

Physiologische Notizen.

Von
Julius Sachs.

X.

Phylogenetische Aphorismen und über innere Gestaltungsursachen oder Automorphosen.

§ 1. Die vorliegende Notiz soll ebensowenig wie die früheren ihren Gegenstand erschöpfend behandeln, sondern nur auf einige Gesichtspunkte hinweisen, die mir wichtig und fruchtbar scheinen. Man könnte glauben, es handle sich hier um eine kritische Abhandlung über natürliche Systematik; das ist jedoch nur insoweit der Fall, als ich den Versuch wage, aus dem gegenwärtig allgemein angenommenen System der grossen natürlichen Abtheilungen des Pflanzenreiches zunächst phylogenetische Gruppierungen abzuleiten, um, gestützt auf diese letzteren, allgemeine Sätze zu formuliren, die, wie ich glaube, einen tieferen Einblick in das Wesen der natürlichen Verwandtschaft gestatten und speciell kommt es mir darauf an, aus den grössten phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen, die ich als Architypen bezeichne, die inneren Gestaltungsursachen zu erkennen, welche im Gegensatz zu den formativen Reizwirkungen, aber in Verbindung mit denselben, die Gestaltungsprocesse im Pflanzenreich hervorgerufen haben. Ich bin zu der Ueberzeugung gelangt, dass das, was man innere Gestaltungsursachen nennt, am besten durch eine sorgfältige morphologische Betrachtung der Architypen erkannt werden kann; das natürliche System in der Form, wie es in den botanischen Lehrbüchern und in eigentlich systematischen Werken gewöhnlich dargestellt wird, wäre für meinen Zweck ungeeignet.

Um Missverständnissen auszuweichen, wird es gut sein, an das in Notiz VIII Gesagte anzuknüpfen und einige einleitende Bemerkungen vorzuschicken.

§ 2. Die Forschungen auf dem Gebiet der causalen oder physiologischen Morphologie haben bereits eine lange Reihe von Thatsachen zu Tage gefördert, die wir als formative oder gestaltende Reizwirkungen bezeichnen können und ich selbst habe seit 1859 nach und nach derartige Beobachtungen gemacht und andere dazu angeregt, zumal das

principiell Wichtige gegenüber den Lehren der bloss formalen Morphologie immer wieder hervorgehoben.

Insofern die formativen Reizwirkungen durch äussere Eingriffe in die inneren Gestaltungsprocesse verursacht werden, kann man wohl auch kurz von äusseren Gestaltungsursachen reden, wobei jedoch nicht zu vergessen ist, dass die äusseren Einwirkungen (durch Licht, Schwere, Druck, chemische Wirkungen und ihre correlativen Folgen) eben nur insofern formativ oder gestaltend wirken können, als sie den in der Pflanze selbst schon thätigen inneren Gestaltungsvorgängen begegnen, so dass also die formativen Reizwirkungen das Vorhandensein eines inneren Gestaltungstriebes¹⁾ oder einer Automorphose schon voraussetzen. Ich habe in der Notiz VIII einige derartige Fälle namhaft gemacht als Photomorphosen und Barymorphosen, denen sich naturgemäss auch die Hydromorphosen²⁾ und andere anschliessen würden. Dem Zweck jenes Aufsatzes entsprechend, hob ich nur solche Fälle hervor, wo die formativen Reizwirkungen einen hohen Grad von Erblichkeit erreicht haben und im Pflanzenreich so verbreitet sind, dass wir in ihnen wesentliche Factoren der gesammten vegetabilischen Gestaltung erkennen, wie ich diess specieller an der Blattbildung als Photomorphose darlegte. Der grosse Einfluss, den zumal die Photo- und Barymorphosen, zum Theil auch die Hydromorphosen auf die Gesamtgestalt der Pflanzenwelt ausüben, wird noch dadurch vertieft, dass dieselben mit Correlationserscheinungen der mannigfaltigsten Art sich verbinden und so die causale Einsicht in die Formenwelt des Pflanzenreiches erweitern. Jede genau erforschte und in ihren Folgen erkannte formative Reizwirkung kann die Ursache unzähliger Gestaltungen sein, wie es überhaupt im Wesen der causalen Forschung liegt, allgemein fruchtbar zu sein im Gegensatz zur teleologischen Anschauung, die ihrem Wesen nach nur immer mit Einzelheiten zu thun haben kann; auch betonte ich dort als einen Vorzug der physiologisch-morpholo-

1) Dass ich das Wort „Gestaltungstrieb“ nur der Kürze wegen zur Bezeichnung aller inneren Gestaltungsursachen brauche, habe ich schon in einer der früheren Notizen gesagt.

2) Zu den letzteren würden, gewissermassen als negativer Fall, auch die Xerophyten (Xeromorphosen) gehören. Für die Pilze und phanerogamischen Parasiten und Saprophyten, deren Eigenart durch die Ernährung ohne Chlorophyll bedingt wird, fehlt es augenblicklich an einem passenden Namen, der mit Morphose zu verbinden wäre; oder würde sich etwa „Apochlorose“ für die durch Chlorophyllmangel erzeugten Gestaltungen empfehlen? Es wäre nach dem Schema von „Apogamie“ gebildet.

gischen Forschung, dass sie ihre Resultate auf experimentellem Wege erlangt wie die anderen Naturwissenschaften und deshalb einen hohen Grad von Sicherheit in ihren Schlussfolgerungen beanspruchen darf.

Aber nicht alle Gestaltungen der Organismen lassen sich so ohne Weiteres und schon bei dem jetzigen Zustand der Wissenschaft auf äussere Einwirkungen zurückführen; sogar die grosse Mehrzahl der Gestaltungsprocesse widersetzt sich dem Experiment und lässt uns somit theilweise im Zweifel über die Verkettung von Ursachen und Wirkungen im Verlauf der Entwicklungsgeschichte oder Ontogenese einer beliebigen Species und ebenso betreffs der phylogenetischen Verwandtschaft verschiedener Typen. Das Princip der Causalität scheint sozusagen seine Geltung zu verlieren, wenn man beachtet, dass das Samenkorn einer Pflanze, das befruchtete Ei eines Thieres, eine lange Reihe von Umgestaltungen an seinem Embryo stattfinden lässt, ohne dass andere physikalische Factoren als Wasser, Sauerstoff und eine in ziemlich enge Grenzen eingeschlossene Temperatur einwirken und wenn wir in diesen auch die allgemeinen Zoomotoren oder Lebenserreger erkennen, so finden wir in ihnen doch keine specifischen Gestaltungsmotive, auf die es uns ja ankommt; wir erkennen in ihnen nicht die Ursache davon, dass aus einem Weizenkorn wieder nur eine Weizenpflanze heranwächst, auch nicht, dass die Entwicklung der Tochterpflanze genau in derselben Reihenfolge der Gestaltungen verläuft, durch welche die Mutterpflanze ihre Ontogenese begann und vollendete. Diese Noth war es offenbar, die einst Hanstein veranlasste, die Organismen als materielle Nachbildungen platonischer Ideen zu bezeichnen, womit natürlich jedes Causalverständnis und jede wissenschaftliche Forschung ausgeschlossen war. Thatsächlich kann man sagen, die einzige *sicher bekannte* Ursache, die es bewirkt, dass aus einem Weizenkorn eine Weizenpflanze wird, nicht aber eine andere Pflanze, liegt darin, dass das Korn von einer vorausgehenden Weizenpflanze abstammt, also in der Thatsache, die man als Erbllichkeit bezeichnet.

Es kommt also darauf an, was man sich unter dem Wort „Erblichkeit“ zu denken hat. Einen ersten Schritt glaubte ich in dieser Richtung dadurch zu thun, dass ich als „Axiom der Ontogenese“ den Satz aufstellte, dass jeder folgende Schritt in den Gestaltungsvorgängen die nothwendige Wirkung der vorausgehenden sei. Viel war damit nicht gewonnen, aber doch immerhin eine gewisse allgemeine Orientirung auf einem Gebiet, wo es zunächst gilt, überhaupt einen Weg zu finden. Ein zweiter Weg lag für mich in der Erkenntniss, dass

die Thatsache, die wir mit dem Namen Erblichkeit belegen, doch weiter nichts ist, als die Wiederholung der Ontogenese einer Species; auch damit ist noch nicht viel gewonnen, aber doch das Geheimnissvolle beseitigt, was Manche sich unter Erblichkeit denken, die man gewissermaassen als eine Naturkraft sich vorstellt im Sinne physikalischer Kräfte oder Energieen. Wenn man etwa einwenden wollte, dass im Laufe der individuellen Entwicklung oder Ontogenese doch häufig auch äussere Eingriffe zur Vollendung mitwirken müssen, so ist zu erwiedern, dass die formativen Reize zu gegebener Zeit nur nach Maassgabe aller derjenigen Eigenschaften wirken können, welche das wachsende und sich gestaltende Individuum bis zu diesem Zeitpunkt bereits gewonnen hat. Eines der schönsten Beispiele dafür gibt uns der Epheu, der erst dann seine zweite Vegetationsform mit nicht kletternden radiären und orthotropen Fruchtsprossen¹⁾ gewinnt, wenn die plagiotropen Klettersprosse genöthigt sind, sich horizontal zu legen, gleichgiltig, wie hoch über der Erde, d. h. also in welchem Alter der Pflanze dies geschieht: an einer fünf Fuss hohen Mauer oder an einer 20 Fuss hohen; an hohen Baumstämmen tritt selbst bei 30 bis 40 Fuss Höhe der Umschlag in den Gestaltungsvorgängen noch nicht ein und die Pflanze bleibt unfruchtbar und dorsiventral. — In ganz anderer Weise lehren die Gallenbildungen etwas Aehnliches, wie ich in Notiz VII schon sagte: Die Gallen, welche an dem morphologisch maassgebenden Vegetationspunkt entstehen, nehmen die Form differencirter Pflanzengebilde an, die weiter vom Vegetationspunkt entfernten an den schon in Streckung begriffenen Sprosstheilen entstehenden Gallen thun dies nicht, bilden aber bestimmt geformte, innerlich hoch organisirte Gewebekörper, wie die auf unseren Eichenblättern entstehenden Galläpfel und knopfähnlichen von *Neuroterus* erzeugten. Wird der Gallen bildende Reiz von dem Insect noch weiter entfernt vom Vegetationspunkt gesetzt an Sprosstheilen, in welchen die Gewebedifferenzirung schon weit fortgeschritten ist, wo die Gestaltungskräfte schon fast erschöpft sind, da erscheinen die Gallen meist als blosse Wülste und Verunstaltungen von Blättern und Internodien; es kommt eben nicht bloss auf die Natur des Reizes, sondern auch ebenso sehr auf den Entwicklungszustand des gereizten Pflanzentheiles an, ein Satz, den ich für einen principiell sehr wichtigen halte, wenn es sich um formative Reizwirkungen handelt.²⁾

1) Vergl. Sachs, „Gesammelte Abhandl.“ II p. 1036 ff.

2) Vergl. Sachs, „Wachstumsperioden u. Bildungsreiz“, Flora 1893 p. 217 ff.

Da nun das Grundproblem der vorliegenden Frage darin liegt, dass jede spezifische Ontogenese eine überaus genaue Wiederholung der vorausgehenden Ontogenesen darstellt, so kommt es nun weiter darauf an, uns eine Vorstellung davon zu erwerben, warum das so ist, d. h. mit anderen Worten, was Erbllichkeit bedeutet. Ich glaube, in dieser Beziehung einen ersten Schritt in der Notiz IX gethan zu haben¹⁾, indem ich zeigte, dass jede folgende Ontogenese eine directe Fortsetzung der vorausgehenden Ontogenesen ist oder, wie ich es schon 1882 in meinen „Vorlesungen“ (p. 940) bezeichnete, dass es eine Continuität der embryonalen Substanz gibt, durch welche die consecutiven Generationen untereinander zu einem einzigen einheitlichen Lebensprocess verbunden werden, wogegen die aus dem embryonalen Gewebe entstandenen somatischen Theile des Organismus periodisch zu Grunde gehen. Aus einem Rest der embryonalen Substanz einer Generation entsteht die folgende. Dieser Rest ist in den ausdauernden Vegetationspunkten, in Sporen und Sexualorganen vertreten.²⁾ — In Notiz IX legte ich dar, dass die Energidentheile (Protoplasma, Chromatophore, Chromatin, Centrosomen) nur durch Theilung schon vorhandener entstehen, dass dies nothwendig aus der Ernährung zwischen ihren Elementartheilen (Molekülen) folgt und dass das Wachstum der Energiden aus demselben Grunde durch Intussusception stattfindet. Auf diese Weise werden immer neue embryonale Energiden erzeugt, von denen ein Theil in den somatischen Process übergeht und schliesslich dem natürlichen Tode anheimfällt, während ein kleiner Rest für die neue Generation übrig bleibt.

Darin besteht nun meiner Ansicht nach die materielle Begründung der Erbllichkeit und, wie das eben Gesagte zeigt, beruht dieselbe in letzter Instanz auf der Ernährung durch Intussusception der Energidentheile. Damit ist aber gesagt, dass die Continuität der embryonalen Substanz seit dem Uranfang alles Lebens gleichbedeutend ist mit der Erbllichkeit und dass diese, d. h. die beständige Wiederholung, in der Verkettung der Ontogenesen liegt und schon in dem ursprünglichsten aller Lebensvorgänge, nämlich in der Ernährung durch Intussusception gegeben ist.

Eine weitere Ausführung dieses Gedankengangs würde hier zu weit führen und diejenigen Leser, die sich mit derartigen Betrachtungen

1) Flora 1895 p. 405 ff.

2) Bei einzelligen Pflanzen und selbst noch bei Moosen in jeder Zelle enthalten, wie die Brutknospen und das aus allen Theilen entstehende Protonema zeigen.

tungen selbst beschäftigen, werden auch die Thatsachen sich selbst zurechtlegen können. Es kommt eben nur darauf an, aus dem ungeheuren Reichthum der Litteratur, die hier kurz gegebene Gedankenverknüpfung herauszufinden, ohne sich in phantastische Theorien zu verlieren; das von mir Gesagte schliesst sich, wie ich glaube, Wort für Wort an die Ergebnisse der neueren Forschungen an und hält in jedem Punkte das Causalitätsprincip fest.

§ 3. Es könnte scheinen, als ob die vorausgehenden Betrachtungen dem eigentlichen Thema dieses Aufsatzes, wo es sich wesentlich nur um phylogenetische Verwandtschaft handelt, fern lägen; aber von dieser kann man kaum reden, ohne vorher über das Wesen der Erbllichkeit im Reinen zu sein. Nun handelt es sich bei der phylogenetischen Morphologie nicht bloss um die fortwährende Wiederholung der Gestaltungsprocesse einer Species, von denen ich vorhin redete, sondern gerade um die Abweichungen von der blossen Wiederholung; es handelt sich darum, dass wir vom Standpunkt der Descendenztheorie annehmen, dass morphologisch verschiedene Gestaltungen aus ursprünglich gleichartigen hervorgegangen sind und dass sich diese Abzweigung neuer Formenreihen in der Art vollzog, dass aus ursprünglich einfachen Formen gelegentlich complicirtere und immer complicirtere hervorgegangen sind. Nicht als ob alle Individuen einer Species gleichzeitig oder auch nach einander diesen Process durchmachten; natürlicher ist die Annahme, dass von den zahlreichen Individuen, welche seit undenklichen Zeiten den gleichen Entwicklungsprocess durchmachten, hier und da einzelne in abweichende Bahnen geriethen, was sich im Verlaufe der ontogenetischen Verkettung wiederholen konnte, so dass neben den neu entstandenen Formen auch die ursprünglichen sich erhielten, so lange die Lebensbedingungen es erlaubten. Wir lassen hierbei einstweilen die Frage ganz ausser Acht, ob deutlich verschiedene Formen plötzlich auftraten oder ob dies in unmerklich feinen Abstufungen stattfand. Meiner Ansicht nach ist beides möglich, muss aber für bestimmte Fälle so oder so festgestellt werden. Ich werde in einem späteren Aufsatz zeigen, dass gewisse Varietätenbildungen nur sprungweise eintreten konnten und sehr wahrscheinlich hat dies in sehr vielen Fällen stattgefunden. Ueber diese Dinge ist ja unsäglich viel geschrieben worden, ohne dass man ein sicheres Ergebniss erzielt hätte. Mir kommt es aber im Folgenden darauf an, die Frage zu discutiren, in wie weit die Entstehung neuer Formenreihen oder Typen entweder durch äussere formative Reize veran-

lasst wurden oder aber durch Antriebe, welche in dem Wesen der Energiden selbst liegen, also durch innere Ursachen.

Da ich mich seit langen Jahren immer wieder mit Constatirung formativer Gestaltungsreize im oben angegebenen Sinn bethätigt habe, so kommt es mir jetzt darauf an, die Gestaltungsprocesse der Pflanzenwelt auch von der anderen Seite ins Auge zu fassen, zu untersuchen, ob es neben den äusseren Gestaltungsursachen auch innere wirklich gibt. Diese Frage lässt sich meiner Ansicht nach, wie ich schon in Notiz VIII andeutete, mit grösserer Sicherheit behandeln, wenn man die *grossen* Verwandtschaftsgruppen des Pflanzenreichs genauer studirt und unter sich vergleicht. Der Grund ist, wie ich glaube, leicht einzusehen: Geht man bei den phylogenetischen Fragen von der Vergleichung der Varietäten und Species aus, so hat man es fortwährend mit verwirrenden Nebenfragen zu thun, besonders die in dem Begriff Anpassung oder Adaptation liegenden Unklarheiten stören eine geordnete Betrachtung und erschweren die Erkenntniss der rein morphologischen im Gegensatz zu den physiologischen Merkmalen. Dies fällt weg, wenn man die grossen Verwandtschaftsgruppen vergleicht und ihr Wesen studirt. Physiologische Merkmale und sog. Anpassungen fallen dann ganz weg aus unserer Betrachtung und nur die eigentlich morphologischen haben wir zu beachten; morphologisch sind aber diejenigen Merkmale, welche sich ausschliesslich aus der Vergleichung der Formen ohne jede Rücksicht darauf ergeben, ob sie zufällig für die Existenz und Lebensweise einer Species von Bedeutung sind.¹⁾ Will man z. B. die Verwandtschaftsverhältnisse, die Phylogenese und Ontogenese der Gefässkryptogamen charakterisiren, so kann das ausschliesslich nur durch rein formale morphologische Merkmale geschehen, weil ja innerhalb dieser grossen Verwandtschaftsgruppe die allerverschiedensten Anpassungen (an Standort, Beleuchtung u. s. w.) und physiologischen Einrichtungen der einzelnen Species und Gattungen vorkommen. Auch haben die grössten Systematiker, ohne sich über die Gründe auszusprechen, die von ihnen aufgestellten grossen Verwandtschaftsgruppen oder Typen immer nur durch formale Merkmale charakterisirt und die physiologischen, biologischen, adaptiven Merk-

1) Auch durch innere Ursachen können formative Vorgänge entstehen, die unmittelbar nützlich für die Species sind und wie Adaptation aussehen; für ein instructives Beispiel halte ich Goebel's Darstellung der Elaterenbildung bei Lebermoosen (Flora 1895 p. 13 u. p. 34).

male nur bei den kleinsten Verwandtschaftskreisen mit erwähnt; die grossartige Wirkung, welche Wilhelm Hofmeister's vergleichende Untersuchungen 1851 in der Geschichte der Botanik hervorriefen, verdankte dieses Werk wesentlich nur dem Umstand, dass der Forscher bei den Moosen, Equiseten, Farnen, Bärlappen und Gymnospermen sich ausschliesslich um die rein formalen morphologischen Merkmale und ihre Ontogenese kümmerte und so zu dem Resultat gelangte, dass die genannten Gruppen zu einer einzigen grossen Verwandtschaftsgruppe gehören, was aus der Betrachtung ihrer physiologischen und biologischen Merkmale früher zu erkennen nicht möglich war. Aber freilich dauerte es noch viele Jahre, bis den Botanikern dieses grosse Resultat klar einleuchtete, die damals noch jüngere Generation lernte Hofmeister's Ergebniss eigentlich erst durch mein Lehrbuch 1868 kennen, denn früher glaubten viele Systematiker, z. B. Lindley noch 1853, dass die grössten Gruppen des Pflanzenreiches auf physiologische Merkmale gegründet werden müssten. Uebrigens habe ich mich ausführlich in meiner Geschichte der Botanik (1875) über diese Frage ausgesprochen, die ich hier nur deshalb kurz berührte, weil sich in neuester Zeit ein Rückschritt der Litteratur in diesem Sinne geltend macht.¹⁾

Altem Herkommen gemäss pflegt man unter Physiologie die Erforschung der Leistungen und Arbeiten der schon vorhandenen, sogar fertig ausgebildeten Organe zu verstehen und ihr die Betrachtung der Form der Organe, besonders die ihrer Entwicklung als Morphologie entgegenzustellen. Ich war aber seit langen Jahren der Ueberzeugung, dass auch jedes neu entstehende Pflanzenorgan eine Arbeitsleistung der vorausgehenden Organe sein muss, was ich schliesslich kurz in dem oben ausgesprochenen „Axiom der Entwicklung“ aussprach.²⁾ Ist das nun richtig und ist jedes neu entstehende Blatt, jedes Sporangium, jedes Sexualorgan u. s. w. durch die Arbeitsleistung der vorausgehenden zu erklären und kann dies experimentell erwiesen werden, so gehört auch die Entwicklungsgeschichte als Fundament der Morphologie in den Kreis der physiologischen Forschung. Die phylogenetische Systematik ist aber nur der geordnete Ausdruck für die Gestaltungsprocesse der

1) So z. B. in A. Schenk's Handbuch der Palaeontologie (1890).

2) Flora 1893 p. 221: „Jedes neue Organ ist das Produkt der vorausgehenden“; vergl. auch Goebel, Flora 1895 p. 115, die Worte: „dass die Gestaltungsverhältnisse chlorophyllhaltiger Pflanzen nicht von vorn herein in den Keimzellen angelegt, sondern im Verlauf der Entwicklung bestimmt werden“ u. s. w.

Pflanzen und erscheint nach dem Gesagten also auf physiologische Forschung gegründet. Ich habe diese Ansicht in den vorausgehenden „Notizen“ begründet und vertreten und deshalb meine einschlägigen Arbeiten als „Physiologische Morphologie“ (oder causale M.) bezeichnet. Ich wünschte, dass auch die vorliegende „Notiz“ in diesem Sinne aufgefasst würde.

§ 4. Wenn ein Zoologe die Absicht hätte, derartige Fragen zu behandeln, so könnte er das natürliche und phylogenetische System des Thierreiches als etwas Bekanntes bei seinen Lesern voraussetzen, weil die grossen Klassen oder Architypen des Thierreichs (von vereinzelten Zweifeln abgesehen) wissenschaftlich festgestellt und allgemein bekannt sind. In dieser glücklichen Lage befinde ich mich nicht: das natürliche System der Pflanzen ist zwar betreffs der meisten kleineren Gruppen sorgfältig bearbeitet, stellenweise sogar phylogenetisch durchdacht; die grossen Gruppen jedoch, die den 8—9 grossen Architypen des Thierreichs methodisch entsprechen würden, sind für die Pflanzen bis jetzt nicht phylogenetisch klargelegt und selbst die neuesten systematischen Werke zeigen, dass die phylogenetische Auffassung des gesammten Pflanzenreichs noch nicht zum leitenden Princip erhoben ist. Nun können aber die hier zu behandelnden Fragen nur dann klar gemacht und beantwortet werden, wenn das phylogenetische Pflanzensystem zu Grunde gelegt wird. Zum Glück ist aber das sogen. natürliche System, wie es sich eben historisch ohne Descendenztheorie entwickelt hat, soweit ausgebaut, die wichtigsten Typen so genau bekannt, dass es im Grunde nur geringer Arbeit bedarf, dieselben so zu ordnen, dass ein phylogenetisches System, wenn auch lückenhaft und nur in seinen grössten Umrissen, zu Stande kommt; soweit dies gegenwärtig etwa unmöglich ist, hat es für meinen Zweck kaum etwas zu bedeuten, da die Folgerungen, die ich betreffs der Phylogenese zu ziehen gedenke, auch dann volle Giltigkeit behalten, wenn ein oder der andere Architypus nur mangelhaft bekannt ist. Trotzdem möchte ich das hier Folgende eben nur als einen Versuch betrachtet wissen zu dem Zweck, aus dem Ergebniss desselben einige physiologisch-morphologische Sätze abzuleiten, was auf anderem Wege nur mit grossen Weitläufigkeiten möglich wäre.

Zunächst will ich mich über den Begriff „Architypus“ aussprechen und wähle als Beispiel¹⁾ die „Archegoniaten“.

1) Vielleicht trägt es zum Verständniss dessen, was ich meine, bei, wenn ich schon hier erkläre, dass meine Auffassung der Archegoniaten ziemlich genau der-

In der Litteratur fasst man gegenwärtig unter diesem Namen gewöhnlich nur die Moose und Gefässkryptogamen zusammen. Doch ist schon mehrfach die Ansicht ausgesprochen worden, dass die Algenfamilie der Coleochaeten als die einfachste bekannte Urform dieser Gruppe zu betrachten sei. Tiefer hinab lässt sich aber dieser Typus gegenwärtig kaum verfolgen und nur als subjective persönliche Ansicht möchte ich gleich hier bemerken, dass vielleicht auch die Familie der Oedogonien wegen ihrer Oogonienform mit den Archegoniaten noch in eine phylogenetische Beziehung gesetzt werden könnte; doch ist das für unsere weiteren Betrachtungen unwesentlich.

Sehen wir uns nun nach den höchst entwickelten, vollkommensten¹⁾ Vertretern der ungemein formenreichen Abtheilung der Archegoniaten um, so fällt es auf, dass man als solche schon die heterosporischen Typen der Salviniaceen und Marsiliaceen als Fortsetzungen der Farne, die Selaginellen und Isoeten als oberste Entwicklungsstufen der Lycopodinen gelten lässt. Hiermit werden diese Reihen als „Kryptogamen“ oder „Sporenpflanzen“ überhaupt abgebrochen und als zweite grosse Abtheilung kommen die Phanerogamen als Samenpflanzen zur Darstellung und diese werden nun in zwei Abtheilungen, als Gymnospermen und Angiospermen gegliedert. Diese Eintheilung entspringt der Ueberschätzung der Samenbildung im Gegensatz zu der Heterosporie der höheren Archegoniaten. Nun aber, woran kein Botaniker zweifelt, sind in der Samenbildung der Gymnospermen zwar alle physiologischen Merkmale der angiospermischen Samen schon vorhanden, aber zugleich, wie ebenfalls niemand bezweifelt und seit Hofmeister's

jenigen Pflanzengruppe entspricht, die De Bary in seinem Werk: „Vergl. Morph. u. Biol. der Pilze“ (Leipzig 1884) § 32, 33, 34 als „Hauptreihe“ des Pflanzenreichs bezeichnet.

1) Das Wort „vollkommen“ war früher verpönt und ist auch heute noch bei manchen Naturforschern missliebig, ich glaube aber mit Unrecht. Wenn es sich um biologische und physiologische Einrichtungen handelt, kann man ja wohl zugeben, dass so ziemlich alle Organismen in gleichem Grade „vollkommen“ sind; nicht so aber betreffs der Gestaltungen im morphologischen Sinne. Vergleicht man die Fortpflanzungsorgane der Selaginellen mit denen der Coniferen, so erscheinen diese als eine weiter fortgeschrittene Ausbildungsstufe, also als eine vollkommene Form, die von den Selaginellen noch nicht erreicht worden ist. Diese sind also unvollkommener, ähnlich wie eine keimende Bohne unvollkommener ist, als eine blühende. Die Phylogenetik fasst überhaupt die verschiedenen organischen Formen als Entwicklungs-Stufen auf und statt zu sagen, diese Form sei eine phylogenetisch weiter fortgeschrittene als jene, ist es kürzer zu sagen, sie sei vollkommener und jeder versteht sofort den Ausdruck. Die fortschreitende Wissenschaft erfordert viele neue Termini, conserviren wir daher die guten alten.

Werk feststeht, ist die morphologische Ontogenese der Gymnospermen-Samen nur eine fortgeschrittenere Form der Heterosporie und zwar kehrt dieses rein morphologische Verhältniss zwischen Heterosporie und Samenbildung in den phylogenetischen Reihen mindestens zweimal wieder, insofern wir die Cycadeen als einen aus dem Farntypus, die Coniferen aber als einen aus dem Lycopodinentypus entstandenen phylogenetischen Zweig betrachten können. Die morphologisch so eigenartige Form der Archegonien, die wir von den Coleochaeten und einfachsten Moosen und Farnen bis hinauf zu den heterosporischen Gefässkryptogamen ungetrübt wiederfinden, ist kaum in einer anderen Gruppe so klar und deutlich ausgesprochen und noch dazu durch so bedeutende Grösse ausgezeichnet, wie bei den Gymnospermen; das Prothallium kehrt als Endosperm¹⁾ wieder und die Mikrosporen der Gymnospermen haben seit 40 Jahren das tiefste Interesse der morphologisch thätigen Botaniker gerade dadurch erregt, dass bei ihnen die Rückbildung des männlichen Prothalliums, die schon bei den verschiedenen heterosporischen Archegoniaten begonnen hat, bei den Gymnospermen fortgesetzt wird. Das alles ist feststehendes Eigenthum unserer Wissenschaft und es darf wohl hinzugefügt werden, dass auch die histologischen Eigenschaften, ganz besonders der Bau der Gefässbündel der Gymnospermen, sich eng an die der Gefässkryptogamen anschliesst, wogegen in all diesen Punkten die Gymnospermen von den anderen Samenpflanzen sich auffallend unterscheiden; dies gilt auch von der Verzweigungsweise der Sprosse und anderen hochwichtigen rein morphologischen Merkmalen. Wir können ohne jede Uebertreibung sagen, dass die Gymnospermen von den Angiospermen sich stärker unterscheiden als etwa die Farne von den homocosporischen Lycopodinen. Der Uebergang von den heterosporischen Gefässkryptogamen zu den verschiedenen Abtheilungen der Gymnospermen ist so allmählich und einleuchtend, wie er zwischen grossen artenreichen Abtheilungen des Pflanzenreiches kaum noch einmal hervortritt und dabei handelt es sich überall gerade um die bedeutungsvollsten, rein morphologischen Verhältnisse, die noch dazu durch die Paläontologie ihre phylogenetische Unterstützung finden, worauf ich unten noch zurückkomme. Wollte man dagegen physiologische, biologische, adaptive Merkmale herbeiziehen, so wäre der

1) Jetzt wird das Endosperm der Gymnospermen (und zwar mit Recht im Sinne Hofmeister's) ebenfalls als Prothallium bezeichnet, obgleich man die Gymnospermen von den Prothallioten oder Gefässkryptogamen trennt, um sie den Angiospermen als Samenpflanzen anzuschliessen. — Nebenbei gesagt, was soll der Ausdruck „Pteridophyten“ statt des guten alten „Gefässkryptogamen“?

ganze sinnvolle Zusammenhang zwischen Gymnospermen und Gefässkryptogamen zerstört. Auch hier, wie überall bei der phylogenetischen Betrachtung der grossen Verwandtschaftsgruppen der Organismen tritt uns die Vorstellung entgegen, dass die morphologischen Merkmale rein formaler Natur gewissermassen das feste Gerippe darstellen, an welchem die physiologischen und biologischen Merkmale der kleineren Gruppen wie blosser Anhängsel erscheinen, ein Bild, welches ja auch in dem bildlichen Ausdruck „Stammbaum“ in etwas anderer Perspective wiederkehrt. Gegen meine hier skizzierte Auffassung könnte man nur mit Unrecht einwenden, dass mit der Samenbildung auch die Befruchtung durch den Pollenschlauch für die Trennung der Gymnospermen von den heterosporischen Kryptogamen und für ihre Vereinigung mit den Angiospermen spricht. Aber man beachte nur, dass die Phylogenese von den homoeosporischen aus zu den heterosporischen dahin strebt, das Prothallium ganz in die weibliche Makrospore hineinzuziehen, dass also nur ein Schritt nöthig ist, das Makrosporangium ganz geschlossen zu halten und so den Kern der Samenknospe (Macrosporangium) zu einem geschlossen bleibenden Gewebekörper auszubilden. In Folge dessen hört die Möglichkeit einer Befruchtung durch schwärmende Spermatozoen auf und der Pollenschlauch tritt als Ersatz dafür ein. Das Verhalten des Pollenschlauches ist also rein physiologisch, seine scheinbar morphologische Bedeutung secundär veranlasst durch die Phylogenese des Makrosporangiums, also kein Grund, die Gymnospermen von den Heterosporen zu trennen, eher das Gegentheil.

Wenden wir uns noch einmal zu den untersten, schon genannten Formen der Archegoniaten zurück, so könnte es nach der hergebrachten Anschauungsweise auffallen, dass sogar aus der scheinbar natürlichen Gruppe der Algen eine kleine Familie herausgerissen werden soll, um den Archegoniaten beigegeben zu werden. Aber auch hier sind es wieder nur Aeusserlichkeiten, die uns die Sache fremdartig machen und nach den älteren Anschauungen müsste man die Coleochaeten schon deshalb hier zurückweisen, weil bei ihnen die Archegonien selbst keine Gewebekörper sind, wie bei allen anderen Archegoniaten; Bauch und Hals des Archegoniums wird von einer einzigen Zelle dargestellt. Nach den Anschauungen jedoch, die ich über die Beziehungen zwischen Grösse und Zellbildung in einer früheren Notiz dargelegt habe, erscheint dies als ein Punkt von untergeordneter Bedeutung, als eine Mechanomorphose. Dass durch die Hereinziehung einer Algenfamilie in den Typus der Archegoniaten nicht etwa ein

Unrecht an den Algen überhaupt verübt wird, soll weiterhin einleuchten, insofern die Algen eigentlich nur eine biologische Abteilung sind; morphologisch genommen ist der Begriff „Algen“ bedeutungslos, man könnte sagen, eine phylogenetische Rumpelkammer, in welcher eine ganze Reihe von Architypen durcheinander liegen, worauf ich unten zurückkomme.

Die jetzt gebräuchlichen Namen Thallophyten, Kryptogamen, Samenpflanzen u. a. haben durch den Fortschritt der Wissenschaft ihre frühere Bedeutung verloren; sie können für den Hausgebrauch (sozusagen) beibehalten werden, nur darf man nicht vergessen, dass sie bei ernster wissenschaftlicher Darstellung des phylogenetischen Pflanzensystems keine Bedeutung haben und nur verwirrend, besonders auf den Anfänger wirken können. Ich hoffe, dass diese manchem vielleicht etwas schroff scheinende Bemerkung im Folgenden ihre ausreichende Begründung finden wird. Die Systematik, auch die phylogenetische, ist ja nicht der letzte Zweck unserer Wissenschaft, so anziehend auch immerhin ein ernstes Studium der Verwandtschaftsverhältnisse ist; vielmehr soll sie, wie die Physiologie, uns einen Einblick in das wahre Wesen der Lebewelt ermöglichen helfen, indem sie zunächst gestattet, die Gesetze und Ursachen der so wunderbaren Gestaltungsvorgänge aufzufinden; dazu ist aber vor allem nöthig, dass auf Grund morphologischer und physiologischer Forschungen die phylogenetischen Gruppierungen richtig durchgeführt werden.

Nach dem bisher Gesagten könnte ich also sagen: Die Archegoniaten stellen in ihrer Gesamtheit einen von den verschiedenen Architypen, und zwar den grossartigsten, des Pflanzenreiches dar; das einfachst organisirte, unterste Formenglied, welches wir bis jetzt als solches in Anspruch nehmen dürfen, liegt in den Coleochaeten; ohne deutliche Uebergangsformen, durch eine phylogenetische Lücke getrennt, schliessen sich die Moose und Gefässkryptogamen als die eigentlich typischen Archegoniaten an. Aber die Gruppe theilt sich sofort in zwei sehr verschiedene Typen, die Moose einerseits, die Gefässkryptogamen andererseits; wir haben jedoch nach den Untersuchungen Goebel's¹⁾ zu schliessen, dass die einfachsten Moose mit den einfachsten Farnen aus einer gemeinsamen Urform entstanden sind, von der wir annehmen dürfen, dass aus ihr auch die Equiseten und Lycopodinen gleichzeitig hervorgingen. Jede der drei letztgenannten Gruppen

1) „Archegoniatenstudien“ in Flora 1892 bis 1896 (1—8).

(vielleicht jedoch fraglich betreffs der hier nur paläontologisch vertretenen Equiseten) hat neben homoeosporischen sehr artenreichen Typen auch einige artenarme, aber zum Theil sehr hoch organisirte (z. B. Marsiliaceen) Untertypen erzeugt. An diese letzteren schliessen sich als höchst organisirte Zweige des Stammbaums die Cycadeen als Gipfform der Farne, die Coniferen als die der Lycopodinen an. Für die Equiseten, gegenwärtig nur durch eine Gattung als Rest einstigen Formenreichthums vertreten, ist zwar die Abstammung von einer den Gefässkryptogamen gemeinsamen Urform morphologisch gesichert, dagegen sind ihre Gipfformen, die wir wohl unter den Calamarien der Steinkohlenzeit zu suchen haben, längst von der Bildfläche verschwunden. — Im Gegensatz dazu haben wir an den Gnetaceen offenbar einen abgebrochenen, aber jetzt noch lebenden Ast des Stammbaumes, eine der Gipfformen der Prothallioten; aber die unteren Glieder fehlen, durch welche diese zwar stark divergirende, aber formenarme Gruppe mit irgend einem Ast am Stammbaum der Gefässkryptogamen zweifelsfrei verbunden wäre.¹⁾

Ich nenne eine solche phylogenetische Gruppe, wie die der Archeogoniaten, von den einfachsten Formen bis hinauf zu den höchst organisirten einen Architypus, der hier also von einer winzig kleinen Algenform bis hinauf zu den Riesen des Pflanzenreiches (den Wellingtonien) emporsteigt. Alle diesem Architypus angehörenden Formen sind untereinander mehr oder weniger in den verschiedensten Abstufungen und Richtungen verwandt und keine dieser Formen ist mit irgend einer Gattung oder Familie eines anderen Architypus verwandt. Nur betreffs der einfachsten rudimentärsten Form eines Architypus kann in letzterer Beziehung ein Zweifel bestehen, insofern noch einfachere Formen vielleicht existirt haben, die ihrerseits möglicherweise verwandt mit den einfachsten Urformen eines anderen Architypus sein könnten. Wäre dies des Fall, dann müssten die

1) Während mir der Name Pteridophyten zwecklos und unzutreffend erscheint, möchte ich bei dieser Gelegenheit hervorheben, dass der in Italien bereits eingeführte Ausdruck „Prothallioten“ wirklich einem sprachlichen Bedürfniss abhilft, weil er die Gefässkryptogamen mit den Gymnospermen in eine natürliche Gruppe zusammenfasst. Dass die einfachsten Farne, gewisse Trichomanesarten besonders, kein flächenförmiges Prothallium bilden, hat nicht viel zu bedeuten, weil es sich da eben um phylogenetische Anfangsglieder der Gruppe handelt, die auf gemeinsamen Ursprung mit den Moosen hinweisen. Andererseits erzeugt ja auch das Protonema mancher Laubmoose flächenförmige Organe. Der von Goebel entdeckte phylogenetische Knotenpunkt der Leber- und Laubmoose und Farne lässt das alles natürlich erscheinen.

beiden fraglichen Architypen als die Aeste eines tiefer unten verzweigten Stammes gelten. Allein mit derartigen Vermuthungen geraten wir in das Gebiet der Hypothesen, welches ich wenigstens hier nicht betreten mag; vielmehr halte ich mich an die genau beobachteten Thatsachen. Gewiss ist ja, dass mit den Coleochaeten nicht der allererste Anfang der ganzen Archegoniatengruppe gegeben sein kann, dass vielmehr die Coleochaeten selbst aus einer uns jetzt unbekanntem, äusserst einfachen Form hervorgegangen sein müssen; aber diese ist uns jetzt unbekannt und so liegt hiemit der wissenschaftlich begründete Anfang für uns in den Coleochaeten. Derartige thatsächlich bekannte Urformen eines Architypus werde ich im Folgenden gelegentlich auch als Initialformen bezeichnen, im Gegensatz zu den Gipfformen, worunter ich die vollkommensten, d. h. höchst differencirten Zweige des Stammbaumes verstehe. Der hergebrachten, in den Lehrbüchern noch vielfach vertretenen Anschauung gegenüber, als ob die grossen Abtheilungen des Pflanzenreiches auch äusserlich ähnliche Gestalten umfassen müssten (was in einigen Fällen auch in geringem Grade zutrifft), erscheint so ein Architypus allerdings recht fremdartig und einem Laien mag es unbegreiflich dünken, wie wir dazu kommen, die kleinsten Moose und Trichomanesarten (Farne) in eine phylogenetische Verwandtschaftsgruppe (Archegoniaten) mit den Cycadeen und Tannen, Welwitschien u. s. w. zu vereinigen, ähnlich wie die Zoologen in dem Typus der Arthropoden von den Copepoden bis zu den höchst organisirten und riesigen Formen der Krebse emporsteigen. Jeder Fachmann erinnert sich wohl seiner Verwunderung darüber, als er zuerst erfuhr, dass auf diese Art natürliche Gruppen gebildet werden und dies um so mehr, als irgend welche allgemeine Regeln und Gesetze für ein solches Verfahren gar nicht gegeben werden können; wo man dies früher versuchte, kamen eben nur ganz „unnatürliche“ Gruppen heraus. Die einzige Methode, natürliche, d. h. phylogenetische Verwandtschaftsgruppen aufzustellen, ist eben eine rein empirische: man findet durch Vergleichung sehr ähnlicher Formen die Gattungen und Familien, und durch Vergleichung der letzteren die sog. Ordnungen und Klassen, indem man mehr und mehr alle bloss biologischen Merkmale ausmärzt und nur die rein morphologischen, formalen zur Geltung bringt; und indem man das Princip der Descendenz zu Grunde legt, wobei auch die Palaeontologie mitredet, kommt man endlich zu den phylogenetischen Verwandtschaftsgruppen, deren grösste die Architypen sind. Die fortschreitende Vergleichung der morphologischen Merkmale führt ganz von selbst und ungezwungen zu dem merk-

würdigen Ergebniss, dass Pflanzen, die eigentlich gar kein Merkmal wirklich gemein haben, wie die Coleochaeten und Coniferen einer und derselben Verwandtschaftsgruppe, einem Architypus angehören; und so wie im Thierreich gibt es auch im Pflanzenreich nur eine sehr geringe Anzahl solcher Architypen, die aber mit den sog. Klassen der älteren Systematik meist nicht übereinstimmen, zumal, wo es sich um die Pflanzen handelt, da die systematischen Botaniker bisher um das phylogenetische System sich wenig gekümmert haben. Die rein morphologische Behandlung der Verwandtschaften entbehrt des leitenden Principis, wenn sie sich nicht mit der Descendenztheorie verbindet, wobei nicht nur nach der mehr oder minder grossen morphologischen Aehnlichkeit der Formen und Formengruppen oder Typen gefragt wird, sondern der Gedanke im Hintergrunde steht, ob zwei Formen so beschaffen sind, dass wir annehmen können, die eine sei aus der andern entstanden oder beide seien aus einer gemeinsamen „Stammform“ (Abstammungsform) hervorgegangen. Je ernster diese letztere Vorstellung genommen wird, desto klarer muss der Begriff der „Verwandtschaft“ hervortreten. Verwandt überhaupt können verschiedene Formen sein aus morphologischen Gründen, ob sie aber nahe oder sehr nahe verwandt sind, leuchtet doch erst ein, wenn man daran denkt, ob sie durch leichte Veränderung auf eine gemeinsame Urform phylogenetisch zurückzuführen sind.¹⁾ Für entfernter verwandte Formen ist der phylogenetische Gedanke nur durch Einschub zahlreicher Zwischenformen durchführbar. Das Alles ist bekannt, wird man sagen; aber warum bemerkt man am natürlichen System der *grossen* Abtheilungen des Pflanzenreiches so wenig davon, da dies doch im zoologischen schon durchgeführt ist? Und nur auf diesem Wege gelingt es dann, aus dem System allgemeine Gestaltungsgesetze für das Pflanzenreich abzuleiten und die inneren Gestaltungsursachen von den äusseren zu unterscheiden.

Bevor ich nun den Nachweis versuche, welche andere Verwandtschaftsgruppen neben den Archegoniaten im Pflanzenreich als Architypen sich etwa erkennen lassen und was dann allen diesen Architypen gemeinsam ist, halte ich es zur Verständigung für dienlich, schon

1) Psychologisch genommen, ist das eigentlich ein künstlerisches Verfahren, welches aber ebenso wie echte Kunst nicht in Phantasterei ausarten darf. Im mathematischen Sinn „beweisen“ lassen sich morphologische Sätze nicht, aber sie finden den Beweis ihrer Richtigkeit in dem harmonischen Zusammenhang der Wissenschaft, in welchem sie keine Störung veranlassen dürfen.

aus den Archegoniaten einige allgemeine Begriffe abzuleiten, was sich ohne Einführung einiger neuer Namen kaum erreichen lässt.

§ 5. Der Architypus der Archegoniaten ist aus einer grossen Zahl von kleineren aber immer noch artenreichen Verwandtschaftsgruppen zusammengesetzt, die ich einfach als Typen, vielleicht besser als Paratypen bezeichnen will und wenn wir uns den ganzen Architypus in herkömmlicher Art nach dem Schema eines Stammbaumes denken, so erscheinen die Typen selbst als Aeste, die sich verzweigen und secundäre, tertiäre Typen oder Reihen heissen mögen. Nach dem in § 4 Gesagten besteht also das ganze Pflanzenreich aus einer nicht grossen Zahl von Architypen oder Stammbäumen, deren unterste phylogenetische Entwicklungsglieder jedoch noch unbekannt sind, obgleich principiell feststeht, dass jeder einzelne Architypus aus einer einzigen Urform hervorgegangen ist; von letzteren gibt oder gab es also so viele wie Architypen; es bleibt hier einstweilen dahingestellt, ob wir einen monophyletischen oder einen polyphyletischen Ursprung des gesammten Pflanzenreiches annehmen sollen. Durch palaeontologische Forschungen wird dies schwerlich gelingen,¹⁾ weil die allereinfachsten Anfangsglieder sämtlicher Architypen gewiss sehr klein, zart und vergänglich gewesen sind, während andererseits nicht fest steht, ob sie noch jetzt unter den lebenden einfachsten Pflanzenarten vertreten sind, was ja einen ausserordentlichen Grad von Constanz voraussetzen würde.²⁾ Dagegen ist vielleicht der Gedanke nicht allzu kühn, dass es dereinst, wenn die phylogenetische Forschung weiter vertieft sein wird, auch noch gelingen wird, aus abstracten morphologischen Gesetzen abzuleiten, welche Eigenschaften die Urpflanzen besaßen und ob ein monophyletischer oder polyphyletischer Ursprung aller Architypen anzunehmen ist. So wie ich oben die untere Grenze eines Architypus als eine empirische angenommen habe, bleibt aber die ganze Frage zur Zeit unentschieden. Bei derartiger Behandlung können wir wenigstens das Thatsächliche von dem bloss Hypothetischen auch sprachlich unterscheiden.

Da es sich hier gerade um Begriffsbestimmungen handelt, so möchte ich mich auch darüber aussprechen, ob es ein glücklicher Ausdruck ist, zur Bezeichnung der Verwandtschaftsverhältnisse das Wort

1) Man vergl. hier die geistvollen Darlegungen Koken's in dessen Werk: „Die Vorwelt“ (1893) p. 71 ff.

2) Nach Koken (l. c. p. 76) gibt es allerdings Brachiopoden (die Lingula), die schon im tiefen Cambrium erschienen und durch alle späteren geologischen Perioden sich bis heute lebend erhalten haben.

„Stammbaum“ zu wählen. Zwar wird es nicht nöthig sein, das Wort etwa zu beseitigen, immerhin aber dürfte es geraten sein, die damit verbundene Vorstellung besser zu präzisiren, als es bisher geschehen ist, und dazu bietet uns gerade der Stammbaum der Archegoniaten ein lehrreiches Beispiel, wobei nur nicht zu vergessen ist, dass es sich hier überhaupt um eine sinnliche Schematisirung ganz abstracter Gedankenbeziehungen handelt. Es kommt nur darauf an, dieses Schema im einzelnen der Natur der Sache besser anzupassen.

Da ist nun zunächst zu beachten, dass wir eigentlich von dem Stamm des Stammbaumes recht wenig wissen, besonders nicht wissen, wo die Krone des Stammbaumes anfängt und der Hauptstamm aufhört; wir haben es sofort mit den Aesten zu thun, d. h. mit den verschiedenen Typen, welche aus den Urformen des Architypus entsprungen gedacht werden. Bei der Schwierigkeit, derartige Vorstellungen in klare Worte zu kleiden, will ich lieber sogleich sagen, dass für die Archegoniaten und wohl auch für manche andere Architypen statt des Stammbaumes eher die Form eines Strauches oder auch einer perennirenden Staude anzunehmen wäre, deren Aeste zahlreich und in verschiedener Weise aus einem unbekanntem Wurzelstock entspringen, und zwar theils aufwärts, theils seitwärts schief und horizontal gerichtet, so dass jeder dieser Aeste schon von unten auf unabhängig von den andern erscheint. Einen derartigen Eindruck gewinne ich auch aus den Beobachtungen Goebel's über die rudimentären Lebermoose und archaischen Formen der Laubmoose und Farne.¹⁾ Diese merkwürdigen Gestalten weisen darauf hin, dass schon aus sehr einfachen Urformen, vielleicht in denselben geologischen Epochen, die morphologischen Charaktere von drei Aesten des Stammbaumes der Archegoniaten hervorgegangen sein mögen. In jeder dieser Anfangsformen ist schon der Charakter einer bestimmten Klasse, der morphologische Typus der vielgestaltigen Lebermoose, der unter sich monotonen Laubmoose und der zur höchsten Organisation der Pflanzenwelt emporsteigenden viel verzweigten Farngruppe deutlich zu erkennen und wenn auch die Coleochaeten der Urform aller Archegoniaten näher stehen mögen als jene Initialen der Moose und Farne, so haben wir doch kaum genügenden Grund zu der Annahme, dass von ihnen aus eine emporsteigende, continuirlich gradatim fortschreitende Formenreihe zu den letzteren hingeführt habe, vielmehr können auch die Coleochaeten als

1) Goebel, „Archegoniatenstudien“ in Flora 1892 und 1893, eine der werthvollsten Arbeiten auf dem Gebiete der botanischen Phylogenetik.

eine Divergenzreihe gleich den archaischen Formen der Moose und Farne gelten. Diese Aeste des von uns bildlich angenommenen Strauches entsprangen also, wie es scheint, schon frühzeitig aus unbekanntem Urformen, um sich zu ganz verschiedenen vielverzweigten Typen aufzuschwingen. Die Coleochaeten aber scheinen, da wir höher ausgebildete Formen derselben nicht kennen, mit einem blossen Anfang sich begnügt zu haben, ein schwaches Reis am Wurzelstock des Strauches. Für die Equiseten und Lycopodinen fehlen uns die entsprechenden archaischen Formen.

Ueberhaupt macht der Strauch oder die Staude, die wir an die Stelle des Stammbaumes setzen, wenn wir uns den ganzen Architypus der Archegoniaten näher ansehen, den Eindruck, dass ihre Aeste und Zweige im Laufe der Zeiten auseinander gefallen sind, ähnlich wie bei vielen Pflanzen (z. B. *Aegopodium podagraria*, oder vielleicht noch besser der ganze Pflanzenstock eines *Equisetum*, einer *Fragaria* u. dgl.) die Ausläufer und Stolonen neue Individuen erzeugen, wenn die Verbindungstheile absterben. Man müsste dann eine grosse Zahl von Pflanzen, die jetzt getrennt, selbständig fortleben, sich wieder untereinander verbunden denken,¹⁾ um das Gesamtbild der ganzen, durch Verzweigung entstandenen, jetzt aber zerfallenen Pflanze sich vorzustellen. In diesem Schema würden die uns bekannten kleineren Verwandtschaftsgruppen oder Typen durch die weiter fortlebenden, durch Verzweigung entstandenen Individuen dargestellt sein. Es wäre also eine Reconstruction, durch welche wir uns ein sinnliches Bild von dem Lebenslauf einer solchen Pflanzenart verschaffen und in ähnlicher Weise gewinnen wir durch Reconstruction aus den lebenden und fossilen Pflanzenformen das Schema der phylogenetischen Verbindung der noch jetzt lebenden und ausgestorbenen Typen, zwischen denen aber meist zahlreiche Verbindungsglieder fehlen, so dass wir nur aus den morphologischen Verhältnissen die genetischen und phylogenetischen Beziehungen errathen können. Das ganze Bild des Stammbaumes oder überhaupt eines verzweigten Pflanzenstockes zur Versinnlichung aller phylogenetischen Beziehungen innerhalb eines Architypus ist also das Resultat einer Thätigkeit unserer Phantasie, welche Thätigkeit jedoch keineswegs deshalb wissenschaftlich werthlos wäre, denn diese Thätigkeit der Phantasie dient nur zur richtigen Verbindung der genau beob-

1) Schematische Darstellungen dieser Art findet man in Alex. Braun's „Pflanzenindividuum“ und Bilder nach der Natur in Thilo Imisch' zahlreichen Schriften.

achteten Thatsachen und im Grunde ist dasselbe ja bei jeder streng wissenschaftlichen Thätigkeit der Fall.

Vielleicht dürfte manchem diese ganze Darlegung überflüssig scheinen, dann aber müsste man auch den Ausdruck „Stammbaum“ als überflüssig betrachten und doch lässt sich derselbe kaum entbehren; will man ihn aber benutzen, so muss man auch eine klare Vorstellung mit dem Wort verbinden. Wir befinden uns gegenüber diesem Ausdruck und dem phylogenetischen Schema selbst in einer Lage, als ob wir genöthigt wären, aus einzelnen Stücken von Wurzeln, Holz, Blättern, Blüten, Früchten, die man in allen Welttheilen zufällig gefunden hat, einen ganzen Baum oder Strauch oder überhaupt einen tausendfältig verzweigten Pflanzenstock zusammensetzen, wobei sich aber zeigen würde, dass hie und da ein Stück fehlt, welches zur Verbindung der vorhandenen Stücke nöthig wäre. Und solche Lücken weist der Stammbaum der Archegoniaten vielfach auf, wenn wir an dem Gedanken festhalten, dass phylogenetisch nahe verwandt nur solche Pflanzenformen sind, von denen wir uns vorstellen können, dass die eine aus der anderen entsprungen ist oder dass beide aus derselben Stammform hervorgegangen sind. Das ist nun thatsächlich bis jetzt bei den so viel untersuchten Archegoniaten und gewiss auch bei anderen Architypen vielfach zu vermissen. Dass z. B. die Salvinien, Marsilien und Cycadeen aus Farnen, die Isoeten und Selaginellen mit den Lycopodien aus ähnlichen Urformen hervorgegangen sind und dass auch die Coniferen mit den Lycopodinen phylogenetisch zusammenhängen, das alles schliessen wir mit gutem Grund aus ihren morphologischen Merkmalen; aber wer würde es wagen, zu sagen, aus *welchem* Farnkraut die Marsilien entsprangen oder die gemeinsame Urform aller Lycopodinen und Coniferen namhaft zu machen? Hier sind also Lücken in den phylogenetischen Verzweigungen: der ganze Stammbaum, den wir construirt haben, würde in Stücke auseinanderfallen, wenn uns nicht die morphologischen Merkmale wie feste Fäden von der einen zu der anderen Gruppe leiteten.¹⁾

Leider bietet die Palaentologie der Pflanzen nur wenig Thatsachen zur Ausfüllung solcher Lücken, aber bei der Uebereinstimmung der allgemeinsten Gesetze, welche zugleich das Pflanzen- und Thierreich beherrschen, ist es wohl erlaubt, den reichen Schatz der Zoopalaeontologie auch für allgemeine phyto-palaeontologische Betrachtungen

1) Nach all dem oben Gesagten ist es kaum möglich, den „Stammbaum“ eines Architypus bildlich in nur einigermaßen befriedigender Form darzustellen; ich unterlasse es desshalb, obgleich es zur Orientirung des Lesers beitragen würde.

herbeizuziehen. Ich will dies hier durch Anführung eines wichtigen Satzes aus Koken's Werk: „Die Vorwelt“ um so lieber thun, als ich dadurch auf einen neuen Gesichtspunkt in der Betrachtung der Archegoniaten und überhaupt der Architypen hingeführt werde. „Das System der Zoologen (heisst es p. 69) unterscheidet neun Hauptabtheilungen in der Thierwelt, deren jede einen ‚Typus‘ (ich würde sagen Architypus) für sich bildet und gegenwärtig¹⁾ nicht durch Uebergänge mit den anderen verbunden ist. Diese Typen müssen sich sehr frühe von einander getrennt haben, denn auch die ältesten palaeontologischen Funde zeigen sie unvermischt, mit anscheinend einer Ausnahme, welche den höchsten Typus der Wirbelthiere betrifft. Ein Beweis der Nichtexistenz liegt aber nicht vor und kann auch nie geführt werden. Wahrscheinlicher ist sogar, dass auch dieser Typus schon abgezweigt war.“ — Und weiter p. 83: „Da schon im Untersilur Fischreste vorkommen, können wir den Satz aussprechen: Schon in den ältesten Zeiten, aus denen wir Urkunden in Gestalt von Fossilien besitzen, waren sämmtliche grosse Kreise (Architypen) der Thierwelt vertreten und zum Theil in mehrere Gruppen gespalten.“²⁾

Wollten wir diese Sätze auf das Pflanzenreich anwenden, so würden wir uns auf den Architypus der Archegoniaten beschränken müssen, da von den andern Architypen aus der palaeozoischen Zeit zu wenig Sicheres bekannt ist, aber was den Anschluss der Wirbelthiere an die archaischen Formen der übrigen Thierwelt betrifft, so könnten wir etwas ähnliches betreffs der Angiospermen sagen. Auch diese sind in ihren Uranfängen gewiss viel älter, als die fossilen Funde erkennen lassen, denn, wie auch Koken andeutet, müssen wir den ersten Ursprung zumal hochdifferenzirter Formen weit zurücklegen hinter die Zeit, aus welcher ihre Reste gefunden wurden, weil wir im Allgemeinen sehr lange geologische Zeiten voraussetzen müssen, welche zur Abzweigung neuer secundärer Typen nöthig waren und wenn daher so hoch differenzirte Formen, wie die Isoeten und Salvinien von den Autoren erst in der Tertiärzeit angegeben werden, so dürfen wir wohl erwarten, dass sie schon während der mesozoischen Periode oder noch viel früher sich am Stammbaum der Archegoniaten entwickelten und dies um so mehr, als die grossen Repräsentanten

1) Nach meiner Ansicht auch niemals sein konnte!

2) Bei der hergebrachten Nomenclatur der grossen Pflanzengruppen wäre es ganz unmöglich, die entsprechenden Anschauungen für das Pflanzenreich ebenso elegant und kurz zu formuliren.

der heterosporischen Lycopodinen und der Farne schon im Carbon massenhaft existirten. Ueberhaupt ist es höchst merkwürdig, dass alle für die palaeontologische Conservirung geeigneten Repräsentanten des ganzen Architypus der Archegoniaten und zwar sogar in ihren höchsten Organisationsformen schon im Carbon die Hauptmasse der Vegetation darstellten und dass alle wichtigeren morphologischen Abzweigungen dieses Stammbaums bereits damals existirten, nicht nur die typischen Farne mit den Initialformen der Hymenophyllaceen, sondern auch die Abzweigungen der Marattiaceen, Ophioglossen, Cyatheaceen, ebenso die typischen Lycopodinen mit den heterosporischen Selaginellen und ihren ausgestorbenen baumförmigen Verwandten, den Sigillarien, Lepidodendron, Cordaiten u. s. w., ja die jetzt auf eine Gattung beschränkten Equisetinen waren im Carbon durch verschiedene hoch differenzirte, vielleicht sogar heterosporische Formen vertreten. Auch die Coniferen begannen schon damals die Herrschaft in der Baumwelt zu begründen. Wenn wir also absehen von den ihrer Zartheit wegen nicht conservirungsfähigen einfachsten Urformen (etwa Coleochaeten), so hatte der Gestaltungstrieb in dem Architypus der Archegoniaten sich schon im Carbon nach allen Seiten hin bethätigt, sozusagen alle seine Talente bereits entfaltet, so dass seit dieser undenklich langen Zeit kein neuer sekundärer Typus von Archegoniaten mehr zum Vorschein gekommen zu sein scheint, vielmehr sind zahlreiche morphologische Gipfformen und Verbindungsglieder für alle Ewigkeit verloren gegangen, denn von einer zweiten Entstehung kann aus Gründen, die ich später erörtern will, keine Rede sein.¹⁾

Sonderbarer Weise liegt über der Entstehung der Mono- und Dicotylen dasselbe tiefe Dunkel wie über der der Wirbelthiere, zumal der Säuge-thiere. Dass sie erst in der mesozoischen Zeit gefunden werden, beweist gar nichts für einen so späten Ursprung, aber viel schlimmer ist, dass auch die morphologischen Verwandtschaftsmerkmale der Angiospermen nur ganz entfernt und bei ziemlich willkürlicher Deutung

1) Mir ist es immer merkwürdig vorgekommen, dass selbst Naturforscher die Ausrottung typischer Gestalten mit kühler Miene mit ansehen; wenn man bedenkt, dass jede organische Form ihrer phylogenetischen Entstehung nach ein historisches Ereigniss war, welches sich niemals wiederholen kann, so ist durch ihre Ausrottung eine Lücke für alle Ewigkeit in der organischen Welt verursacht, und das ist doch wohl keine Kleinigkeit, selbst wenn es sich nicht um Riesenvögel, sondern nur um mikroskopisch kleine Species handelt.

ihrer Befruchtungsorgane eben nur darauf hinweisen, dass sie möglicherweise auch dereinst aus dem Grundstock der Archegoniaten hervorgegangen sein könnten. Dazu kommen aber noch zwei einander anscheinend widersprechende Thatsachen: Ihren Sexualverhältnissen nach kann man die Angiospermen mit den heterosporischen Archegoniaten vergleichen, aber andererseits ist die ganze Ontogenese des Vegetationskörpers der Mono- und Dicotylen von der der Gefäßkryptogamen und Gymnospermen morphologisch doch sehr verschieden. Vor allem aber ist zu beachten, dass den Mono- und Dicotylen die Anfangsformen (Initialen), wie wir sie bei den Moosen und Farnen kennen, durchaus fehlen, ja wir wissen nicht einmal zu sagen, welche der vorhandenen Formen als die morphologischen Ausgangspunkte einer aufsteigenden und sich verzweigenden phylogenetischen Reihe zu gelten haben.¹⁾

Trotz alldem wird man sich doch kaum entschliessen können, die Angiospermen als einen dem gesammten Architypus der Archegoniaten gleichberechtigt gegenüberstehenden Architypus zu betrachten, vielmehr scheint die allgemein verbreitete Ansicht, dass die Mono- und Dicotylen irgendwann und irgendwo als Seitenspross der höheren Archegoniaten entsprungen sind, zunächst doch wohl das Richtige zu treffen. Aber auch hier muss ich Nachdruck darauf legen, dass die Samenbildung phylogenetisch wenig bedeutet; sie ist eine Parallelbildung bei ganz verschiedenen phylogenetischen Reihen: sowie die Cycadeen einer ganz anderen Reihe angehören, als die Coniferen trotz ihrer Samenbildung, so ist die letztere möglicherweise auch bei den Mono- und Dicotylen nur der Endpunkt, die Gipfform einer von jenen ursprünglich weit getrennten Entwicklungsreihe. Der Ausdruck „Samenpflanze“ und der noch weniger passende „Siphonogamen“ bedeutet phylogenetisch betrachtet nur²⁾, dass in drei oder vier Entwicklungsreihen ein ähnliches höchstes Ziel der Gestaltungs-

1) Man wird schwerlich annehmen wollen, dass etwa die Lemnaceen ihrer Kleinheit und Einfachheit wegen als Urformen der Monocotylen gelten könnten; solche müssten denn doch wohl ganz anders beschaffen sein.

2) Der Umfang des Begriffes Siphonogamen deckt sich genau mit dem älteren Wort „Samenpflanzen“ und scheint deshalb überflüssig. In der Samenbildung aller samenbildenden phylogenetischen Parallelreihen liegt aber das Ende einer morphologischen Geschichte, während die Bildung des Pollenschlauchs nur eine physiologische Folge der Umgestaltung des Makrosporangiums in den Knospkern ist, also nur den Werth einer correlativen Wirkung dieser Umgestaltung hat; die Ortsbewegung der Spermatozoen ist durch Wachsthumsbewegung, durch passiven Transport des generativen Kerns ersetzt.

kräfte erreicht worden ist, dass also die Gestaltungskräfte verschiedener Typen ähnliche Bahnen verfolgen und ich glaube, dass wir darin ein sehr wichtiges Ergebniss der Phylogenetik erkennen dürfen, insofern es sich dabei um ein Gesetz handelt, dem die inneren Gestaltungsursachen untergeordnet sind. Merkwürdiger Weise aber hindert dies keineswegs eine andere wichtige Thatsache, die aus der phylogenetischen Vergleichung der grossen Formengruppen im Pflanzenreich sich ergibt: dass nämlich mit zunehmender morphologischer Differenzirung die Verschiedenheit ursprünglich ähnlicher Typen zunimmt; so finden wir in der Ontogenese der archaischen Leber- und Laubmoose, wie Goebel zeigt, eine weitgehende Uebereinstimmung, wodurch uns eben die Verwandtschaft beider Gruppen enthüllt wird. Betrachten wir aber die höchst entwickelten Formen, einerseits die Gattung *Marchantia* und andererseits etwa die *Polytrichen*, so lässt sich ein grösserer Unterschied im ganzen Pflanzenreich kaum denken und nehmen wir an, dass diese Thatsache eine allgemeine ist, wofür leider die Beweise desshalb fehlen, weil uns in vielen Fällen die einfachsten Urformen der secundären oder Paratypen unbekannt sind, so können wir doch den Schluss ziehen, dass sehr hochorganisirte Formen, auch wenn sie ausserordentlich weit verschieden von einander sind, wie etwa die *Equiseten*, *Cycadeen* und *Coniferen* (auch *Genetaceen*), doch aus ähnlichen Urformen von sehr einfacher Art entsprungen sein können und *einem* Architypus angehören. Uebrigens ist es wohl gut, hier zu erwähnen, was schon früher hätte geschehen sollen, dass nur die Architypen mit sehr einfachen, kleinen Formen anzufangen brauchen; die Initialen der secundären oder Paratypen dagegen hängen davon ab, an welcher Stelle des Stammbaums sie entsprungen sind; ist dies sehr tief unten am Grundstock des Stammbaums eingetreten, so werden auch die Initialen der Seitenreihe, d. h. eines Paratypus sehr einfach organisirt sein, weil sie aus solchen hervorgegangen sind. Entsprang dagegen eine Seitenreihe, ein Paratypus hoch oben am Stammbaum, also aus morphologisch hochorganisirten Formen des Architypus, so müssen auch die Anfangsglieder oder Initialen des abgezweigten Typus schon hochorganisirt sein, was bei der Frage nach dem Ursprung der *Mono-* und *Dicotylen* wohl zu beachten wäre.

Gerade in derartigen Betrachtungen zeigt sich der ganze hohe Werth der Phylogenetik im Gegensatz zu den vulgären Auffassungen des Darwinismus, bei welchem die innere Einheit der Gestaltungskräfte innerhalb eines Architypus und selbst in letzter Instanz im

ganzen Pflanzenreich verloren geht; alle unsere Betrachtungen haben mit Selection und Adaptation und Zweckmässigkeit ebensowenig zu thun wie etwa das natürliche System der chemischen Elemente und wie dieses einen tiefen Einblick in das Wesen der Materie vorbereitet, so gewinnt auch die causale Erforschung der organischen Gestaltungen erst durch die Phylogenese eine sichere Grundlage.

Ausser dem in diesem § 5 Gesagten liesse sich natürlich noch recht viel Anderes aus der Betrachtung des einen Architypus der Archegoniaten ableiten, wodurch wir Auskunft über die Thätigkeit der inneren Gestaltungsursachen oder der Automorphose gewinnen könnten; indessen scheint es besser zunächst andere Architypen aufzusuchen, nachdem wir an den Archegoniaten das Schema eines solchen kennen gelernt haben.

§ 6. Nachdem nun der Begriff und das Schema eines Architypus an dem bestbekanntesten aller Architypen festgestellt ist, kann der Versuch gemacht werden, auf Grund der vorliegenden Litteratur noch andere derartige phylogenetische Verwandtschaftsgruppen aufzustellen.

Da zeigt sich nun sogleich, dass neben den Archegoniaten, denen wir nach dem oben Gesagten vorläufig auch die Angiospermen als einen Seitenast anschliessen, nach herkömmlicher Methode nur noch die sogenannten Thallophyten übrig bleiben, also die Algen und Pilze (mit den Flechten). Diese Klassen haben jedoch keinen phylogenetischen Werth oder Sinn; es sind biologische, nur physiologisch definirbare Gruppen, innerhalb deren eine ganze Reihe morphologisch selbständiger, unter sich gar nicht verwandter Architypen mit ihren Zweigtypen sich verbergen; man ist nicht im Stande, sämmtliche Algen durch eine nur auf morphologische Merkmale gestützte Diagnose zu charakterisiren, oder von einer Initialform ausgehend, einen Stammbaum für sämmtliche Algen zu construiren. Denken wir uns etwa im Thierreich die Stämme der Protozoen, Coelenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken in eine „Klasse“ vereinigt, so hätten wir ein ähnliches Sammelsurium, wie das, was man Algen nennt, und noch schlimmer steht es mit den Pilzen. — In jeder dieser beiden Abtheilungen finden wir zahlreiche, äusserst einfache Formen, an welche sich, in verschiedenen morphologischen Richtungen auseinandergehend, höher organisirte anschliessen bis für jede Reihe Gipfformen mit einer, nur für diesen Typus giltigen höchsten morphologischen Differenzirung auftreten; es sind also zunächst unter dem Ausdruck „Algen“ (von den Pilzen rede ich später) eine Anzahl verschiedener Architypen vereinigt, die untereinander nur durch ihren

Hydromorphismus und seine physiologischen formativen Reizwirkungen weitgreifende Aehnlichkeiten besitzen, dagegen morphologisch nichts mit einander zu thun haben; der Architypus der Brauntange (Phaeophyceen) ist von dem der Rhodophyceen (Florideen) ebenso radical verschieden, wie von den Archegoniaten; bei Letzteren kommt der Hydromorphismus nur vereinzelt vor, bei den Braun- und Rothtangen ist er fast ausnahmslos vorhanden; dies beweist aber nichts für ihre Morphologie und Phylogenie.

Die Namen Thallophyten, Algen, Pilze wird man natürlich in der botanischen Alltagssprache kaum entbehren können, man darf aber (wie schon früher gesagt) den damit bezeichneten Gruppen keinen phylogenetischen Werth beilegen. Bewährt sich die von vielen Botanikern getheilte Ansicht, dass die Coleochaeten als das unterste jetzt bekannte Glied der Archegoniaten zu betrachten sind, so ist damit ohnehin schon eine Bresche in die Umgrenzung der „Algen“ gelegt.

Es ist interessant, hier wahrzunehmen, wie die ältere sog. „natürliche“ Systematik, die sich um Phylogenie nicht kümmerte, doch wirklich natürliche, d. h. phylogenetische Gruppen geschaffen hat, in denen wir nur verhältnissmässig unbedeutende Veränderungen der Nomenclatur anzubringen haben, um den wahren Sachverhalt darzustellen. Freilich wird die neue Auffassung wohl ebenso eifrige, selbst fanatische Gegner finden, wie seinerzeit die von de Bary entdeckte Symbiose der Algen und Pilze, wodurch die Flechten ihren Rang als besondere „Klasse“ einbüssten und als biologische Form erkannt wurden. Ich habe schon in meinen „Vorlesungen“ darauf hingewiesen (1882), dass die von dem Habitus der Pilze und Algen so auffallend verschiedene Form der Flechten im Wesentlichen nur eine Photomorphose ist,¹⁾ ebenso wie die Blattbildung der höchst differenzierten Brauntange, Moose, Prothallioten und Angiospermen ursprünglich auf Photomorphose zurückzuführen ist, ohne dass diese formative Reizwirkung grösseren Werth für die Aufstellung der Architypen hätte; unter den formativen Reizwirkungen und Mechanomorphosen kommen ja viele derartige Fälle von Parallelismus vor, die mit der Phylogenie nur wenig zu thun haben.

Vielleicht war diese kurze Abschweifung nicht ganz überflüssig, weil sie dazu beitragen kann, die Beziehungen der inneren Gestaltungsenergie oder Automorphose einerseits und andererseits der forma-

1) Dies etwas ausführlicher in „Vorlesungen“, II. Aufl. 1887, p. 521 und betreffs des allgemeinen Gesetzes in meiner Notiz VIII, Flora 1894 p. 232.

tiven Reizwirkungen und Mechanomorphosen in ihren Beziehungen zur Phylogenese klar zu legen und den von mir in diesem Sinne vertretenen Dualismus der Gestaltungsursachen auch hier gelegentlich geltend zu machen.

Die neueren Bearbeitungen der Brauntange und Florideen lassen keinen Zweifel, dass jede dieser beiden Gruppen einen Architypus im Sinne der Archegoniaten darstellt. Dass hier mit den morphologischen Merkmalen ein so rein physiologisch scheinendes Merkmal, wie die Rothfärbung der Florideen, die Braunfärbung der Phaeophyceen und blaugrüne Färbung der Cyanophyceen mit dem phylogenetischen Typuscharakter verbunden ist, ist vielleicht von tieferer phylogenetischer Bedeutung, als man gewöhnlich glaubt; hier aber ist kein Ort, dies näher zu beleuchten. — Dagegen ist es ganz gewiss ein arger Missgriff, die anderen Algen als „Chlorophyceen“ jenen Gruppen wie einen Typus gegenüberzustellen; diese Eintheilung hat phylogenetisch ungefähr denselben Werth, wie wenn man alle apochlorotischen (nicht chlorophyllhaltigen) Phanerogamen als eine natürliche Abtheilung den grünblättrigen gegenüberstellen wollte. In den „Chlorophyceen“ der Systematiker stecken eben mehrere Architypen, deren jeder den morphologisch phylogenetischen Werth der Archegoniaten, Florideen, Phaeophyceen u. s. w. besitzt. Doch ist es bei dem gegenwärtigen Zustande der Algenforschung kaum möglich, die Architypen aus dem Wirrwar der Chlorophyceen herauszufinden.

Indessen, selbst auf die Gefahr hin, missverstanden zu werden, möchte ich doch sagen, dass ich die Siphoneen als einen Architypus betrachte im Sinne der Archegoniaten; dass ich denselben hohen phylogenetischen Rang auch den Conjugaten (inclusive der Bacillariaceen) einräume; bei den Siphoneen findet Wachstum und Differenzierung des Körpers, die ganze Ontogenese ohne das der Pflanzenwelt sonst eigene innere Zellwandgerüste¹⁾ statt, — wogegen die ganze Gestaltungsenergie der Conjugaten sich in der einzelnen Zelle und besonders in den Theilen der Energide (Protoplasma, Chromatophoren u. s. w.) aber auch in der Form der Zellwände concentrirt, ohne dass erhebliche, morphologisch werthvolle Gestaltungen aus besonders differenzirten Zellcomplexen auftreten. — Ich denke doch, diese, die Grundpfeiler der gesammten Morphologie betreffenden Merkmale, würden hinreichen, die Siphoneen und die Conjugaten einander selbst,

1) Es hat nichts zu bedeuten, wenn gelegentlich in einer Vaucheria einige Querwände entstehen.

und den übrigen Architypen als selbständige morphologische und phylogenetische Gruppen entgegen zu stellen. An einer grossen Mannigfaltigkeit der Zweigtypen fehlt es dabei nicht und vor Allem beginnt der Architypus der Siphoneen, ebenso wie der der Conjugaten mit höchst einfachen Gebilden, um sich schrittweise und zugleich mit divergirenden Reihen zu den höchstorganisirten Formen emporzuschwingen.¹⁾

Die Characeen würden rein morphologisch betrachtet wohl einen Architypus darstellen; doch fehlen die einfachsten Formen, die den Typus schon deutlich erkennen lassen, aber viel einfacher organisirt wären als die Nitellen. Entweder haben derartige Initialen gelebt und sind ausgestorben, dann hätten wir an den Genannten den Ueberrest eines Architypus; oder aber solch einfache Gestalten haben nicht existirt und dann hätten wir an den Charen einen secundären, abgezweigten Typus, der als solcher ja (wie die Archegoniaten z. B. an den Gnetaceen lehren) mit hochorganisirten Gestalten anfangen kann, wenn er hoch oben an einem Stammbaum aus hochdifferenzirten Formen entstanden ist. Das bleibt nun für die Characeen einstweilen unentschieden. Aehnlich dürften die Dinge bei den Oedogonien liegen, die aber doch vielleicht tief unten am Wurzelstock der Archegoniaten oder mit diesen aus gleicher Urform entstanden sind.

Noch unsicherer ist für unsere Betrachtungen der Boden, wenn wir uns an die Volvocineen, Protozoocaceen, Ulothrichecn und Sphaero-

1) Die Einordnung der Siphoneen und Conjugaten als „Familien“ in die Ordnung der Chlorophyllaceen zeigt, wie schädlich eine schlechte, auf falschen Grundlagen beruhende Nomenclatur ist. Sie wurden als „einzellige“ Pflanzen zusammengefasst, weil man sich früher von dem unrichtig definirten Begriff Zelle irre leiten liess. Dass die Conjugaten „einzellig“ sind, ist ja richtig; aber die Siphoneen haben überhaupt keinen „cellulären“ Bau im herkömmlichen Sinne, wie ich seit 20 Jahren schon vielfach geltend gemacht habe. Die beiden fraglichen Typen stehen einander wie Antipoden gegenüber, aber weil man den Siphoneenschlauch für eine „Zelle“ hält, bezeichnet man sie als „einzellige“ Pflanzen. Dazu kommt noch, dass diese „einzelligen“ Pflanzen Unterabtheilungen einer Gruppe sein sollen, die keinen phylogenetisch-morphologischen Stammbaum hat, nämlich der „Algen“, die man mit Unrecht als einen Architypus auffasst. Dass bei den verschiedenen Algenabtheilungen ungeschlechtliche Sporen, Gameten, Eizellen mit Spermatozoen wiederkehren, beweist nicht, dass sie eine phyletische Gruppe bilden, sondern, dass in den verschiedenen phyletischen Gruppen der Algen diese Formen der Fortpflanzung als Parallelbildungen wiederkehren, ähnlich wie der Generationswechsel bei den verschiedenen grossen Paratypen der Archegoniaten wiederkehrt, bis er bei den Gymnospermen scheinbar verschwindet; es handelt sich aber um Parallelbildungen bei den Architypen der „Algen“, während der Generationswechsel der Archegoniaten als architypisches Merkmal aufzufassen ist.

pleen mit der Frage wenden, wo hier etwa ein Architypus sich aus den vielen kleinen, meist einfach organisirten Gruppen herausheben liesse. Vielleicht haben wir da die Anfangsglieder zahlreicher Architypen, die aber eine höher fortschreitende Entwicklung nicht erfahren haben, denen sozusagen das Talent zu höherem Aufschwung der Gestaltung fehlte. So ungefähr kann man sich die Sache betreffs der Cyanophyceen oder allgemeiner: der Schizophyceen denken; auch diese haben es in ihrer phylogenetischen Vervollkommnung nicht weiter gebracht, als bis zu den Rivularien, die man wohl als die Gipfformen ihres Stammbaumes betrachten darf. Hier, bei den Cyanophyceen aber liegt die Sache doch für unsere Nachforschung insoferne günstiger, als die bekannten wenigen Formen unter sich nicht nur unzweifelhaft nahe verwandt, sondern auch so beschaffen sind, dass sie eine aufsteigende Formenreihe bilden, in welcher von den Gloeocapsen aufwärts durch die Nostoc und Nodularien empor bis zu den Rivularien (unter Abgabe einiger Divergenzreihen) eine zunehmende morphologische Vervollkommnung leicht zu erkennen ist, so dass alle wesentlichen Merkmale eines Architypus in der kleinen Gruppe zu erkennen sind; und gerade so, wie es die Systematiker bei der Aufstellung einer natürlichen Familie als irrelevant ansehen, ob dieselbe nach ihrer morphologischen Abgrenzung sehr wenige oder sehr viele Formen umfasst (man vergl. z. B. die formenarme Abtheilung der Hydrocharideen und die artenreiche der Gräser), ebenso ist dies auch für die Charakteristik einer Formengruppe nöthig, wenn es darauf ankommt, sie als einen Architypus zu erkennen.

Man wird nicht verlangen, dass ich die von mir genannten Architypen mit morphologischen Diagnosen versehe; das würde den Zweck und Raum dieser Notiz weit überschreiten; Botanikern von Fach sind die betreffenden Thatsachen ohnehin bekannt und bei ihnen kann es sich nur darum handeln, ob sie ohne Vorurtheil und ohne Befangenheit auf meine Vorstellungen eingehen und durch eigene Gedankenarbeit fördern wollen. Zoologen, die sich etwa dafür interessiren, werden in den besseren neuen Lehrbüchern die Charakteristik der grossen „Klassen“, um die es sich hier allein handelt, finden und meine Darlegungen darnach beurtheilen können.¹⁾

Als Resultat des in § 6 Gesagten betrachte ich die Aufstellung folgender Architypen, deren Zahl jedenfalls grösser wäre, wenn wir über

1) Speciell verweise ich hierzu auf De Bary's ausgezeichnete, mancherlei Anklänge an meine Auffassung enthaltende Darstellung in § 32—34 in seinem Werk: „Vergleich. Morphol. u. Biol. der Pilze“ (1884).

die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Chlorophyceen-Gruppen besser unterrichtet wären. Diese Unsicherheit hat für meinen Hauptzweck wenig zu bedeuten; soweit ich die Architypen dazu benutze, morphologische, phylogenetische Folgerungen zu ziehen, zumal die Existenz und Bedeutung der inneren Gestaltungsursachen im Pflanzenreich, die Thätigkeit der Automorphose zu erkennen, brauche ich mich nur an das Feststehende in der vorausgehenden Darlegung zu halten.

Diejenigen Gruppen, die ich mit genügender Sicherheit in diesem Sinne als Architypen betrachte, sind also folgende:

1. Cyanophyceen (mit den Schizomyceten als Schizophyten),
2. Phaeophyceen,
3. Rhodophyceen (Florideen),
4. Conjugaten (incl. Bacillariaceen),
5. Siphoneen,
6. Archegoniaten, an die sich die Mono- und Dicotylen als grosse Abzweigungen anschliessen.

Diese Gruppen sind als morphologische und phylogenetische unter sich gleichwerthig, d. h. eben Architypen. Dass sich unter den sehr einfachen Chlorophyceen wahrscheinlich noch die Anfänge von Architypen finden werden, wurde schon gesagt.

Man wird hier zunächst die Pilze vermissen, deren Gesamtheit man nach der jetzt herrschenden Anschauung wohl als einen Architypus genannt zu sehen erwartet haben mag. — Ich habe mich gegen diese Auffassung schon 1874 in der 4. Auflage meines Lehrbuchs ausgesprochen, aber wenig Anklang gefunden, vorwiegend wohl, weil ich damals (vor 22 Jahren) mir selbst noch nicht ganz klar war über die phylogenetischen Beziehungen im Pflanzenreich überhaupt und ferner, weil damals die Ontogenie der verschiedenen grossen Pilzgruppen,¹⁾ zumal auch die Bedeutung der Schwärmosporen, ihre phylogenetische Beziehung zu den verschiedenen Formen der Sexualzellen noch nicht klargelegt war. Deshalb mussten die von mir aufgestellten phyletischen Reihen und Divergenzen im Einzelnen mangelhaft ausfallen; zumal der polyphyletische Ursprung der Pilze aus verschiedenen „Algentypen“ konnte nur mangelhaft durchgeführt werden. Als daher mein Freund G o e b e l den morphologisch-systematischen Theil meines Lehrbuches 1882 neu bearbeitete, hielt er sich an die herrschende Auffassung der Pilze als eines einheitlichen monophyletischen Archi-

1) De B a r y's grundlegendes Werk: „Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze“ erschien leider erst 10 Jahre nach der 4. Aufl. meines Lehrbuches von 1874.

typus, wobei ich mir jedoch gesprächsweise vorbehielt, meine polyphyletische Ansicht später wieder geltend zu machen.

Dies will ich nun hier in aller Kürze thun, nicht um Recht zu behalten, sondern weil meine polyphyletische Ansicht von den Pilzen einige allgemeine Folgerungen gestattet, die mir für die Phylogenetik überhaupt nicht unwichtig scheinen.

Als Einleitung muss ich zunächst die für das Pflanzenreich überall wichtige Bedeutung des Chlorophylls hervorheben. Dass die materielle und energetische Grundlage der gesammten organischen Welt in der Thätigkeit des Chlorophylls liegt, dass durch dieses allein unorganische Materie in organische verwandelt wird, darf als eine der wichtigsten und festesten Grundlagen der Wissenschaft gelten. Daraus folgt aber, wenn wir uns fest an die Thatsachen halten, dass die ersten Organismen grüne Pflanzen, d. h. chlorophyllhaltige Energiden gewesen sein müssen; denn selbst wenn man annehmen wollte, dass die erste Entstehung der Organismen ohne sofortige Mitentstehung des Chlorophylls stattgefunden habe, so wäre doch unerklärlich, wie nun das farblose Gebilde sich ernähren, wachsen und fortpflanzen sollte. Bei den früher so oft angestellten Experimenten und theoretischen Erwägungen über *generatio spontanea* wurde dieser Gesichtspunkt vernachlässigt, so dass das Ergebnis schon deshalb immer negativ ausfallen musste. — Zu demselben Resultat führt die weitere Thatsache, dass alle nicht chlorophyllhaltigen [apochlorotischen¹⁾] Pflanzen von organischen Stoffen, also kohlehaltigen Verbindungen, sich nähren, wie die Thiere. Steht das nun fest, so folgt, dass die Urpflanzen keine Pilze gewesen sein können, dass sie vielmehr, gleich den sonstigen apochlorotischen Pflanzen, aus grünen Formen entstanden sein müssen; für die nicht grünen Phanerogamen zweifelt auch Niemand daran, um so weniger, als die verschiedenen, phylogenetisch einander fremden Gruppen der phanerogamischen Schmarotzer und Saprophyten sich leicht als Abkömmlinge bestimmter chlorophyllhaltiger Blütenpflanzen darstellen; es würde keinem Botaniker einfallen, die Cuscuteen von den Convolvulaceen zu trennen und sie mit den Orobanchen in eine Gruppe zu stellen, bloss weil sie kein Chlorophyll enthalten und deshalb keine Laubblätter besitzen u. s. w.

1) So wie man mit dem Ausdruck „apogam“ den Fall bezeichnet, dass Pflanzenarten, die ursprünglich functionirende Sexualorgane besaßen, diese später verloren haben, möchte ich die nicht chlorophyllhaltigen Pflanzen, die ja sicher von grünen abstammen, der Kürze wegen als apochlorotische bezeichnen.

Gerade das Letztere thut man, wenn man die Pilze in ihrer Gesamtheit als eine natürliche Gruppe, als einen Architypus den anderen Pflanzen, zunächst den Algen gegenüberstellt. Die Pilze können nicht als ein Architypus gelten, weil sie als apochloroten nothwendig von grünen Pflanzen abstammen müssen, also nur einen Zweigtypus oder mehrere Zweigtypen chlorophyllhaltiger Architypen darstellen. — Aber vielleicht könnte man denken, die einfachsten Pilze seien selbständig entstanden, als bereits durch die lange fortgesetzte Lebensthätigkeit grüner Pflanzen also durch „Humusansammlung“ die Möglichkeit ihrer Ernährung vorhanden war, worauf dann auch die eigentlich parasitischen sich aus jenen herausbilden konnten.

Einer solchen Annahme steht aber wieder die Thatsache entgegen, dass gewisse Pilzgruppen bestimmten Algengruppen durch ihre morphologischen Merkmale so nahe stehen, wie es nur möglich ist, wenn man von den durch das Chlorophyll eo ipso gegebenen Eigenschaften und ihren morphologischen Folgen absieht.

Hält man diese zuletzt genannte Thatsache nun fest, so zeigt sich aber, dass die Pilze eine Anzahl typischer unter sich verschiedener, phylogenetisch vielfach divergirender Reihen darstellen, von denen jede mit sehr einfachen kleinen Formen beginnt und sich zu grossen hochdifferenzirten aufschwingt, wie es bei den grossen phylogenetischen Gruppen überall vorkommt. — Diese phylogenetischen Pilzreihen entspringen aber ganz offenbar nicht aus *einer* Initialform, sondern schon die einfachsten Initialen der verschiedenen Pilzreihen tragen deutlich den Charakter oder Typus, der jede Reihe von unten bis oben beherrscht; man beachte nur die einfachsten Ascomyceten, Basidiomyceten, Phycomyceten. — Dazu kommt nun endlich, dass, wenn man die biologischen Eigenschaften beiseite lässt, die aus der Apochlorose, der Hydromorphose, dem Parasitismus u. s. w. folgenden formativen Wirkungen nicht beachtet, dass dann die rein morphologischen Merkmale dieser Pilzreihen vielfach auf das Engste sich bestimmten Algentypen anschliessen und zwar sogar verschiedenen Architypen, die ich unter den Algen annehme. Um es kurz zu sagen, meiner Ansicht nach sind die verschiedenen Pilzreihen nur ebenso viele apochlorotische Abzweigungen verschiedener algologischer Architypen und Paratypen, ebenso wie die phanerogamischen Apochloroten aus sehr verschiedenen Typen grüner Phanerogamen entstanden sind.

Von specielleren Beweisen muss ich hier natürlich absehen, auch wird jeder mit den Pilzen und Algen hinreichend bekannte Botaniker

das Gesagte sich zurecht legen können. Es genügt, darauf hinzuweisen, dass folgende phylogenetische Beziehungen sich darbieten:

von den Cyanophyceen sind die Schizomyceten abzuleiten; der ganze Architypus als Schizophyten zu bezeichnen, wie dies längst vielfach geschieht;

von den Rhodophyceen sind die Ascomyceten (oder wenigstens die Discomyceten) abzuleiten, worauf vorwiegend die Procarpien beider hinweisen ¹⁾;

von den Siphonoeen sind sehr wahrscheinlich die Phycomyceten entsprungen.

Wie es mit den Basidiomyceten, Uredineen, Ustilagineen und Chitridieen steht, wage ich nicht zu beurtheilen. Für meinen Zweck genügt es, wenn die drei genannten Gruppen den polyphyletischen Ursprung der Pilze beweisen.

Was die Myxomyceten betrifft, die ich doch am ehesten mit den Pilzen in Verbindung bringe, so muss ich sie nach dem vorhin Gesagten ebenso, wie die echten Pilze, nicht für Urformen, sondern für rückgebildete halten.

Auf einen recht auffallenden Unterschied der Pilze von den phanerogamischen Apochloroten soll schliesslich noch hingewiesen werden. Die Letzteren bilden meist kleine Formengruppen innerhalb bestimmter, sonst grünblättriger Familien und tragen die morphologischen Merkmale dieser noch deutlich an sich, d. h. die zuerst abgezweigten apochloroten Formen hatten nur einen sehr geringen Gestaltungstrieb. ²⁾ Ganz anders bei den Pilzen. Abgesehen von den Schizomyceten, die nur äusserst geringe morphologische Verschiedenheiten unter sich und von den Cyanophyceen darbieten, haben sich die einfachsten Urformen der Ascomyceten, Phycomyceten und Basidiomyceten selbständig in enormer Mannigfaltigkeit weiter gestaltet und selbständig eine enorme Höhe der Differenzirung erreicht; man braucht nur an die Tuberaceen, Aecidiomyceten, besonders aber an die Phalloideen ³⁾ zu denken! Besonders letztere können es an

1) Soweit ich privatim unterrichtet bin, war sowohl De Bary wie Schmitz dieser Annahme zugeneigt.

2) Was besonders bei den „Halbschmarotzern“, wie den Rhinanthaceen, hervortritt. Diese lehren zugleich, dass die Apochlorose als Wirkung und Folge des Parasitismus, nicht aber dieser als Folge der Apochlorose aufgetreten ist. Man vergleiche neben den Arbeiten von Solms-Laubach und Koch besonders die Monographie der Euphrasien von v. Wettstein (1896).

3) Ed. Fischer, „Unters. zur vergl. Entw.-Gesch. der Phalloideen“, Neue Denkschr. Bd. 32, und Möller, Brasilische Pilzblumen, Jena 1895.

Grossartigkeit der Gestaltungsvorgänge mit den höchst differenzierten Blütenpflanzen aufnehmen, nur muss man nicht eine Blüthe an sich schon als den Gipfel *aller* pflanzlichen Vollkommenheit ansehen oder ein Gefässbündel für ein Zeichen edler Abstammung gelten lassen. Das sind Irrthümer, die uns den freien Einblick in das Walten der Gestaltungskräfte und in das Wesen der Phylogenese trüben; jeder Architypus und selbst jeder grosse Zweigtypus hat seine eigene Morphologie, wenn ich so sagen darf, und kann auf seine eigene Art, ohne seinem typischen Charakter untreu zu werden, hohe Vollkommenheit erreichen; gerade darin liegt das Wesen der Phylogenese und spricht sich die Selbständigkeit der Typen, besonders der Architypen, aus; wenn man aber die wunderbare Organisation einer Dictyophora phalloidea mit dem morphologischen Maassstabe messen will, den wir uns an den Blütenpflanzen construiert haben, dann finden wir dort freilich nur Unvollkommenheiten und Negationen. Und was weiss endlich die Selectionslehre und die Anpassungstheorie mit diesen Dingen anzufangen?

§ 7. Bevor ich nun im nächsten Paragraphen versuche, einige allgemeine Folgerungen aus der Vergleichung der verschiedenen Architypen und ihrer Paratypen zu ziehen, halte ich es für angezeigt, noch einige Vorschläge zur Nomenclatur zu machen.

Innerhalb einer typischen oder architypischen Gruppe kann man unterscheiden zwischen den Gliedern einer aufsteigenden Formenreihe und den unter sich divergirenden Reihen. Eine aufsteigende Formenreihe haben wir z. B. wenn wir von den Lycopodien durch die heterosporischen Selaginellen zu den Sigillarien und Abietineen gelangen oder von den Ectocarpen zu den Fucaceen u. s. w. Die Glieder einer solchen Reihe könnte man füglich als die phylogenetischen oder vorläufig wenigstens morphologischen „Gradienten“ bezeichnen, um einen kurzen Ausdruck zu haben.

Vergleicht man dagegen die Verschiedenheit zweier Reihen, die von ähnlichen Anfangsformen ausgehend, jede für sich zunehmende morphologische Fortbildung verrathen, so hat man divergirende Reihen oder einfacher „Divergenten“, die als Zweige gleichen Ursprungs am Stammbaum eines Architypus auftreten. So könnte man z. B. die Marsilien, Salvinien und Cycadeen als Divergenten der Farnengruppe bezeichnen; ebenso wären die Taxineen, Abietineen, Cupressineen die Divergenten einer aus den Lycopodinen hervorgegangenen Urform.

Hält man ferner den bisher entwickelten Begriff eines Architypus fest, so erscheint es, wie schon oben erwähnt, wünschenswerth, einen

Namen für diejenigen typischen Gruppen zu haben, die bei dem Schema des Stammbaums (oder überhaupt eines verzweigten Pflanzenstockes oder Haeckel'schen Bions) als Zweige sich darstellen; zwar genügt allenfalls der Ausdruck: Zweigtypen, an denen wieder solche 1., 2. u. s. w. Ordnung zu unterscheiden wären; doch würde es für die internationale Nomenclatur sich vielleicht empfehlen, wie oben bereits geschehen, das Wort Paratypen zu brauchen, welches den Sinn des Schemas auch wohl besser wiedergibt. So wären z. B. die Moose und Gefäß-Kryptogamen (überhaupt die Prothallioten) als Paratypen des Architypus der Archegoniaten zu bezeichnen. Der Ausdruck Paratypus soll die Beziehung einer morphologischen Gruppe zum Architypus bezeichnen; es leuchtet aber nach dem Vorigen ein, dass die verschiedenen Paratypen unter sich als Divergenten auftreten können.

Wichtiger als diese Unterscheidungen dürfte aber der Begriff der Parallelbildungen sein, weil er einen gewissen Gegensatz zu dem der Verwandtschaften darstellt. Das Wort selbst ist ja schon vielfach in der Litteratur gebraucht worden, ich wüsste aber nicht, dass der Begriff jemals genau definirt worden wäre. Ich verstehe unter Parallelbildungen oder einfach „Parallelen“ solche Gestaltungen, die, ohne unter sich phylogenetisch verwandt zu sein, also bei verschiedenem Ursprung, doch wesentliche Aehnlichkeiten besitzen, und zwar kann dies auf zweierlei Weise geschehen: der Parallelismus kann 1. ein habitueller oder physiologischer oder biologischer sein — oder aber 2. er ist morphologischer Natur.

Der habituelle Parallelismus¹⁾ liegt in der Aehnlichkeit der äusserlichen Erscheinung, ohne dass die morphologischen Merkmale entsprechende sind; in letzter Instanz beruht er auf der formativen Wirksamkeit äusserer Reizmittel. Daher sind alle Photomorphosen unter sich, viele Barymorphosen und besonders viele Hydromorphosen unter sich habituelle Parallelen; noch mehr aber wirkt ein ganz zufälliges Zusammentreffen verschiedenster Mechano-morphosen, formativer Reizwirkungen und Adaptationen dahin, physiologische Parallelen zu erzeugen, die unter Umständen selbst eine Art Mimikry hervorrufen können. So ist z. B. die *Rosa berberidifolia* durch die Art ihrer Sprossform, Verzweigung, Blattumrisse und Stel-

1) Der Unterschied von habituellem oder biologischem und morphologischem Parallelismus tritt besonders deutlich hervor in Goebel's „Pflanzenbiologischen Schilderungen“, zumal bei den biologischen Gruppen der Succulenten und der Wasserpflanzen u. a.

lung der Stacheln der normalen Habitusform der meisten Berberisarten so ähnlich, dass selbst ein geübtes Auge sich täuschen lässt, bis genaue Besichtigung den wahren Sachverhalt zeigt und die gänzliche Verschiedenheit des morphologischen Charakters und somit der phylogenetischen Abstammung erkennen lässt. Ebenso gleicht das blühende *Geranium triste* in seinem Habitus manchen Umbelliferen mit zersprungenen Merikarprien so sehr, dass ich oft an einem Exemplar vorüberging, ohne zu bemerken, was ich in einiger Entfernung sah, bis sich die Mimikry bei näherem Zusehen herausstellte. An den habituellen Parallelismus mancher succulenten Euphorbien mit manchen Cacteen brauche ich nur zu erinnern. Dass ich die Blattbildung in den verschiedenen Architypen und Paratypen, bei den Brauntangen, Florideen, Siphoneen (*Caulerpa*), den Moosen, Prothallioten und Angiospermen nur für parallele Photomorphosen halte, habe ich schon in Notiz VIII ausgesprochen; die Blattbildung wurde dadurch hervorgehoben, dass aus dünnen faden- oder stiel förmigen Gebilden durch den Lichtstrahl rechtwinkelig und quer zu dessen Richtung flächen förmige Gebilde entstehen, was auch bei den Laubflechten und am Protonema der *Tetraphis* u. a. geschieht. Ursprünglich waren dies ontogenetische formative Reizwirkungen, die aber dann mehr oder weniger erblich wurden. Zu den Parallelen gehört auch die Aehnlichkeit der „Moosblüten“ mit denen der „echten“ Phanerogamenblüthen, überhaupt die bei allen Architypen wiederkehrende dichte Zusammenstellung der Sexualorgane und Sporangien, meist mit besonderen Hüllen.

Diese Beispiele, die sich sehr vermehren liessen, werden genügen, zu zeigen, was ich unter physiologischen oder habituellen Parallelen verstehe. Doch möchte ich noch an die durch combinirte Thätigkeit der Verzweigungsform und der Cambiumbildung erzeugte Baumform bei den verschiedensten Typen der Dicotylen erinnern.

Wer die Geschichte der systematischen Botanik kennt, weiss, welchen verhängnissvollen Schaden die habituellen Parallelformen im 16., 17., 18., ja, selbst noch im 19. Jahrhundert in den Köpfen der Systematiker angerichtet haben, weil man sich immer wieder durch sie dahin täuschen liess, Verwandtschaften anzunehmen, die sich nicht durchführen liessen, weil sie der Morphologie und Phylogenese widersprachen. Jeder systematisch-botanische Unterricht sollte damit beginnen, dem Anfänger den Unterschied von physiologischem Habitus gegenüber der phylogenetischen morphologischen Verwandtschaft klar zu machen.

Für die tiefere Erforschung der Gestaltungsvorgänge, speciell der inneren Gestaltungsursachen oder Automorphosen sind die morpho-

logischen oder phylogenetischen Parallelen von ungleich grösserem Werth, besonders dann, wenn wir den Parallelismus im Werdegang der Architypen beachten, bei den verschiedenen Architypen vergleichen und dabei nicht vergessen, dass jeder Architypus von allen anderen unabhängig fortgeschritten ist, oder, um es stark auszudrücken, ein Pflanzenreich für sich bildet. Wie sehr das letztere der Fall ist, leuchtet sofort ein, wenn man sich etwa denkt, es gäbe gar keine Muscineen, deren gemeinsame Abstammung mit den Farnen von einem Urahn durch Goebel's archaische Lebermoose, Laubmoose und Trichomanesarten festgestellt sein dürfte. Gäbe es nun aber gar keine Muscineen oder, was hier dasselbe ist, wäre dieser Paratypus der Archegoniaten uns gänzlich unbekannt, so würde kein Kennzeichen der anderen Typen und Paratypen uns ahnen lassen, dass es so etwas wie Muscineen jemals gegeben haben müsse. Ebenso könnten wir uns vom rein morphologischen Standpunkt aus vorstellen, dass es ausser den Angiospermen gar keine anderen Pflanzen gäbe oder je gegeben habe; nichts würde uns verrathen, dass dies ein Irrthum sei, nur vielleicht würde ein findiger Kopf bei den Tapezellen in der Samenknospe und bei den zwei Zellkernen im Pollen stutzen und sich fragen, was diese gänzlich unnützen Dinge zu bedeuten haben.

Ich erwähne hier diese gänzliche Unabhängigkeit der einzelnen Architypen von einander desshalb mit Nachdruck, weil erst dadurch die Thatsache ihre ganze Bedeutung gewinnt, dass in allen Architypen morphologische aufsteigende Reihen vom Einfachsten bis zum Complicirtesten vorhanden sind und dass trotz der Isolirung der Architypen und Paratypen doch gemeinsame Gestaltungsregeln zu erkennen sind, die, reinmorphologischer Natur, nichts mit formativen Reizgestaltungen zu thun haben. Die Beachtung dieses Verhaltens lässt uns einen tieferen Einblick in das Walten der inneren Gestaltungsursachen und der Phylogenese thun, denn es zeigt, dass allen Architypen trotz ihrer Isolirtheit etwas Gemeinsames eigen ist; man könnte sagen, dieses Gemeinsame sei eben die Pflanzennatur, wenn damit nur etwas gewonnen wäre. Ich denke, das eben Gesagte wird sofort einleuchten, wenn man sich einige Beispiele von morphologisch phylogenetischen Parallelen ins Gedächtniss ruft. Da erinnere ich zunächst daran, dass die einfachsten Formen verschiedener Architypen und sogar verschiedener Paratypen ihre Fortpflanzung durch gleichartige und gleich grosse Gameten, etwas höher organisirte durch ungleichartige und ungleich grosse Gameten bewirken, worauf dann als letzter Schritt die Befruch-

tung einer grossen Eizelle durch ein Spermatozoid eintritt; so z. B. bei den Brauntangen, den Siphoneen. Dagegen kann es zweifelhaft scheinen, ob die Fruchtbildung der Florideen als eine Parallele zu der der Ascomyceten oder als direct architypischer Charakter aufgefasst werden darf, da meiner Ansicht nach die letzteren eben nur ein Paratypus am Architypus der Florideen sind; — unzweifelhafte Fälle von morphologischem, phylogenetischem Parallelismus bieten uns jedoch die verschiedenen heterosporischen Gruppen, welche sich aus den homoeosporischen Prothallioten hervorgebildet haben. Die ganze Art, wie sich der Sexualakt morphologisch vorbereitet und wie das sexuell erzeugte Produkt der Salvinien und Marsilien (an zwei Untertypen der Farne) entsteht, ist ein besonders klarer Fall von morphologischem Parallelismus und ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Selaginellen und Isoëten, die sich aus den homoeosporischen Lycopodinen ableiten. Dazu kommt noch, dass in allen vier Fällen der Parallelismus der beiden verglichenen Paare durchaus ähnlich verläuft. Nehmen wir nun noch dazu, dass die Samenbildung der Gymnospermen ebenfalls einen wenigstens zweifachen Ursprung haben muss, da wir annehmen dürfen, dass die Cycadeen aus dem Farntypus sich ableiten, die Coniferen aber aus einer oder vielleicht sogar aus drei Gruppen von heterosporischen Lycopodinen herzuleiten sind und dass die Gnetaceen in ihrer Samenbildung und vegetativen Histologie auf einen ähnlichen Ursprung hinweisen, so haben wir schon bei der Entstehung der Gymnospermen, je nachdem man sich den Ursprung der Cycadeen, Taxineen, Cupressineen, Abietineen und Gnetaceen zurecht legt, drei oder fünf Parallelen an den hoch differenzirten Paratypen des Archegoniatenstamms. — Nehmen wir aber mit De Bary und nach den in § 5 gegebenen Darlegungen an, dass die Angiospermen aus einem tief unten am Stammbaum des Architypus der Archegoniaten entsprungen sind oder, wie es De Bary nannte, der Hauptreihe des Pflanzenreichs angehören, so erscheint ihre Samenbildung abermals als eine Parallele zu der der Gymnospermen. Wäre der Raum einer blossen Notiz nicht so beschränkt, so liessen sich noch viele andere, zumal auch histologische Parallelen bei verschiedenen Architypen anführen; betreffs der Histologie darf wohl erinnert werden an die ungemein deutlich ausgebildeten Siebröhren im Stamm der Laminarien, besonders aber der Makrocysten, die man wohl um so mehr als einen Parallelfall morphologischer Art mit den Siebröhren der Prothallioten und Angiospermen betrachten darf, als es sich um zwei möglichst verschiedene Architypen: die Brauntange und die Archegoniaten im weitesten Sinne handelt.

Die Annahme, dass die Siebröhren in beiden Fällen nur als formative Reizwirkungen zu betrachten seien, scheint mir unhaltbar.

Indessen handelte es sich bei unseren letzten Betrachtungen mehr um eine Orientirung in der sprachlichen Behandlung der Phylogenetik; eine solche Orientirung scheint mir durchaus nöthig, wenn an die Stelle der veralteten formalen Morphologie die causale Behandlung der Gestaltungsvorgänge im Pflanzenreich treten soll.

Und besonders wichtig schien mir die Unterscheidung der physiologischen oder habituellen Parallelen von den morphologisch phylogenetischen, weil durch diese Unterscheidung gewissermassen zwei Forschungsgebiete von einander abgegrenzt werden: die physiologischen Parallelformen bei ganz verschiedenen Architypen sind zum Theil einer experimentellen Behandlung zugänglich oder lassen sich doch durch physiologische Schlussfolgerungen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf bestimmte Ursachen, auf Reizwirkungen, Correlationen, Mechanomorphosen (wie z. B. die Blattbildungen auf Photomorphe) zurückführen, was alles betreffs der morphologisch phylogenetischen Parallelen bis jetzt wenigstens nicht möglich ist; gerade in diesen letzteren gibt sich das Wirken der inneren Gestaltungsursachen zu erkennen, deren Causalverkettung mit der Selectionslehre und überhaupt dem Darwinismus unvereinbar ist, während sie zugleich die festeste Basis der wissenschaftlich durchgeführten Descendenztheorie ist.

§ 8. Zum Schluss sollen nun noch einige phylogenetische Fragen allgemeinsten Art behandelt oder wenigstens ventilirt werden.

Da drängt sich mir zuerst die Frage auf: gab es sogleich vom Anfang des organischen Lebens an Architypen in dem bisher festgehaltenen Sinne? Die Frage könnte fast müßig scheinen, wenn nicht der Gedanke berechtigt wäre, dass ja uranfänglich Formen existiren konnten, in denen die Eigenschaften der uns bekannten und noch nicht bekannten Architypen noch nicht vorhanden waren, aus denen aber gleichzeitig, d. h. in gleichen, palaeozoischen Perioden, oder nach und nach die ersten, einfachsten Grundformen der Architypen sich herausgebildet haben. Bei einem derartigen Sachverhalt würde das Dilemma von monophyletischem und polyphyletischem Ursprung des Pflanzenreichs seine Bedeutung verlieren. Allerdings scheint dem die von Koken mit Recht hervorgehobene Thatsache zu widersprechen, dass auch schon die ältesten Thierformen sich ebenso, wie die späteren, den noch jetzt lebenden Architypen einordnen, also auf eine frühzeitige Entstehung der architypischen Verschiedenheiten hinweisen, wozu noch die ebenfalls von Koken scharf betonte Thatsache

kommt, dass schon die allerältesten Repräsentanten der Architypen ihre biologischen Adaptationen besaßen und nicht etwa nur die typischen Merkmale, die wir durch Abstraction gewinnen und zur Charakteristik der Typen benutzen; d. h. es gab keine Coelenteraten oder auch keine Mollusken als solche schlechthin, sondern nur bestimmte specifisch biologisch und physiologisch ausgestattete Arten von Coelenteraten und Mollusken u. s. w. Dies entspricht meiner dualistischen Theorie der Gestaltungsprocesse, wonach jede organische Form (zunächst jede erbliche Varietät und Species) ihr Dasein dem Zusammenwirken zweier Ursachen, der inneren Automorphose und der durch äussere Eingriffe bewirkten formativen Reize verdankt. — Es ist aber die Frage, ob sich diese geistvollen Apperçus Koken's von den Thieren auf die Pflanzen übertragen lassen; denn nach meinen obigen Darlegungen müssen die einfachsten Thiere aus einfachen Pflanzen entstanden sein und da entsteht der Zweifel, ob dies vor oder nach der Entstehung der vegetabilischen Architypen stattgefunden hat; wäre letzteres der Fall, so könnten die animalen Urtypen aus verschiedenen pflanzlichen Formen entstanden sein, die als die Urformen vegetabilischer Architypen aufzufassen wären. — Man sieht aber, dass wir schon mit diesen ersten Erwägungen auf das Gebiet blosser Speculationen gerathen, wo es an festgestellten Thatsachen fehlt.

Indessen schwebt die Eingangs gestellte Frage doch nicht ganz in der Luft und braucht wenigstens nicht als irrelevant bei Seite geschoben zu werden. Es ist bekannt, dass die einfachsten Algen und Pilze in ihrer Ontogenese einer ausserordentlichen Freiheit geniessen; unbedeutende äussere Eingriffe verändern den zeitlichen Verlauf der consecutiven Gestaltungen, wofür nur an die von Woronin und Rostafinski beschriebenen Entwicklungsvorgänge von Botrydium, an die neueren Entdeckungen in der Gestaltungsfähigkeit der Saccharomyceten (nach Hansen-Kopenhagen) und zahlreiche andere zu erinnern ist. Vergleicht man damit die starre Consequenz in der Ontogenese der Prothallioten und noch mehr der Angiospermen, so muss man wohl zugeben, dass die einfachsten Pflanzenformen eine grössere Biegsamkeit ihrer Ontogenese besitzen, wenn auch immerhin das specifische Schema erblich constant ist, wie bei den höchstorganisirten Arten. Aber immerhin ist doch diese Biegsamkeit und freie Gestaltungsfähigkeit während der Ontogenese jener „polymorphen“ Species einfachsten Baues der kleinen Verwandtschaftsgruppen ein Zeichen dafür, dass die Erbllichkeit noch nicht den hohen Grad von Constanz erreicht hatte, wie wir sie bei der Keimung und Entwicklung

bis zur Samenreife bei den hochdifferenzirten Mitgliedern der Architypen, zumal der Archegoniaten, sammt den Angiospermen kennen.

An diese bekannten Wahrnehmungen schliessen sich einige weitere Thatsachen, die hier wohl der Erwähnung werth sind, weil sie zeigen, dass sehr einfache Algen und Pilze nicht nur ganz ausserordentliche Formveränderungen durch äussere und zwar chemische Einwirkungen annehmen können und dass diese Missbildungen durch äusserst grobe Veränderungen der sie umgebenden und zum Theil als Nahrung dienenden Flüssigkeit verursacht werden. Höher organisirte Pflanzen würden durch solche ihnen ganz fremdartige Salzzusätze zu ihrem Lebensmedium einfach getödtet werden, aber keine Missbildungen erfahren. Ich verweise hier auf eine 1871 erschienene Arbeit Famintzin's,¹⁾ der *Protococcus*, *Stigeoclonium* u. a. Algen in $\frac{1}{2}$ proc. bis 3proc. Salzlösungen wachsen liess. — Viel reichhaltiger ist Raciborski's Untersuchung über die erstaunlichen Formänderungen an dem Pilze *Basidiobolus ranarum*,²⁾ den er in den allerverschiedensten Lösungen von anorganischen und organischen Stoffen wachsen liess, wobei Concentrationen von wenigen bis vielen Procenten angewendet wurden, die keine höher organisirte Pflanze an ihren Wurzeln ertragen würde. Dabei wurden Gestaltungen hervorgerufen, die selbst den fundamentalsten Theilungsgesetzen und Wachsthsamsregeln der Zellen widersprechen, während der Experimentator es in der Hand hat, beliebig asexuelle oder sexuelle Fortpflanzung hervorzurufen und dies im Laufe weniger Stunden oder Tage.

Man wird fragen, was dies mit der Frage zu thun habe, ob es vom Anfang alles Lebens an schon Architypen gegeben habe, d. h. ob die einfachsten Urformen derselben schon als Träger architypischer Merkmale auftraten. Nun meine ich, wenn es noch jetzt, wo die organische Welt alt geworden ist, wo die Einzelformen (*Species*) durch lange Gewöhnung erblich und constant geworden sind — wenn es noch jetzt möglich ist, durch sehr einfache, aber grobe und einseitig chemische Eingriffe so weitgebende Veränderungen an einfachen Pflanzen zu erzielen, dies auch zu jener Zeit möglich gewesen sein kann, wo die ersten organischen Formen als mikroskopisch kleine Wesen vom einfachsten Bau allein das Pflanzenreich darstellten, aus denen sich dann die ersten typisch erblichen Formen, als Vorläufer der Architypen entwickeln konnten. Es ist nach Raciborski's

1) Famintzin, Die anorgan. Salze als u. s. w. in *Melanges biol.* Petersbg. T. VIII p. 226.

2) In *Flora* 1896 p. 107 ff.

Angaben und Bildern sogar möglich, dass in diesem Zustand der organischen Welt noch nicht einmal diejenigen Gestaltungsregeln aufgetaucht und erblich waren, die wir gegenwärtig als die Fundamente der Zellbildung betrachten: die rechtwinkelige Schneidung der consecutiven Zellwände, die Symmetrie der caryolytischen Figur u. a. Diese Untersuchungen an *Basidiobolus* zeigen auch, dass die zeitliche Reihenfolge der ontogenetischen Gestaltungen, die sonst einen so wesentlichen Charakter der Ontogenese darstellt, bei diesem einfachen Organismus derangirt werden kann und wir dürfen daraus doch schliessen, dass die Erblichkeit bei den ersten Organismen noch unvollkommen gewesen sein kann und dass sie erst dann sich steigerte, als aus einem Formenchaos sich bestimmte Typen herausbildeten. Typen und Architypen sind eben nur auf Grund der strengen Erblichkeit denkbar; ohne diese wäre die organische Formenwelt ein Chaos kleiner Formengruppen. Zum Wesen eines Typus, besonders eines Architypus, gehört nicht bloss eine grosse Mannigfaltigkeit morphologisch ähnlicher Formen, sondern ebensosehr, dass diese aus (wenn auch oft nur hypothetischen) Urformen hervorgegangen sind, deren Merkmale trotz aller Variationen der Nachkommen festgehalten, vererbt wurden.

Einen etwas festeren Boden betreten wir bei Betrachtung der Thatsache, dass die einfachsten Anfangsformen der Architypen noch eines Merkmals entbehren, das für die gesammte Gestaltung der Pflanzenwelt von höchster Wichtigkeit ist und das Fundament aller vegetabilischen Gestaltungsvorgänge darstellt: ich meine die Scheidung der genetisch verbundenen Zellgenerationen in embryonales und somatisches Gewebe (oder Substanz), was offenbar mit dem Mangel an echter Gewebebildung zusammenhängt.

Die Differenzirung in embryonales und somatisches Gewebe tritt schon bei den nur einigermaassen höher organisirten; aus der ursprünglichsten Einfachheit emporsteigenden Formen, den ersten Stufen der architypischen Reihen auf und zwar in verschiedener Art; während auf den allerniedrigsten Stufen alle zu einer Ontogenese gehörigen Zellen oder besser deren Energiden im Stande sind, die Continuität des Lebens fortzusetzen, ist es ein Zeichen beginnender Differenzirung, wenn diese Fähigkeit nur bestimmten Energiden erhalten bleibt, die anderen aber als somatische von selbst (durch Automorphose) zu Grunde gehen¹⁾. Jenes geschieht durch Bildung von Sporen, Gameten,

1) Vergl. meine Notiz IX am Schluss.

Zygosporen und Oosporen auch bei solchen Arten, deren Zellen noch nicht in Gewebemassen verbunden bleiben; aber die wichtigste Form der Differenzirung in embryonale und somatische Theile tritt erst mit dem Gewebeverband der Zellen auf und führt zur Bildung der Vegetationspunkte, die bei den höher differenzirten Formen aller Architypen die Ausgangspunkte der Ontogenese darstellen, da nur in und an ihnen die Produktion neuer Organe stattfindet, die dann (abgesehen von den generativen Energiden der Eizellen und Befruchtungskörper oder auch Sporen) somatisch werden und zu Grunde gehen; die Continuität des Lebens einer Species wird dann ausschliesslich oder doch normal durch das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte und ihrer generativ bleibenden Produkte (Sporen, Eier und Spermatozoen) erhalten¹⁾.

Aus dem Gesagten folgt nun, dass die morphologischen Merkmale der Architypen, da sie bei allen einigermaassen höher differenzirten Formen nur durch die Vegetationspunkte vererbt und erhalten werden, sich aus solchen Urformen entwickelt haben, bei denen noch keine Scheidung in embryonales und somatisches Gewebe vorhanden war. Auch diese Betrachtung führt uns also zu dem Resultat, dass vor der ersten Entstehung der Architypen einfachste organische Formen existirt haben können, in denen vielleicht noch keine typisch erblichen Anlagen walteten.

Hier entsteht nun aber die Frage, durch welche Ursachen aus jenen Urformen erbliche und typische Anlagen entstehen konnten, die sich dann mit Hilfe der Erbllichkeit zu immer höher und mannigfaltiger differenzirten Formen weiter entwickelten. Vor Allem — waren es äussere Anstösse chemischer und physikalischer Natur? also Zufälligkeiten? — oder lag in den Energiden der Urformen schon eine innere Disposition, die sich unter günstigen Umständen weiter entfaltete?

Unter beiden Voraussetzungen muss es Wunder nehmen, dass sich aus den noch kaum in sich differenzirten einfachsten Urformen, (deren Zahl als sehr gross und überall verbreitet anzunehmen ist, wo einfachstes Leben möglich war, wie noch jetzt das Plankton und der organismenreiche Staub) — dass sich aus diesen eine so geringe Zahl von Architypen herausbildete. Vielleicht weist dies

1) Vergl. Sachs, „Vorlesungen“, I. Aufl. 1882 und II. Aufl. p. 819. In demselben Werk habe ich mich auch über die adventiven Bildungen ausgesprochen, weil diese zeigen, dass unter Umständen auch aus somatischen Zellen neues embryonales Gewebe und Vegetationspunkte entstehen können.

darauf hin, dass ein ganz besonderes Zusammentreffen chemischer und physikalischer Bedingungen nöthig war, auch eine ganz besondere innere Structur der ursprünglichen Energiden, die allein im Stande war, aus sich heraus neue, erbliche und höher differenzirte Formen zu erzeugen. Ich glaube, dem zufälligen Eingreifen formativer Reize dürfen wir keine allzu grosse Bedeutung beimessen, soferne es sich um die Entstehung der Architypen und ihrer Fortbildung in den Paratypen handelt; denn man darf nicht vergessen, dass formative Reize zufällig eintreten; wogegen gerade die Betrachtung der Architypen nach Allem, was ich in dieser Notiz gesagt habe, darauf hinweist, dass in jedem Architypus ein nur ihm eigenes Gesetz der Gestaltung herrscht, durch welches alle untergeordneten Typen und Einzelformen beherrscht werden und das ist eben das harmonische¹⁾ Ineinandergreifen der morphologischen, erblichen Merkmale des Architypus. Diese Rolle fällt den morphologischen, typischen Merkmalen zu, weil sie für die blosse Existenz der Species gleichgiltig sind, während die durch formative Reizwirkungen entstandenen Merkmale die materielle Existenz vermitteln. Auch diese können in sehr hohem Grade erblich werden und durch erbliche Summirung neuer Eigenschaften höhere Ausbildung erfahren, aber auch Rückbildungen und dies kann selbst in dem Grade geschehen, dass nicht nur einzelne Familien und Gattungen, sondern grössere Formengruppen (wie die Laubmoose, Equisetum, viele Farne u. s. w.) einen gemeinsamen biologischen Habitus annehmen; aber sie sind durch äussere Eingriffe veränderlich, während die echt morphologischen Merkmale eines ganzen Architypus durch formative Reize nicht zu verändern sind.

Sollten diese Erwägungen richtig sein, so führen sie allerdings zu einer nicht geringen Schwierigkeit; wie soll man sich das innere Wesen der Energiden (denn auf diese allein kommt es an) denken oder vorstellen, wenn sie befähigt sein sollen, aus sich heraus, ohne äussere Einwirkungen, Veränderungen und zwar gestaltliche Veränderungen zu erzeugen, d. h. ihre eigene Lebensthätigkeit so zu verändern, dass dadurch die gesetzliche fortschreitende Vervollkommung

1) Man hat, wie ich glaube, bisher bei allgemeinen Betrachtungen über die Gestaltungen in den Organismen zu wenig auf die innere Harmonie aller Lebenserscheinungen in einem Individuum geachtet. Gerade bei der von der der Thiere weit abweichenden Ontogenese der Pflanze bietet das Zustandekommen der inneren Harmonie sowohl betreffs der Gestaltungsvorgänge wie betreffs der organischen Functionen viel Merkwürdiges dar. Es eröffnen sich da neue Gesichtspunkte auch für die Beurtheilung der Correlationen.

der typischen Merkmale bei immer zunehmender Differenzirung erzielt wird, dass aus einfachsten Urtypen der Archegoniaten schliesslich die Muscineen mit ihren Marchantien und Polytrichen und anderseits die Prothallioten mit ihren Gymnospermen entstanden sind u. s. w.

Man könnte sagen, das sei überhaupt undenkbar; allein, was war nicht Alles früher undenkbar! so ziemlich alle Naturerscheinungen und trotz aller Klarheit des physikalischen und chemischen Denkens sind doch auch jetzt noch gerade die fundamentalsten Thatsachen „undenkbar“ oder nicht „vorstellbar“. ¹⁾ Dadurch, dass wir uns einen Naturprocess einstweilen nicht klar vorstellen können, wird der Causalnexus noch nicht geleugnet und schliesslich kommt es auch in unserem Falle darauf allein an. Jede Ontogenese (wie ich in Notiz IX darlegte) zeigt uns, wie die Energiden im Laufe einer individuellen Ontogenese ohne besondere äussere Anregungen eine Reihe von Veränderungen durchmachen, vom embryonalen Zustand bis zum natürlichen Tode; auch das ist einstweilen nicht causal zu begreifen und im Grunde ist die fortschreitende Vervollkommnung der Formen in einem Architypus nicht wesentlich verschieden davon, es kommt nur darauf an, dass die ontogenetische Automorphose, die ja nur eine fortschreitende Veränderung der Energiden bedeutet, selbst noch kleine Veränderungen erfährt, die sich erblich summiren. Auch in der individuellen Ontogenese sehen wir ein Emporsteigen von der einfach organisirten Eizelle oder Spore oder Brutzelle u. s. w. zu immer complicirterer Structur, ebenso wie es mit der Artenbildung in einem Architypus geschieht. Eine Aehnlichkeit zwischen der individuellen Ontogenese und der phylogonetisch fortschreitenden Vervollkommnung in einem Architypus findet auch darin statt, dass beide ein natürliches Ende, einen höchsten Grad der Differenzirung erreichen ²⁾. Wenn aber die embryonalen Entwicklungsstufen sehr verschiedener Typen in einem Architypus einander ähnlich sind, so divergiren dann die weiteren phylogenetischen Gestaltungen, bis ein höchster Grad der Verschieden-

1) Denkbar oder vorstellbar heisst ja doch nur, dass man im Stande ist, die betreffenden Erscheinungen mit bereits bekannten und gewohnten logisch zu verbinden, sie causal zu verknüpfen.

2) Haeckel's „Grundgesetz“ bezieht sich zunächst nur auf die embryonalen Entwicklungsvorgänge, kann aber auf den ganzen Verlauf der Ontogenese ausgedehnt werden. Uebrigens bin ich nicht recht einverstanden damit, dass Haeckel die embryonale Ontogenese als eine verkürzte Recapitulation der Phylogenese bezeichnet, was die Sache selbst nur äusserlich trifft, ohne die wirkenden Ursachen klar zu legen, was ich in vorliegender Notiz versucht habe.

heit erreicht ist. Aber dies geht nicht in infinitum fort; so wie jede Species eine Zeit der höchsten Differenzirung in ihrer Ontogenese erreicht, meist in der sexuell vorbereiteten Frucht, so scheint auch jeder Architypus und selbst jeder grosse Paratypus ein Ende seiner phylogenetischen Fortbildung, eine höchste Stufe seiner Vollkommenheit zu erreichen. Diesen Eindruck macht mir die Thatsache, dass die verschiedenen Divergenzreihen oder Paratypen der Prothallioten (inclusive der Gymnospermen) sämmtlich schon zur Zeit des Carbons vorhanden und in ihren höchsten Formen entwickelt waren; dieser grossartigste phylogenetische Process im Pflanzenreich ist aber längst beendigt; die geologische Zeit vom Carbon bis heute ist undenkbar gross, aber in diesem Zeitraum sind keine grossen Paratypen am Stammbaum der Archegoniaten neu entstanden, wenn auch immer neue Gattungen, Species und Familien zum Vorschein kamen und, was noch merkwürdiger ist, eine phylogenetische Steigerung der morphologischen Organisation über die Samenbildung hinaus ist bei keinem Paratypus seit dem Carbon eingetreten; mit der Samenbildung haben die Cycadeen (aus den Farnen entsprungen), die von den Lycopodinen herstammenden Coniferen ebenso wie die Gnetaceen sowie die Angiospermen ihre höchste Organbildung morphologisch erreicht; es ist auch *schwer zu errathen, was über die Frucht- und Samenbildung hinaus noch phylogenetisch und morphologisch hätte geschehen können*; seit dem Carbon ist der Typus der Prothallioten in seiner morphologischen Schaffenskraft also erschöpft. — Die Palaeontologie der Muscineen ist leider sehr armselig; aber aus morphologischen Gründen darf man wohl annehmen, dass auch bei ihnen das Höchste an Vollkommenheit der Differenzirung längst erreicht ist, dass über die Marchantien unter den Lebermoosen und die Polytrichen unter den Laubmoosen hinaus keinerlei Fortbildung stattgefunden hat und stattfinden konnte; auch bei ihnen scheint sich der „Gestaltungstrieb“ erschöpft zu haben, freilich in ganz anderer Richtung als bei den Prothallioten, aber entsprechend dem phylogenetischen Entwicklungsmodus der Muscineen. — Ueber die als Algen zusammengefassten Architypen wird sich in dieser Richtung gegenwärtig kaum etwas Bestimmtes sagen lassen, es ist zu wenig von ihnen erhalten.

§ 9. Wie sich die Selectionslehre mit allen bisher erörterten Thatsachen etwa abzufinden glaubt, ist schwer zu errathen. Namentlich die halbpopulären Darstellungen der Selectionslehre, die, wie Darwin selbst, immer von den zwar oft auffallenden, aber morphologisch unbedeutenden biologisch-physiologischen Veränderungen bei

der Varietätenbildung¹⁾ ausgehen und daraufhin den Gesamtplan (oder eigentlicher die Planlosigkeit) des gesammten organischen Reiches theoretisch in unbestimmten Worten construiren, können den durch die Systematik aufgedeckten, hier dargelegten morphologischen Beziehungen nicht Rechnung tragen; wie wäre es auch möglich, aus den an sich recht interessanten Erfahrungen der Taubenzüchter und Gärtner die grossartigen morphologischen Beziehungen innerhalb eines Architypus, wie der Archegoniaten, Brauntange, Florideen u. s. w. herauszufolgern, da es durch noch so lange fortgesetzte Züchtung nicht einmal gelingt, eine Species einer Gattung oder Familie in eine Species einer verwandten Gattung oder Familie umzuformen, das hat eben nur der durch Automorphose fortschreitende phylogenetische Process der Typen und Architypen gethan und es ist sogar fraglich, ob Letzteres, noch jetzt, in unserer geologischen Epoche geschieht. Acht Jahre vor Darwin's Origin of species hat W. Hofmeister durch die Darstellung der rein morphologischen Beziehungen der Moose unter sich und mit den Gefässkryptogamen und der letzteren zu den Gymnospermen den Grund gelegt zu der auf Thatsachen gestützten Descendenztheorie und zur Phylogenetik der von De Bary sog. „Hauptreihe“ des Pflanzenreichs; Goebel hat 40 Jahre später durch seine „Archegoniatenstudien“ die archaischen Formen der Moose und der Farne als die untersten bis jetzt bekannten Glieder zweier oder dreier Divergenzreihen festgestellt, ohne dass es nöthig war, bei diesen und ähnlichen Untersuchungen auf den Kampf ums Dasein, auf Selection und Adaptation Rücksicht zu nehmen. Ich habe dagegen seit 36 Jahren²⁾ meine Aufmerksamkeit den Formveränderungen zugewendet, welche durch äussere Einwirkungen, durch „formative Reize“ an Pflanzen der verschiedensten Archi- und Paratypes hervorgerufen werden, ohne desshalb das schon 1865 von Nägeli angenommene Vervollkommnungsstreben ausser Acht zu lassen, nur dass ich sogleich auf die grossen Verwandtschaftsgruppen hinwies, an denen allein dieses deutlich zu erweisen ist.³⁾ Das Resultat

1) Dass übrigens die Varietätenbildung wenigstens zum Theil auf Automorphose (neben formativen Reizgestaltungen) beruht, wurde schon eingangs gesagt.

2) Vergl. meine Angaben über Erzeugung von Fasciationen bei Phaseolus (Gesammelte Abhandl. p. 596); diese Abhandlung wurde 1859 publicirt.

3) Vergl. mein Lehrbuch I. Aufl. 1868, doch liess ich es damals noch unentschieden, ob Nägeli's Ansicht richtig sei, was bei seiner Darstellung kaum anders sein konnte; auch war ich damals selbst noch zu wenig auf diesem Gebiete orientirt.

meiner Studien habe ich in Kürze in der Notiz VIII dargelegt. Meine Theorie bezeichne ich als die dualistische Descendenztheorie, weil sie sowohl dem inneren Gestaltungstriebe¹⁾, wie der weitgehenden Einwirkung der formativen Reizwirkungen Rechnung trägt. — Die vorliegende Abhandlung sollte das in Notiz VIII Gesagte weiter ausführen und specieller begründen. In einer folgenden Abhandlung hoffe ich die verschiedenen formativen Reizwirkungen ausführlicher darzustellen.

§ 10. Endlich möchte ich nur noch einen Punkt flüchtig berühren. Man legt, und wohl mit Recht, grossen Werth auf die Thatsache, dass die Organismen den Lebensbedingungen entsprechend organisirt oder angepasst sind und sieht darin das wichtigste Fundament der Selectionslehre mit ihrem Kampf um's Dasein. Ich habe nun dagegen zu bemerken, dass es bei der nach Hunderttausenden zählenden Menge der Pflanzenformen doch nur eine beschränkte Zahl von Arten ist, die sich durch eclatante Einrichtungen biologischer Natur auszeichnen, worüber Goebel's: „Schilderungen“ und H. Müller's: „Die Befruchtung der Blumen durch Insecten“ (1873) u. s. w. genügende Auskunft geben. Aber bei sehr zahlreichen Gattungen und Familien sind specifische Adaptationen kaum zu bemerken; besonders die auf der ganzen Erde und in den Oceanen verbreiteten Species (besonders die sog. Unkräuter) bieten weder in physikalischer noch sozialer Hinsicht sehr auffallende, specifische Anpassungen. Zumal die physischen Adaptationen an die klimatischen und Ernährungsbedingungen sind auf derselben blumenreichen Wiese, in demselben Garten oder Teiche für alle Bewohner doch wohl die gleichen, obwohl die morphologischen Verschiedenheiten die denkbar grössten oder auch unbedeutende sind.²⁾ Schärfer treten oft die „sozialen“ Anpassungen hervor,

1) Mit Rücksicht auf die vorhergehende Anmerkung lege ich Werth darauf, dass ich den Thatsachen besser zu entsprechen glaube durch Anwendung des Wortes „Gestaltungs“-Trieb statt Nägeli's „Vervollkommnungs“-Streben; in den grossen Typen und Architypen findet allerdings, wie oben ausführlich hervorgehoben wurde, eine stetig fortschreitende, morphologische Steigerung der Differenzirung von den einfachsten bis zu den höchst differenzirten Typen statt, aber wenn divergirende Reihen auftreten, so brauchen diese nicht höher differenzirt zu sein, als die Gradienten der fortschreitenden Abstammungsreihe.

2) Wie wenig klimatische Veränderungen die morphologisch erblichen Eigenschaften selbst in geologischen Zeiträumen beeinflussen und wie sehr manche Species geeignet sind, unter ganz verschiedenen physischen Bedingungen fortzuleben, das zeigen die Laubmoose auf den aus der Eiszeit stammenden und von Nordskandinavien auf den erraticen Blöcken nach Norddeutschland eingewanderten Laubmoose.

wo es sich um die Bestäubungseinrichtungen, um Parasitismus u. dgl. handelt. Da aber fragt man sich oft vergeblich, inwiefern dieselben zur Erhaltung der Individuen und der Species nützlich oder angepasst sind. Sehr bekannt sind betreffs der Insectenbestäubung die Asclepiadeen; *Asclepias syriaca* habe ich viele Jahre cultivirt und immer gefunden, dass trotz der wunderbaren sog. Anpassungen der Blüten an unsere Bienen und trotz des reichlichen Besuchs derselben doch kaum 1 0/0 der Blüten auch Früchte und Samen bringt, während die Chenopodien und Disteln, die Getreidearten, der Lein u. s. w. ohne so merkwürdige Einrichtungen die denkbar reichlichste Samenbildung haben; und ähnliche Beispiele liessen sich viele namhaft machen. Ganz allgemein kann man sagen, *dass sehr specialisirte Anpassungen nothwendig schädlich für die Erhaltung der Arten sind.*

In der Zoopalaeontologie fiel mir Koken's Referat¹⁾ über die von O. C. Marsh entdeckten nordamerikanischen Dinosaurier auf, als ein Beispiel dafür, dass morphologische und physiologische Eigenschaften eines Lebewesens auftreten können, die den Untergang der Species bewirken; so die ungeheure Körpergrösse des *Ceratops horridus* mit einem acht Fuss langen Schädel, dessen Gewicht selbst dem übrigen Riesenkörper zu schwer wurde, dabei Bewaffnungen, die bei einem solchen Riesen ganz überflüssig scheinen und die Kleinheit des Gehirns bei einer ausserordentlich erweiterten Sacralhöhle. Es ist wohl anzunehmen, dass in derartigen Fällen der morphologisch-phylogenetische Process (die Automorphose) sich mit Uebermacht geltend machte, ohne dass die aufeinanderfolgenden Generationen in der Verkettung ihrer Ontogenesen Zeit und Gelegenheit fanden, sich den Lebensbedingungen „anzupassen“; oder man könnte sagen, der morphologisch-phylogenetische Process gerieth aus inneren Ursachen in Bahnen, welche das Zustandekommen einer Harmonie von Form und Umgebung erschwerten und endlich unmöglich machten. Was ich schon früher als innere Harmonie der Gestaltungskräfte auch bei Pflanzen bezeichnete, ist aber wesentlich durch die Correlationen bedingt, die ihrerseits nicht nothwendig durch formative Reizwirkungen veranlasst zu sein brauchen, sondern auch durch innere Gestaltungsursachen (durch Automorphose) hervorgerufen sein können.

Es kam mir in diesem Aufsatz darauf an, durch aphoristische Betrachtungen über die grossen und grössten Verwandtschaftsgruppen

1) In „Naturwiss. Rundschau“ 1890 p. 151.

des Pflanzenreichs die Aufmerksamkeit auf solche Erscheinungen zu lenken, die meiner Meinung nach besonders geeignet sind zu beweisen, dass ein causales Verständnis der vegetabilischen Gestaltungsvorgänge nur gewonnen werden kann, wenn man neben den formativen Gestaltungsreizen, den Mechanomorphosen, Correlationen, specifisch organogenen Stoffen und anderen experimentell nachweisbaren *Einwirkungen auf die embryonalen Zustände der sich entwickelnden Organe* — auch noch die in der *Structur der Energiden selbst begründeten Veränderungen, die ich als Automorphosen bezeichne, mit in Anschlag bringt*, Veränderungen, die vorwiegend durch die phylogenetische Betrachtung erkannt werden, aber dem Experiment ihrer Natur nach unzugänglich sind. Ich bezeichne diese meine Anschauungsweise als die dualistische Descendenztheorie. Eine derartige, den gesammten Gestaltungsprocess der Organismen umfassende Ansicht lässt sich nicht wie mathematische, physikalische, mechanische, chemische Sätze direct beweisen; nur langjährige, vorurtheilsfreie Erwägungen haben mich zu dem genannten Ergebniss geführt; speciell ist es die Thatsache, dass die in einem Architypus vereinigten Formen und Divergenzreihen unter sich durch morphologische Merkmale verknüpft sind, die für die einzelnen Species biologisch gleichgültig sind und unmöglich durch zufällige äussere Eingriffe entstanden sein können; auch lehrt die in Notiz IX näher bezeichnete Automorphose der Energiden während der Entwicklung der Organe aus embryonaler Substanz durch alle Stufen der somatischen Ausbildung bis zum natürlichen Tode, dass in der *Structur* der Energiden Ursachen vorhanden sein müssen, welche auch ohne besondere äussere Anstösse geregelte, harmonische Formveränderungen hervorbringen, wenn nur die allgemeinen Zoomotoren, nämlich Wasser, Sauerstoff und geeignete Temperatur, den Stoff der Energiden in innerer Bewegung halten. Und ähnlich, wie dies während der individuellen Ontogenese geschieht, kann es auch während der Phylogenese innerhalb eines Architypus stattgefunden haben, nur dass bei der phylogenetischen Abzweigung einer Divergenzreihe an einzelnen Individuen zu den bereits angeerbten Vorgängen der Ontogenese neue abweichende Veränderungen hinzukamen, ein Prozess, der sich im Laufe der aufeinanderfolgenden Generationen oft wiederholte, so dass durch die Summirung neuer morphologischer Merkmale schliesslich immer höher differenzirte Nachkommen, theils als „Gradienten“, theils als „Divergenten“ entstehen. Sollen auf diese Weise aber erbliche Formen entstehen, so müssen die neuen Merkmale nothwendig an der embryonalen Substanz, also

gewöhnlich an den Vegetationspunkten eingeleitet werden und in dem embryonalen Gewebe der folgenden Generation sich vererben, weil das somatische Gewebe (in welches der grösste Theil des embryonalen während der Ontogenese verwandelt wird) zu Grunde geht, also zur Vererbung nichts beitragen kann; die Continuität des Lebens und der phylogenetischen Gestaltung wird eben nur durch die jeweiligen Reste der embryonalen Substanz vermittelt.

Ich weiss, wie unsicher die Wege sind, die man in einem solchen Walde von abstracten Begriffen wandelt, welch letztere selbst aus complicirten Untersuchungen gewonnen und neu geordnet werden müssen. In diesem letzten Punkt liegt vorwiegend die Schwierigkeit, sich dem Leser verständlich zu machen, weil dieser veranlasst werden soll, dem Autor auf seinen Gedankenverbindungen zu folgen, was immerhin eine gewisse Selbstüberwindung erfordert. Ich kann aber sagen, dass ich mich durch die seit vielen Jahren in mir entstandene dualistische Theorie der Descendenz von zahlreichen Schwierigkeiten frei gemacht habe; dies ist nicht ohne namhafte Schwierigkeiten geschehen, denn vor 20—30 Jahren kam es darauf an, mich von der formalen oder idealistischen Morphologie loszumachen,¹⁾ später die Selectionslehre in ihrem Werth zu durchschauen (Notiz VIII) und zuletzt die früher herrschende Wachstumstheorie Nägeli's aufzugeben, wie ich schon in Notiz IX gesagt habe; mit Nägeli's Anschauungen wäre meine Ansicht von der Continuität der embryonalen Substanz und von dem Wesen der Erbllichkeit unmöglich gewesen; diese aber sind die Grundlage der Phylogenetik.

Würzburg, 3. Juni 1896.

1) Was ich in bestimmter Form in dem Aufsatz „Stoff und Form“ in den „Arbeiten des botan. Instit. Würzburg“ 1880, p. 452 (auch in meinen „Gesammelt. Abhandlgn.“ 1893 p. 1159) gethan habe.