das wohl den augenfälligsten Unterschied zwischen beiden begründet: der äußeren Tracht. Hier, bei den Psaronien, hohe zylindrische Säulen, dort niedere Stammknollen oder kleine zylindrische Stämmchen. Diese Eigenschaften bedingen bei beiden wieder einen ganzen Komplex von Anpassungsmerkmalen, die demnach bei beiden Gruppen verschieden sein müssen. Es sind gerade jene Merkmale auf Seite der Psaronien, die sie den Cyatheaceen nahe rücken, da auch diese hohe zylindrische Stämme besitzen. Diese Gestalt erfordert bei beiden, Psaronien und Cyatheaceen, die Ausbildung einer biegungsfesten Konstruktion des Stammes. So sehen wir erstens bei beiden ein reiches Auftreten von mechanischen Elementen im Grundgewebe des Stammes. Diese bestehen bei den Cyatheaceen aus dem hypodermalen Bastmantel und den mächtigen Stereomscheiden, welche die Gefäßbündel begleiten. In gleicher Stellung finden wir das Stereom bei den Psaronien wieder. Denn auch hier war die Bastscheide ursprünglich hypodermal gelegen und ist erst durch das mächtige sekundäre Wachstum der Rinde scheinbar in die Mitte des Stammes gerückt. Ferner treten auch hier bei einer Anzahl von Arten Bastplatten zwischen den einzelnen Gefäßbündeln auf. Ökologisch besonders interessant ist aber bei beiden die Heranziehung der Wurzeln zur Festigung des Stammes. Denn wie schon Renault (9) auseinandersetzt, hat die Ausbildung der mächtigen Wurzelhülle bei beiden vorwiegend die Bedeutung, eine hohle, aus mechanischen Elementen zusammengesetzte, biegungs- und druckfeste Säule um den Stamm zu bilden. Dieses Merkmal ist bei den Psaronien in viel höherem Grade entwickelt, indem jede einzelne Wurzel innerhalb des Stammes eine vielschichtige Bastscheide besitzt und die Wurzeln in ein Rindengewebe eingebettet liegen, das sich in noch unbekanntem Zusammenhange damit erst sekundär bildet. Auch ist der Durchmesser dieses Wurzelringes oft enorm groß. Durch diese fast monströse, komplizierte Bildung suchen also die Psaronien dasselbe Ziel zu erreichen, zu dem die Bäume in den höheren Familien durch das anscheinend viel einfachere Mittel sekundärer Holzbildung gelangen, ein Beispiel dafür, daß die Pflanzen auch bei der Ausbildung von Anpassungen auf das ihnen durch Vererbung gegebene Material an Fähigkeiten angewiesen sind. So bildet also auch diese so auffallende Erscheinung an den Psaronien nur ein Anpassungsmerkmal an den hohen Wuchs. Für die Ausbildung der Wurzelhülle würden stehenbleibende Blattbasen nur hinderlich sein, deshalb tritt bei beiden meist ein Abfallen der Blätter bis zur Stammoberfläche ein.

Es ist nun selbstverständlich, daß eine Pflanze, welche den phylogenetisch gewiß nicht bedeutenden Schritt von der Baumform zur Ausbildung eines knollenförmigen niedrigen Stammes vollführt, diese Merkmale, die in engem Zusammenhang mit der hohen Wuchsform stehen, fallen läßt. Dagegen wird es

nun zum Beispiel zweckmäßig, die Blattbasen stehen zu lassen, da nun nach Verkürzung des Stammes und bei unvermindert großer Ausbildung der Laubkrone für die Stoffspeicherung neuer Raum geschaffen werden muß. Daher wachsen nun die Blattbasen samt den Stipulae nach Abfall der Blätter noch stark an und scheinen der Stoffspeicherung zu dienen. In der Tat sah ich den Stamm von *Angiopteris Teysmanniana* in allen seinen Teilen mit den eigentümlichen vielgestaltigen Stärkekörnern der Marattiaceen dicht angefüllt. In dieser niedrigen Form würde nun auch die Ausbildung des Wurzelfilzes ganz zwecklos sein und es werden eben nur so viel Wurzeln entwickelt als notwendig sind. Überdies erklärt sich die oft enorme Zahl der Wurzeln an der Basis der Psaronienstämme auch durch Summierung all der Wurzeln, die an der ganzen bedeutenden Länge des Stammes entstanden sind, während bei den Marattiaceen für diese Summierung nur der kurze Knollen in Betracht kommt.

Bezüglich der Durchwachsung des Stammgewebes auf langem Wege seitens der Wurzeln zeigen die Marattiaceen sogar ein ganz ähnliches Verhalten, nur daß die Wurzeln hier nicht in sekundärem Gewebe verlaufen und nicht mit dem Gewebe verwachsen sind. Ebenso wenig wie der quantitativen Ausbildung der Wurzeln, dem Abfallen und Stehenbleiben der Blätter dürfte dem Stereom eine phyletische Bedeutung zukommen, so daß das Vorhandensein desselben neben den anderen erörterten Merkmalen gewiß noch nicht den Schluß Stenzels rechtfertigt, daß die Psaronien den Cyatheaceen näher zu stellen seien. In der Ausbildung desselben verhalten sich auch die Gattungen der Marattiaceen verschieden. Während *Angiopteris Teysmanniana* im Stamme selbst keinerlei mechanische Elemente enthält, besaß das zweite untersuchte Stämmchen eine deutliche hypodermale, allerdings nur ein bis zwei Zellschichten starke Bastscheide, welche den Stamm einschließlich der Blattbasen umzieht. Da diese letzteren den Stamm fast ganz bedecken, entfällt allerdings nur ein geringer Teil dieser Bastscheide auf den eigentlichen Stamm. Holle (17) gibt für *Danaea* ebenfalls an, daß sich der Bast des Blattstieles ohne die sonst übliche Umwandlung desselben in Collenchym in den Basen in den Stamm hinein fortsetzt und diesen als geschlossenen Mantel umgibt.

Ich möchte hier die weitere Anatomie der beiden untersuchten Marattiaceen in Kürze folgen lassen. Der histologische Bau der Gefäßbündel von *Angiopteris Teysmanniana* entspricht ganz dem Farntypus und ich kann diesbezüglich auf andere Autoren verweisen. Das Xylem war hier von Parenchym reichlich untermischt, während bei dem anderen Stämmchen Holzparenchym äußerst spärlich zwischen den Tracheiden eingestreut war. De Bary erwähnt dieses letztere Verhalten als eine besondere Eigentümlichkeit der Marattiaceen. Wir finden es in gleicher Weise bei den Psaronien wiederkehrend, so daß diesem Merkmal vielleicht auch einige Bedeutung für die Annahme der Verwandtschaft zukommt. In großer Zahl treten um jedes Gefäßbündel Sekretbehälter auf, welche dasselbe nach verschiedenen Richtungen ziehend, umstricken. Das Grundgewebe von *A. Teysmanniana* läßt in seiner Ausbildung ein hohes Durchlüftungsbedürfnis erkennen, indem es sehr reich an Interzellularen ist, die mit den bekannten Interzellularstäbchen ausgekleidet sind. Die Zellen desselben zeigen schon in ihrer Gestalt die Anpassung an dieses Bedürfnis. Am radialen Längsschnitt (Taf. II, Fig. 9*b* und 5, Taf. I) sieht man häufig inmitten eines Interzellularraumes einen scheinbar freiliegenden, doppelt kontourierten Kreis. Zwischen ihm und den umgebenden Zellwänden spreizen sich die Stäbchen durch den Interzellularraum aus. Eine Erklärung dieses Bildes gibt der tangentiale Längsschnitt (Taf. II, Fig. 9*a*). Die Zellen zeigen hier eine sehr gestreckt ovale Gestalt, außerdem aber erfahren sie häufig an ihren Enden eine plötzliche Verengerung, so daß diese kurze enge Röhren (oder steile enge Kegelstumpfe) bilden, welche miteinander in Verbindung treten (Taf. II, Fig. 9*a* bei *a*). Durch dieses Verhalten können sie unter Beibehaltung ihrer großen gestreckten Gestalt und des gegenseitigen Zusammenschlusses mit großen Flächen doch beträchtliche Interzellularen zwischen sich erzeugen. Diese Zellform findet sich in den peripheren Partien des Gewebes am häufigsten, während weiter innen im Stamm die Längsstreckung der Zellen nicht mehr eintritt.

Bei einer großen Gruppe der Psaronien sehen wir ebenfalls ein weitlückiges Grundgewebe auftreten. Hier bilden die Zellen nur mehr Maschen eines Netzes, in deren Zwischenräumen riesige Interzellularen stehen. Eine derartige Ausbildung würde für die Marattiaceen eine Raumverschwendung bedeuten und

sie treffen durch diese geschilderte Zellform einen Ausgleich zwischen dem großen Durchlüftungs- und dem hohen Stoffspeicherungsbedürfnis. Am stärksten findet sich die Anpassung an die Durchlüftung naturgemäß in dem Gewebe unter den Staubgrübchen ausgesprochen, wo die von Hannig (28) beschriebenen »Kugelzellen« auftreten, die nur mit kleinen Kreisen aneinander schließen. Im Gegensatz zu diesem Stamm schließen die Grundgewebszellen des untersuchten Stämmchens von *Danaea* sp. fast lückenlos zusammen. Sekretbehälter finden sich bei beiden in großer Zahl. Sie bilden anscheinend im Stamm ein Netzwerk, in welchem keine vorherrschende Richtung zu erkennen ist. Die Blattbasen von *A. Teysmanniana* sind innen und außen von einem geschlossenen Collenchymmantel umkleidet.

Bietet so die weitere Anatomie des Stammes keinen Anhaltspunkt für den Vergleich mit den Psaronien, so zeigen die Wurzeln dagegen um so mehr wichtige Anklänge. Wie schon gesagt, entstehen sie bei den Marattiaceen an den innersten Gefäßbündeln des Stammes, während sie bei den Psaronien vorwiegend an die peripheren Stelen ansetzen. Dies scheint allerdings ein nicht unbedeutender Unterschied zu sein, auf den schon Mettenius aufmerksam macht. Es läßt sich diesbezüglich nur erwähnen, daß bei den Psaronien bei der großen Zahl der Wurzeln und der gedrängten Stellung der Gefäßplatten eine Entstehung an inneren Bündeln einfach unmöglich wäre. Bei den Marattiaceen wird es dadurch ermöglicht, daß die Gefäßplatten netzartig durchbrochen sind, so daß die Wurzeln durch die Lücken des Netzes heraustreten können.[1] Die Wurzeln durchbrechen dann bei beiden in übereinstimmender Weise ziemlich senkrecht das Grundgewebe. Während aber bei den Psaronien eine Verwachsung desselben mit den Wurzeln eintritt, liegen sie hier in eine Schleimschicht eingebettet, aus der sie leicht losgelöst werden können. Von Interesse ist das Zustandekommen dieser Schleimschicht bei *A. Teysmanniana*. Sie entsteht durch Umwandlung mehrerer Zellschichten, deren Zellen eigens vom Grundgewebe und vorwiegend von der Wurzel geliefert werden, in der Weise, daß sich die Zellen der äußersten Zellagen der Wurzel bedeutend vergrößern und dann ebenso wie die angrenzenden Zellen des Grundgewebes mehrere tangentiale Zellteilungen eingehen. Die durch die Teilungen nach außen gebildeten Zellen fallen dann der Verschleimung zum Opfer. Ein ziemlich frühes Stadium dieses Vorganges sieht man in Taf. III, Fig. 4, abgebildet. Die Figur stellt eine kleine Partie aus dem Querschnitt einer im Stammgewebe eingebetteten Wurzel vor. *W* ist ein kleiner Ausschnitt aus der äußeren Rindenschicht der Wurzel, *S* die Schleimschichte und *G* das angrenzende Grundgewebe des Stammes. Bei *b* sieht man die großen peripheren Zellen der Wurzel, welche sich durch die tangentialen Wände *a* teilen. Die Zahl der so abgetrennten Zellen ist oft beträchtlich. Das Endergebnis des Vorganges ist dann eine ziemlich breite Schleimschicht, welcher man ihre Entstehung an ihrem maschigen Bau und an dem Auftreten von Stärkekörnern in ihr, die dem Inhalt der aufgelösten Zellen entstammen, noch ansehen kann.

Der innere Bau der Wurzeln selbst ist in der Tat ganz übereinstimmend mit dem der Psaronien. In den Fig. 1, 2*a*, *b*, 3, Taf. III, sind Sektoren aus den Querschnitten der Wurzeln von Psaronius und von den beiden untersuchten Marattiaceen abgebildet und zum Vergleiche nebeneinandergestellt. Der Bau der starken in den Erdboden eingedrungenen Wurzeln von *A. Teysmanniana* (Taf. III, Fig. 2) ist folgender: Der Zentralzylinder der Wurzel ist vielstrahlig. Es treten 10 bis 13 Xylemplatten auf. Die verholzten Elemente derselben reichen bis in das Zentrum. Während sie aber außen dicht zusammenschließen, bilden sie in der Mitte isolierte, von Parenchym untermischte Gruppen. Häufig fließen zwei benachbarte Strahlen zu einer V- oder Y-förmigen Gruppe zusammen. Zwischen ihnen liegt das Phloem mit mehreren großen Siebröhren in der Mitte, ab und zu Sekretbehälter enthaltend. Die dichteren Partien desselben dürften dem Protophloem entsprechen. Der ganze Zentralzylinder ist von der üblichen Gefäßbündelscheide umgeben Das Grundgewebe besteht, wie es schon für *Angiopteris evecta* geschildert wird, aus zwei deutlich verschiedenen Partien, der Innen- und der Außenrinde. Die Zellen der viel schmäleren äußeren Rinde (*a*) sind

[1] Farmer und Hill (30) erwähnen übrigens, daß sie auch bei Psaronien Wurzeln innerhalb der Bastscheide beobachteten, welche »aus dem zentralen Gefäßbündelkomplex entspringen dürften«.

kleiner, tangential abgeplattet, dickwandiger und zeigen lückenlosen Schluß. Zwischen ihnen sind besonders häufig in Teilen der Wurzel, die schon in den Boden eingetreten sind, verholzte Sklerenchymzellen, die eine geringe Längsstreckung zeigen, eingestreut. Die äußeren Schichten sind deutlich verkorkt. Die Verkorkung reicht oft unregelmäßig tiefer in die Außenrinde hinein. An älteren Teilen der Wurzel tritt eine reiche Ausbildung von Periderm ein, doch läßt sich ebenso, wie es Hannig (28.) für den Stamm beschreibt, kein zusammenhängendes Phellogen erkennen. Die Initialzellen liegen vielmehr in verschiedener Tiefe im Grundgewebe.

Die Zellen der Innenrinde sind weitlumiger, dünnwandig und bilden sehr reichlich Interzellularen zwischen sich. Auf dem Längsschnitt sind alle Zellen des Grundgewebes längsgestreckt, schließen aber mit wenig geneigten Querwänden aneinander. In beiden Teilen der Rinde finden sich dieselben beiden Arten von Sekretbehältern, die Lutz (27) in seiner Untersuchung über die Entstehung derselben beschreibt. Die einen (s. Taf. III, Fig. 2*a*) jedenfalls schyzogenen Ursprungs, sind mit dunklem Inhalt gefüllt. Die sie umgebenden Zellen wölben sich bauchig in das Innere derselben vor, doch waren sie im Gegensatz zu der Abbildung, welche Lutz für eine andere Art gibt, nicht kürzer als die angrenzenden Grundgewebszellen, hatten also nur durch ihre Vorwölbung den Charakter eines auskleidenden Epithels. Die anderen, häufiger auftretenden Sekretbehälter besitzen violetten Inhalt, waren weitlumig und platten im Gegensatz zu den schyzogenen durch ihren Inhalt die angrenzenden Zellen ab (Fig. 2*b*.). Am Längsschnitt lassen sie ihre lysigene Entstehung aus übereinanderstehenden kurzen Zellen deutlich erkennen, in dem sich die Querwände in allen Stadien der Auflösung zeigten.

An tieferen, vom Stamme entfernten Teilen der Wurzel sieht man häufig an der Grenze zwischen Innen- und Außenrinde große Gewebslücken, die scheinbar durch das Zerreißen von Zellen entstehen, wie z. B. *d* in Taf. III, Fig. 2*a*. Diese Lücken nehmen gegen die Wurzelspitze hin immer mehr zu und bilden in tieferen Teilen der Wurzel schließlich einen peripheren Kranz von Lücken, welche nur mehr durch dünne Zellmauern voneinander getrennt sind.

Die schwächeren reich verzweigten Wurzeln, welche sich zwischen den Blattbasen ausbreiten, haben einen einfacheren Bau. Sie sind bedeutend kleiner an Durchmesser und zeigen nur sechs Xylemstrahlen, welche in der Mitte meist zusammenstoßen. Die Außenrinde unterscheidet sich weniger von der Innenrinde. Die Zellen sind ungefähr gleich groß, nur schließen sie außen lückenlos zusammen. An älteren Teilen tritt auch hier Peridermbildung ein.

Russow (20) unterscheidet zweierlei Wurzeln bei den Marattiaceen. Die einen, als Luftwurzel bezeichnet, treten zwischen den Stipeln hervor, sind stark und wenig verzweigt und zeigen ein 8—20strahliges Xylem, von welchem aber nur die äußeren Tracheiden verholzt sind. Außer diesen treten die sogenannten »Erdwurzeln« auf, welche also in die Erde eindringen und fünf bis zum Zentrum verholzte Xylemplatten besitzen. Wie man sieht, lassen sich die beiden bei *Ang. Teysmaniana* auftretenden Wurzeltypen nicht auf die Russow's zurückführen.

Die Wurzeln von *Danaea* sp. (Taf. III, Fig. 3) unterscheiden sich von diesen *Angiopteris*-Wurzeln durch die reiche Ausbildung mechanischer Elemente. Es tritt ein starkes Bastbündel in der Mitte des Zentralzylinders auf, welches den Raum innerhalb der elf vorhandenen Xyleme vollständig ausfüllt und außerdem umkleidet ein starker Bastmantel, aus 3—4 Zellagen bestehend, die ganze Wurzel als Hypoderm. Nach außen hin schließen sich dann an den Bastmantel mehrere Lagen dünnwandigen Parenchyms. Die Zellen des Grundgewebes innerhalb dieser Scheide sind ebenfalls dickwandig und schließen lückenlos zusammen. Es treten nur einerlei Sekretbehälter auf mit dunklem Inhalt und deutlichen Querwänden in größeren Abständen. Wie schon erwähnt, schließen sich auch diese Wurzeln an die innersten Gefäßbündel des Stammes an, treten senkrecht zur Achse sofort heraus und bleiben unverzweigt.

Vergleichen wir nun damit die Wurzeln der Psaronien. Wie die Figuren 1 und 2*b* zeigen, ist der Zentralzylinder ganz übereinstimmend gebaut. Die Vielstrahligkeit desselben ist aber ein Merkmal, das unter den rezenten Farnen mit wenig Ausnahmen den Marattiaceen allein zukommt. Die jeweilige Zahl der Strahlen ist natürlich wechselnd. Ganz übereinstimmend ist aber auch das Rindengewebe ausgebildet. Die Diffe-

renzierung in Innen- und Außenrinde ist in gleicher Weise durchgeführt. Die Außenrinde besteht, wie bei *Danaea* sp. (Fig. 3) außen aus mehreren Zellagen mit schwächer verdickten Wänden, worauf dann beiderseits eine aus 3—4 Schichten bestehende Bastscheide folgt (Taf. III, Fig. 1, *P*, *B*; Taf. II, Fig. 8, *A*, *B*). Bei *Angiopteris* ist die letztere noch durch die zerstreuten Sklerenchymzellen angedeutet. Die Innenrinde ist bei der abgebildeten Art lückig. Dies trifft aber nicht für alle Arten zu. Im allgemeinen ähnelt sie der der Wurzeln von *Angiopteris*. Auch die Sekretbehälter kehren hier wieder, oft in ziemlich regelmäßige Kreise gestellt. Nur der im Stamme eingeschlossene Teil der Wurzel ist etwas abweichend gebaut, indem hier auch die äußersten Zellagen sklerifiziert sind.

Ganz anders ist das Bild des Querschnittes einer Cyatheaceenwurzel, die wieder in ihrem Baue ganz mit den Wurzeln der Polypodiaceen übereinstimmt.

Der Zentralzylinder ist hier immer diarch, nur in seltenen Fällen bei besonders starken Wurzeln, wie de Bary angibt (18) 3—4strahlig. In der Mitte desselben liegen 2 oder 4 besonders weitlumige Elemente in gekreuzter Stellung. Das Rindengewebe verhält sich in der Verteilung der mechanischen Elemente gerade umgekehrt wie Psaronien und Marattiaceen, indem hier 3—5 Zellagen der Innenrinde im Umkreise des Zentralzylinders verdickt sind. Bei einigen Arten, wie bei *Cyathea arborea*, deren Wurzelbau ich untersuchte, ist diese mechanische Scheide durch zwei in der Radialebene des Xylems liegende Durchlaßzonen in zwei halbmondförmige Teile geteilt, wie es Russow schon für Polypodiaceen beschreibt. Die übrigen Zellen sind ziemlich starkwandig, schließen lückenlos mit zahlreichen Poren aneinander. Nur die Zellschicht unter dem Epiblem war bei *Cyathea arborea* wieder stark verdickt.

Bei der sonst so großen Gleichförmigkeit im Baue der Wurzeln bei allen Pflanzen, müssen derartige Unterschiede und Übereinstimmungen für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen sehr ins Gewicht fallen. So unterstützt also, wie schon Corda richtig erkannte, der Bau der Wurzeln das Resultat, das sich aus der Vergleichung des Gefäßbündelverlaufes ableiten läßt, daß trotz der äußeren habituellen Ähnlichkeit zwischen Psaronien und Cyatheaceen die ersteren den Marattiaceen doch bedeutend näher stehen.

Dies dürften die wichtigsten Anhaltspunkte für den Vergleich sein. Über die Anwesenheit von Stipeln bei den Psaronien läßt sich leider nichts aussagen, da wie beschrieben wurde, die Gefäßbündel für dieselben erst außerhalb des Stammes von den Blattbündeln abzweigen.

Zusammenfassung.

Fassen wir nun die Resultate des anatomischen Vergleiches zusammen. Es ergab sich, daß eine fast volle Übereinstimmung im Verlaufe der Gefäßbündel sowie im Baue der Wurzeln zwischen Psaronien und Marattiaceen besteht. Die sonstige Anatomie des Stammes bietet keine weiteren wichtigen Anhaltspunkte für den Vergleich.

Die vorhandenen unterscheidenden Merkmale, wie die massenhafte Ausbildung der Wurzeln und eines sie einschließenden sekundären Rindengewebes, der Ort der Entstehung derselben, das reichliche Auftreten von Stereom, der Abfall der Blätter bis zur Stammoberfläche bei den Psaronien, erwiesen sich als natürliche Folgerungen des stammesgeschichtlich unbedeutenden Unterschiedes in der äußeren Gestalt.

Wir können somit wohl mit Bestimmtheit aussprechen, daß die Psaronien der Ordnung der Marattiales tatsächlich angehört haben.

Wenn der gleiche Gefäßbündelverlauf auch bei einzelnen spärlichen Gattungen der Polypodiaceen wiederkehrt, so wird uns das nicht verleiten, aus diesem Grunde etwa mit Stenzel die Psaronien der letzteren Familie näher zu rücken. Während dieses Merkmal hier nur vereinzelt auftritt, bildet es bei den Marattiaceen einen ausgesprochenen Familiencharakter. Vor allem aber kommen hier noch jene Gründe für die Zureihung zu den Marattiaceen in Betracht, die bisher schon immer von den Autoren angeführt werden: das reiche Vorkommen von Marattiaceenfruktifikationen in gleichen Schichten und die auffallende Zusammenlagerung mit Pecopteriswedeln, deren Zugehörigkeit zu den Marattiaceen schon an Fruktifika-

Digitized by the Harvard University Herbaria & Libraries - Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge (MA). Original Download from Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org)

tionsorganen erkannt wurde. Im Gegensatze dazu erweisen sich anderweitig die Polypodiaceen als sehr junge Formen, welche erst heute im Höhepunkte ihrer Entwicklung stehen und deren sporenbildende Organe mit Sicherheit erst im Tertiär nachgewiesen werden.

Es läßt sich aber auf Grund der anatomischen Merkmale keine sichere Aussage darüber machen, ob die Psaronien direkte Vorfahren der heutigen Marattiaceen darstellen. In diesem Falle hätten wir anzunehmen, daß der knollenförmige Stamm der Marattiaceen durch Reduktion aus den hohen Säulen der Psaronien hervorgegangen wäre.

Anderseits wäre es auch möglich, daß die Psaronien einen Seitenzweig der Marattiales bilden, welcher eben durch die Erwerbung einer höheren Stammform und die Ausbildung höherer damit in Verbindung stehender Anpassungsmerkmale charakterisiert wäre. Dann wäre anzunehmen, daß der einfachere Bau der heutigen Marattiaceen ursprünglich ist.

Ferner wurden im Stammskelett der Psaronien in den »peripheren Stelen« Elemente des Gefäßbündelgerüstes konstatiert, welche den Marattiaceen bereits verloren gegangen sind, für die sich aber vollkommen vergleichbare Bildungen in den rindenständigen Gefäßbündeln der Cyatheaceen wieder finden. Es erwies sich bei weiterer Verfolgung dieser anatomischen Beziehung als möglich, das Stammskelett derselben bei Annahme einer vor sich gegangenen starken Reduktion auf das der Psaronien zurückzuführen. Diese anatomische Beziehung wird noch unterstützt durch die übereinstimmende Art und Weise, in der beide Gruppen sich durch Ausbildung einer mächtigen Wurzelhülle eine biegungsfeste Konstruktion für ihre beiderseits hohen, zylindrischen Stämme schaffen. Es läßt sich also vermuten, daß auch die Cyatheaceen, wenn auch bedeutend entfernter, mit den Psaronien verwandt sind. Der Entwicklungsgang, den die Cyatheaceen von den Psaronien hergenommen hätten, wäre anatomisch dadurch charakterisiert, daß eine fortgesetzte Reduktion der inneren Bündelkreise im Stammskelett zu Gunsten des äußeren peripheren Kreises eingetreten wäre. Die biegungsfeste Konstruktion erscheint bei den Cyatheaceen durch diese vorwiegend periphere Stellung der Stränge vollkommener ausgebildet. Da die peripheren Stelen den Marattiaceen vollständig fehlen, so müssen wir annehmen, daß die Entwicklungsreihe der Cyatheaceen unmittelbar an die Psaronien anschließt und nicht auf Formen zurückgeht, bei welchen schon der Typus der heutigen Marattiaceen anatomisch ausgebildet war.

Je nach der engeren noch unbekannten Beziehung der Psaronien zu den Marattiaceen, bilden die Psaronien entweder eine gemeinsame Urform der beiden rezenten Familien oder ein Zwischenglied zwischen den direkten Vorfahren der Marattiaceen und den Cyatheaceen.

Schließlich zeigt es sich noch als denkbar, daß die fortgesetzte Reduktion im Gefäßbündelgerüst endlich zu jenem Typus des Bündelverlaufes führte, den die heutigen Polypodiaceen aufweisen, zur Ausbildung eines einfachen, peripheren Bündelrohres. Bei vereinzelten Gattungen dieser Familie kehrt der *Psaronius*-Typus im Gefäßbündelverlauf übereinstimmend wieder Diese Formen würden entweder dann ihrem anatomischen Bau nach die ältesten Glieder der Polypodiaceen darstellen oder als atavistische Erscheinungen zu deuten sein.

So macht also auch die anatomische Vergleichung es wahrscheinlich, daß sich die Cyatheaceen und Polypodiaceen auf die Ordnung der Marattiales zurückführen lassen, wobei uns die Psaronien als Bindeglied dienen. Dieses Ergebnis unterstützt von anatomischer Seite her die Auffassung, welche v. Wettstein im »Handbuch der systematischen Botanik« vertritt, daß die leptosporangiaten Farne sich von den eusporangiaten ableiten und daß die Marattiales hiebei ein Zwischenglied bilden.

In den Psaronien ist uns ein getreues Bild des anatomischen Baues der ältesten Vertreter dieser vermittelnden Ordnung aus der Zeit ihrer höchsten Blüte erhalten geblieben.

Mit dieser Vergleichung des Psaronien-, Marattiaceen- und Cyatheaceenskelettes überblicken wir ein interessantes Kapitel aus der Phylogenie des Stammes. Schon Potonié weist in seinem Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie darauf hin, daß wir im Gegensatz zu den rezenten Farnen bei den fossilen vorwiegend zentrale Stellung der Gefäßbündel antreffen. Er deutet dies als eine Erinnerung an das noch nicht weit zurückliegende Leben im Wasser. Erst späterhin sollen sich aus diesen die modernen Formen

Digitized by the Harvard University Museum of Comparative Zoology, Cambridge. Mit freundl. Genehmigung. Download from the Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.at

mit weitem Mark entwickelt haben. Diesen von Potonié angenommenen Entwicklungsgang sehen wir nun hier — die Richtigkeit der ausgesprochenen Vermutung über den verwandtschaftlichen Zusammenhang vorausgesetzt — sich stufenweise vollziehen.

Die Psaronien suchen die gehörige Festigkeit unter anderem anscheinend dadurch anzustreben, daß sie das ganze Innere des Stammes mit Holzbündeln ausfüllen, während die jüngeren Cyatheaceen auf die zu diesem Zwecke minderwertige Mitwirkung der zentralen Bündel verzichten, indem sie dieselben zu den markständigen Bündelchen reduzieren und ihnen ausschließlich die Aufgabe der Leitung überlassen, während sie nun zur Festigung die peripheren Stränge stärker ausbilden und noch durch die bekannte »Wellenblechkonstruktion« geeigneter machen. Wir sehen also eine primitivere Konstruktion durch Reduktion und Differenzierung in eine vollkommenere umgewandelt. Die Psaronien könnten in der Tat zu ihrem minder rationellen Bau durch die vom Wasserleben her ererbte Gewohnheit, zentralständige Bündel auszubilden, veranlaßt worden sein.

Auch in anderer Beziehung machen die Psaronien einen physiologisch primitiveren Eindruck. Ich kann hier wieder daran erinnern, welch' eigentümlichen Weg die Psaronien, wie auch die Cyatheaceen einschlagen, um die der großen Höhe entsprechende Querschnittsgröße zu erreichen. Sie verwenden dazu ihre Fähigkeit, an der ganzen Oberfläche Adventivwurzeln zu entwickeln und bilden aus diesen die im Verhältnis zum eigentlichen Stamm oft ungeheuer dicke Wurzelhülle aus, wobei wohl nur die wenigsten der Wurzeln zur Ausübung ihrer eigentlichen Funktion kommen. Der anscheinend viel einfachere Weg des Dickenwachstums durch ein Kambium scheint noch nicht gefunden zu sein. Zu diesem Mittel gelangen unter den Farnen erst die Medullosen. Sie wenden es aber auch noch in einer primitiveren Form an, indem sie im ganzen Umfang jeder einzelnen der konzentrischen Stelen Sekundärholz ausbilden, so daß die Vergrößerung des Gesamtquerschnittes nur unvollkommen erreicht wird. Erst allmählich nähern sie durch exzentrische Ausbildung ihre Stelen der kollateralen Gestalt und stellen dadurch den Übergang zum Typus der Gymnospermen und Dykotylen her.

Sehr primitiv erweisen sich schließlich die Psaronien, wie von früheren Autoren schon öfter erwähnt wird, durch die Blattstellung. Denn hier findet sich noch vielfach bei zweifellos aufrechten Stämmen zweizeilige Beblätterung. Es ist von Interesse, daß sich das Aufsteigen zu rationelleren Formen, zu wirteliger und schließlich spiraliger Beblätterung auch geologisch verfolgen läßt, indem die Zweizeiligen z. B. in Böhmen, wie Feistmantel (35) und Sterzel (34) angeben, im Karbon fast ausschließlich die Herrschaft haben, im Rotliegenden aber von den höherstehenden Formen verdrängt werden.

All' dieses kann uns wieder ein Beispiel dafür geben, daß auch die Natur nicht immer sofort mit dem technisch Vollkommensten für einen bestimmten Zweck auf den Plan treten kann, sondern an die Vererbung gebunden, oft mehrere verschiedenartige Wege einschlägt, ehe sie den besten stufenweise erreicht oder auf anderem Wege findet und dann nach den Gesetzen der Auslese für die höheren Formen beibehält.

Am Schlusse dieser Abhandlung erlaube ich mir meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Prof. R. v. Wettstein für die Anregung zu dieser Arbeit, wie für all die gütige Unterstützung und Bemühung während der Ausführung derselben meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Ferner schulde ich der löblichen Direktion der k. k. geologischen Reichsanstalt in Wien für die gütige Überlassung des Untersuchungsmateriales, sowie Herrn Dr. F. v. Kerner, der mir hiebei vielfach hilfreich entgegen kam und ebenso Herrn Prof. Dr. F. Krasser, der mir auch die Durchsicht des Materiales im k. k. Hofmuseum gütigst vermittelte, großen Dank, den ich mir hiemit abzustatten erlaube.

Digitized by Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Digitized by Edward Thorndike Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biodiversitylibrary.org

Literaturverzeichnis.

1. Cotta, Die Dendrolithen, 1832.
2. Corda, Flora protogaea 1845, neue Ausgabe 1867.
3. G. C. Stenzel, Über die Starsteine, Breslau 1854.
4. H. R. Göppert, Die fossile Flora der permischen Formation Kassel 1864—1865.
5. Schleiden, Über die Natur der Kieselhölzer, Jena 1855.
6. Grand' Eury, Flore carbonifère du Depart. de la Loire.
7. B. Renault und Zeiller, Etudes sur le terrain houillier de Commentry, II, Flore fossile.
8. Zeiller. Bassin houillier et permien d'Autun et d'Epinac Fasc. II.
9. B. Renault, Cours de Botanique fossile III. 1883.
10. Les quereux, Coal Flora of Pennsylvania 1888. p. 336.
11. Williamson, On the organisation of the fossil plants of the coal-measures. p. VII. Phil. Transact. 1876.
12. Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, 1847.
13. H. v. Mohl, Vermischte Schriften bot. Inhaltes, 1845.
14. Harting und De Vriese, Monographie des Maratiacées.
15. G. Mettenius, Über den Bau von Angiopteris, Leipzig 1863.
16. Nägeli, Beiträge zur wissensch. Bot. I. H.
17. Holle, Vegetationsorgane der Marattiaceen, Bot. Ztg. 1876.
18. De Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, 1877.
19. R. Kühn, Untersuchung über die Anatomie der Marattiaceen, Flora, 1889.
20. Russow. Vergleich. Untersuchungen der Leitbündelkryptog. 1872.
21. Conwentz, Beitrag zur Kenntnis des Stammskelettes einheimischer Farne. Nachr. d. Ges. d. Wiss. Göttingen 1875.
22. J. Butterworth, Further researd out the structure of the Psaronius, a tree fern of the coal-measures, Mem. a Proc. Manchester literary and phil. soc. Vol. 43, 1898—1899.
23. Miß R. F. Shove. On the structure of the stem of Angiopteris evecta. Ann. of Bot. XIV. p. 497.
24. Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie, 1887.
25. H. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontol. Berlin 1899.
26. Schenk, Handb. d. system. Bot.
27. M. L. Lutz, Sur l'origine des cannaux gommiferes des Marattiacees. Journ. d. Bot. 1898.
28. Hannig, Über die Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Cyath. und Marrat. Bot. Ztg. 1898.

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA. Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

29. Sprengel. Commentatio de Psarolithis. Halle 1828.

30. J. Bretland Farmer and T. G. Hille, Ont the Arrangement and Structure of the Vascular Strands in Angiopteris evecta, and some other Marattiaceae. Annals of Botany Bd. XVI. 1902.

31. G. Brebner, On the Anatomy of Danaea and other Marattiaceae. Ann. of Bot. Bd. XVI. 1902.

32. D. H. Scott, Studies in fossil Botany.

33. T. Sterzel, Die fossile Flora des Rotliegenden von Chemnitz. Naturw. Ges. z. Chemnitz. Bericht v. 1873/74.

34. T. Sterzel, Die Flora des Rotliegenden im Plauen'schen Grunde bei Dresden 1893. Abh. d. math. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 19.

35. K. Feistmantel, Die Psaronien d. böhm. Steinkohlenformation. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1882.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Downloaded from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Fig. 1. *Psaronius* spec. *A* Gefäßbündel des Stammes, B_1, B_2 austretende Blattbündel, *b* Queranastomose, *S* Bastscheide. Wenig vergr.

» 2. *Psaronius asterolithus*. Mittlere Partie aus der Wurzelhülle, aus dem Stamm bereits ausgetretene Wurzeln umfassend, *A* Grenze des Stammgewebes, *B* einschließende Wurzel, *b* eingeschlossene Wurzel, *D* kleinere Wurzeln, wahrscheinlich Seitenwurzeln, *E* Rest einer älteren, zersprengten Wurzel. Stark vergr.

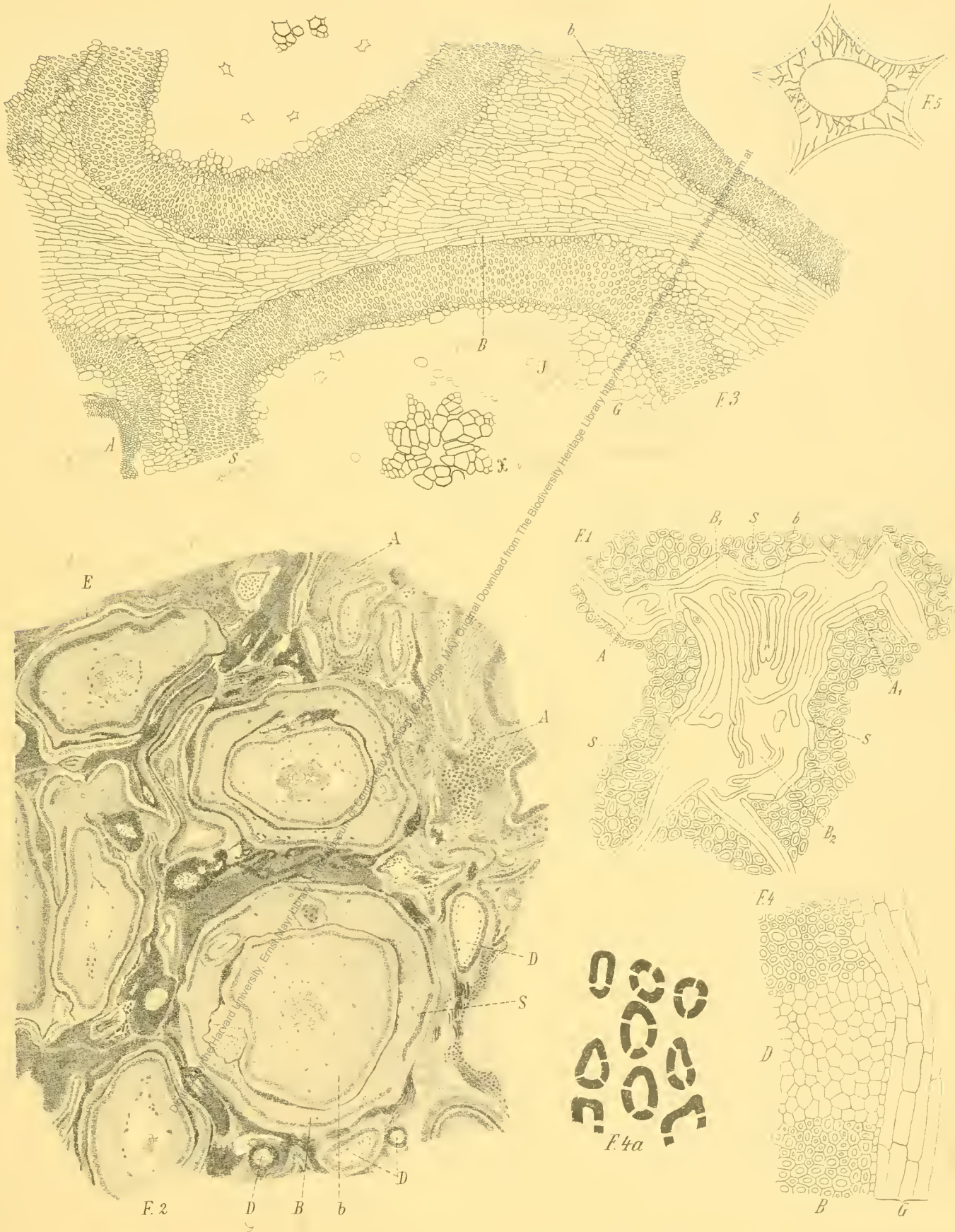
» 3. *Psaronius asterolithus*. Innere Partie der Wurzelhülle im Querschnitt, *S* Bastscheide, *G* Grundgewebe, *X* Gefäßbündel der Wurzeln, *I* Interzellulare (Sekretbehälter), *B*, *b*, Füllgewebe zwischen den Wurzeln, *A* Bastrinde einer kleinen eingeschlossenen Wurzel. Stark vergr.

» 4. *Psaronius helmintholithus*. Dünnwandige Partie innerhalb der Bastscheide einer Wurzel, vermutlich Durchlaßzone *(D)* im Querschnitt, *B* Bastscheide, *G* Füllgewebe zwischen den Wurzeln. Stark vergrößert.

» 4*a*. *Psaronius radiatus*. Durchlaßzonen in den Bastscheiden mehrerer Wurzeln, schwach vergrößert.

» 5. Interzellularraum im Grundgewebe von *Angiopteris Teysmanniana* mit einem aus der Tiefe in denselben hineinragenden, freien Zellende. Der Kern gehört dieser tiefer liegenden Zelle an. Vergl. Fig. 9*a*, Taf. II bei *a*.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA), original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Fig. 1. Halbschematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes von *Psarolius infarctus* Ung., nach dem von Zeiller ([8] S. 208) und Potonié ([25] S. 71) naturgetreu abgebildeten Exemplar. Querschnitt. Die von den Stelen gebildeten konzentrischen Ellipsen sind in gerade Linien aufgerollt gedacht. *F* austretende Blattbündel, *P* periphere Stelen. Durch die verschiedene Schraffierung werden die alternierenden Wirtel unterschieden, *Q* im Text als »Queranastomose« oder als »Zwischenstück« bezeichnet.

» 2*a*, *b*, *c*. Einzelne Partien aus dem Querschnitt der Stammachse von *Psarolius infarctus*, nach der Natur nach einem im k. Hofmuseum zu Wien befindlichen Exemplar. *F* Blattbündel in verschiedener Höhe stehender Blätter eines Wirtels in verschiedenen Stadien der Verbindung mit den »peripheren Stelen« *P*.

» 3. Halbschematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes von *Ps. Desmolei* (nach der naturgetreuen Abbildung bei Zeiller ([8] Taf. 24), Querschnitt. Es wurde die Divergenz $^2/_5$ vorausgesetzt. Die Ziffern entsprechen der Blattstellung.

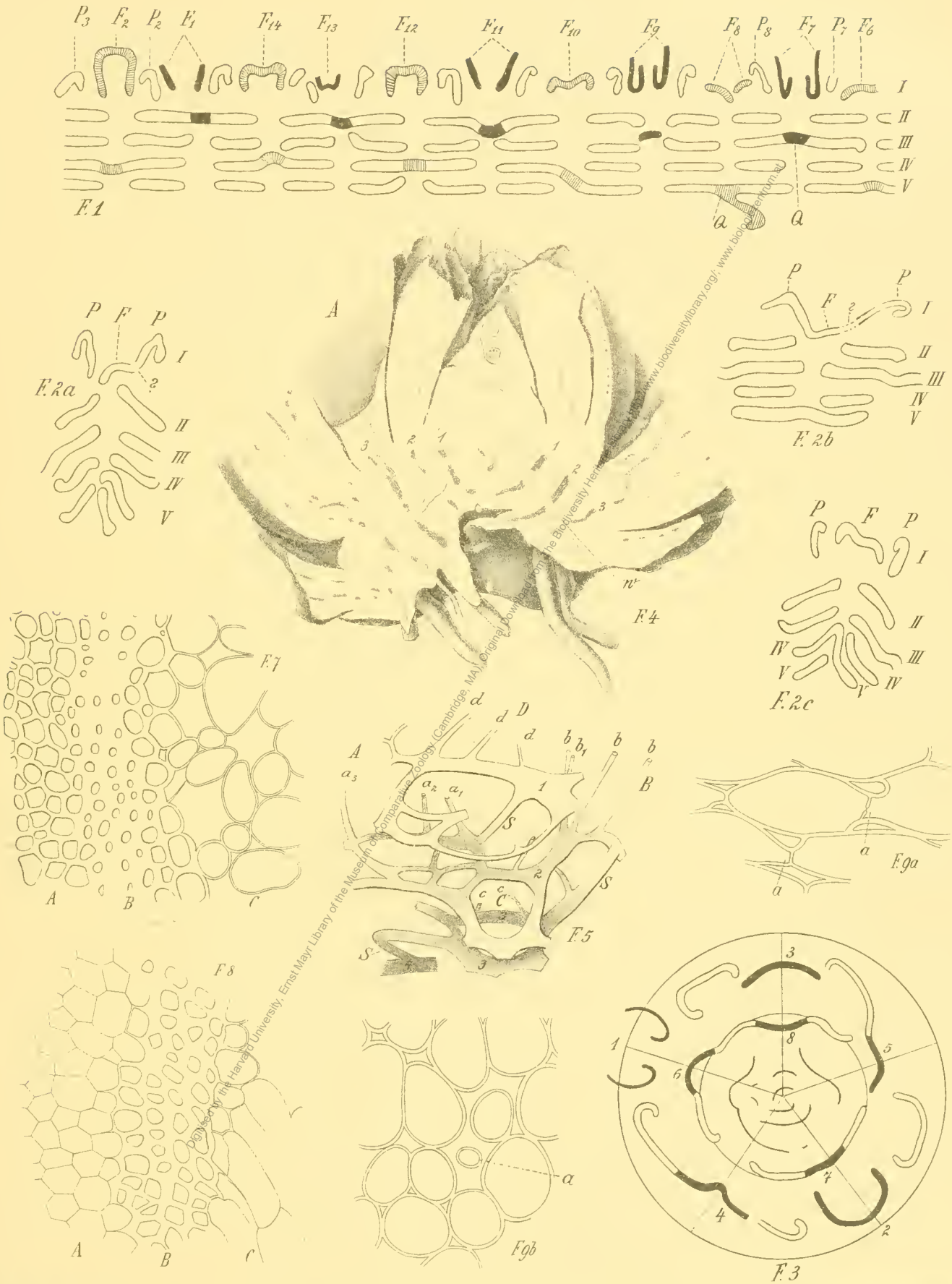
» 4. *Angiopteris Teysmanniana*. Längsschnitt durch den Stamm. *w* Wurzel. Verkleinert.

» 5. *Angiopteris Teysmanniana*. Teil des Stammskelettes frei präpariert. *A*, *B*, *C*, *D*, Ansatzstellen von Blättern, *a*, *b*, *c*, *d* in diese eintretende Blattbündel, *S* Stränge, welche die übereinanderliegenden Zonen verbinden. Die Ziffern entsprechen denen der Fig. 4.

» 7, 8. *Psarolius asterolithus*. Partie aus der Außenrinde zweier Wurzeln. Fig. 7, *A* Übergang von der durchgehends starken Bastscheide der im Stamm eingeschlossenen Wurzeln zu der in einen dünnwandigen Parenchymmantel und eine schmale Bastscheide differenzierten Außenrinde einer freien Wurzel (Fig. 8, *A*) *c* Grundgewebe der Wurzel.

» 9*a*, *b*, Fig. 5, Taf. 1. Zellen aus dem Grundgewebe des Stammes von *A. Teysmanniana*., *a* tangentialer Längsschnitt, *b* radialer Längsschnitt.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from the Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Kasper et Autriel
Denkschriften d. kais. Akad. der Wiss. in Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. LXXVIII, 1906.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Fig. 1. *Psaronius asterolithus*. Querschliff durch eine freie Wurzel. *P* äußerer dünnwandiger Parenchymmantel, *B* Bastscheide, *Sc* Sekretbehälter.

» 2. *Angiopteris Teysmanniana*. Querschnitt durch eine Wurzel. 2*a* Außenrinde, 2*b* Innenrinde und Zentralzylinder, *S* Siebröhren, *PPH* Protophloem, *G* Gefäßbündelscheide, *i* Innen-, *a* Außenrinde, *l* lysigener, *s* schygozener Sekretbehälter, *d* Gewebslücken.

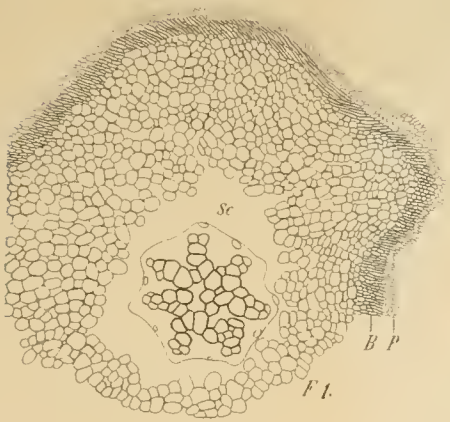
» 3. *Danaea* spec., Sektor aus dem Querschnitte durch eine Wurzel. *B* Bast.

» 4. Partie aus dem Querschnitt einer im Stamm verlaufenden Wurzel von *Angiopteris Teysmanniana*. *H'* äußerste Zellschichte der Wurzel, *S* Schleimschicht, *G* Grundgewebe des Stammes, *b* die in Teilung begriffenen Zellen der Wurzel, *a* tangentiale Teilungswände.

» 5—16. Querschnittsserie durch den Stamm von *Danaea* spec. Die römischen Ziffern bezeichnen die ansetzenden Blätter. Vergr.

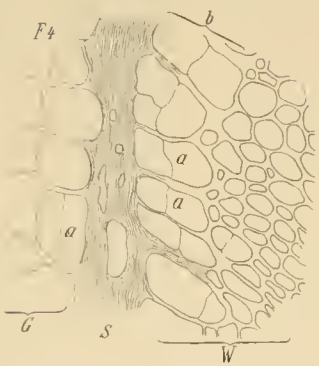
» 15. Querschnitt durch eine Blattbase von *Danaea* spec. *S* Gefäßbündel der Stipulae, *Q* Querkomissur derselben.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA). Original uploaded from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

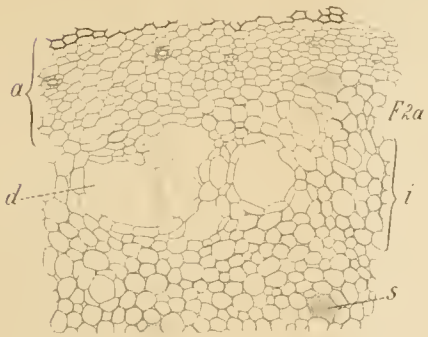


F1.

F16



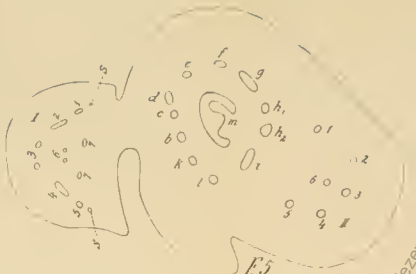
F4

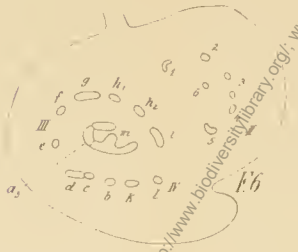


F2a

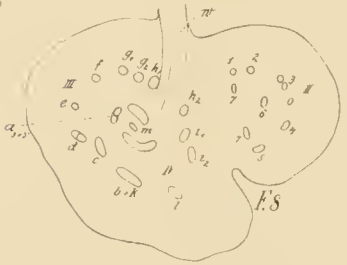
F2b

F3

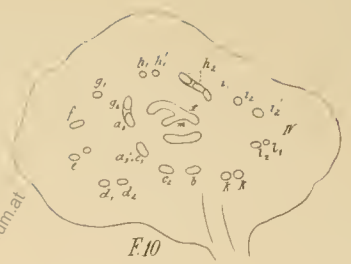

F5


F6

F7

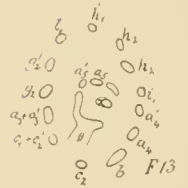

F8

F9

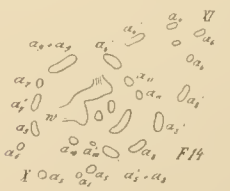

F10

F11

F12


F13

F15


F14

Kasper et Aue del.

k.k. [illegible]

http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at
The Biodiversity Heritage Library
Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA; Original Download from

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Rudolph Karl

Artikel/Article: Psaronien und Marattiaceen. Vergleichend anatomische Untersuchung. (Mit 3 Tafeln). 165-201