

Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle  
und des Trophophylls

in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten.

Von

Dr. *Hans Hallier*.

---

Mit einer Tafel.

---



Herrn Professor  
Dr. Ernst H $\ddot{a}$ ckel,

dem Begründer der phylogenetischen Systematik,

mit der Verehrung eines dankbaren Schülers

gewidmet

vom Verfasser.





Auf Seite 93 meiner Abhandlung über den Stammbaum der Blütenpflanzen<sup>1)</sup> führte ich unter Anderem auch die „an *Cycas* erinnernden“ Staubblätter von *Platanus* mit in's Feld, um zu erweisen, dass diese Gattung eine sehr alte, den Polycarpicae noch sehr nahe stehende Form sei. Ich hätte damals zur Bekräftigung meiner Behauptung, dass die Polycarpicae die ursprünglichste, unmittelbar (oder wenigstens nur durch Vermittelung bereits ausgestorbener Formen) auf die Gymnospermen zurückzuführende Gruppe der Angiospermen seien, von welcher sich sowohl alle übrigen Dikotylen als auch die Helobien und sämtliche Monokotylen ableiten lassen, noch ein viel gewichtigeres Beweismittel anführen können, als das Staubblatt von *Platanus*, nämlich dasjenige der Polycarpicae selbst. Erst später kam mir während einer eingehenderen Beschäftigung mit den Anonaceen in Erinnerung, dass ja ungegliederte, extrorse, „an *Cycas* erinnernde“ Staubblätter bei den Magnoliaceen, Nymphaeaceen und Anonaceen allgemein verbreitet sind, und es war seitdem meine Absicht, in einem besonderen Aufsätze diesen Vergleich des Staubblattes der Angiospermen mit demjenigen der Gymnospermen weiter durchzuführen. Nachdem ich nun im Hamburgischen Botanischen Garten eine prachtvolle und äusserst lehrreiche Stufenfolge vergrünter Blüten von *Aquilegia canadensis* fand, die auch auf die Morphogenie des weiblichen Sporophylls der Angiospermen in ihrer Beziehung zur Phylogenie einiges Licht zu verbreiten geeignet ist, glaube ich die Ausführung meines Vorhabens nunmehr nicht länger aufschieben zu dürfen. Ich beginne, unter besonderer Berücksichtigung der Karpelle, mit der Schilderung der vergrünten *Aquilegia*-blüthen, um dann in einem zweiten Abschnitte zur Besprechung der Morphogenie des männlichen Sporophylls der Angiospermen überzugehen und schliesslich auch noch der Morphogenie des Laubblattes und der Phylogenie der Kormophyten je einen besonderen Abschnitt zu widmen.

<sup>1)</sup> H. HALLIER, Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. — Abhandl. Naturw. Verein Hamburg XVI, 2 (1901). 112 Seiten.

## 1. Verlaubte Blüten von *Aquilegia* und die Morphogenie des Fruchtblattes.

Am 8. Juli bemerkte ich im sog. Schulgarten unseres Botanischen Gartens, in welchem zur Versorgung der Hamburger Schulen mit lebendem Unterrichtsmaterial eine grosse Zahl von Vertretern unserer wichtigsten Pflanzenfamilien in grösseren Mengen gezogen werden, unter vollständig normal blühenden Pflanzen der anmuthigen und farbenprächtigen *Aquilegia canadensis* auch einige Exemplare, welche über und über mit kleinen, hexenbesenartig zusammengedrängten Laubblättern bedeckt waren und einen äusserst fremdartigen Eindruck machten. Erst bei genauerem Zusehen gewährte ich inmitten dieser Blattmasse eine abgeblühte, halb vergrünte und verwelkte, mit halb aufgesprungenen Fruchtblättern versehene Blüthe, und ein Vergleich derselben mit den hexenbesenartigen Blattschöpfen zeigte, dass auch die letzteren nichts anderes als verlaubte Blüten seien. Bei weiterer Untersuchung liess sich von der erwähnten, nur erst halb verlaubten Blüthe aus, in der man leicht die primäre Endblüthe eines grösseren Verzweigungssystemes erkennen konnte, eine bis zu den jüngsten Blüten desselben Blütenstandes fortschreitende vollständige und regelmässige Stufenfolge der Verlaubung verfolgen. Bevor wir zu theoretischen Erörterungen übergehen können, wird es unsere Aufgabe sein, zunächst den Thatbestand möglichst genau festzustellen und, von der normalen, korollinischen Blüthe ausgehend, vermittelst unserer Abbildungen die einzelnen Phasen dieser fortschreitenden Verlaubung an unserem geistigen Auge vorüberziehen zu lassen.

Die normalen Blüten von *Aquilegia canadensis* sind lebhaft scharlachroth gefärbt, nur die Kronblätter sind innen gelb und auch aussen geht die rothe Farbe derselben oberhalb des schlanken, 3 cm langen, gerade abwärts gerichteten Spornes bis zur Spitze des Kronblattes hinauf allmählich in Gelb über.

Auch in der primären Endblüthe (Fig. 1) der verlaubten Blütenstände ist an der Spreite des Kronblattes und an der Aussenhälfte des Spornes die rothe Farbe noch erhalten geblieben, aber durch starke Beimengung des auf den inneren Parttheien des Kronblattes schon allein vorherrschenden Grün bereits in das schmutzige Roth mit Anthocyan gefärbter Pflanzentheile übergegangen. Ausserdem ist das Kronblatt schon erheblich kleiner, der Sporn bedeutend kürzer geworden und letzterer stark nach auswärts und aufwärts zurückgebogen. In Folge der Vergrünung sind ausser den Kronblättern auch die lanzettlichen, nur noch wenige Spuren von Roth aufweisenden, aber trotzdem halb verwelkten Kelchblätter, sowie die noch nahezu normal geformten, aber mit grünen, flach

elliptisch-lanzettlichen, nicht aufgesprungenen Antheren versehenen und vollständig vertrockneten Staubblätter erhalten geblieben. Auch die Fruchtblätter sind noch nicht erheblich von ihrer normalen Form abgewichen. Während sie aber in der normalen Blüthe ungestielt, bis zum Grunde fertil und unter einander frei sind, sind sie in unsrer halb verlaubten Blüthe in ihrer unteren Hälfte bis über die Antheren hinaus zu einer dicken, mit 5 Längsriefen und 5 stumpfen, auf dem Querschnitt halbkreisförmigen Kanten versehenen Säule verwachsen. Ein Blick in einige durch Wachstumsspannungen entstandene Querrisse dieser Kanten und ein Vergleich mit den in ihrer Verlaubung weiter vorgeschrittenen Karpellen anderer Blüthen belehrt uns, dass sich diese Säule aus den sterilen Stielen der Karpelle zusammensetzt. Auch gewahren wir in diesen Querrissen leicht an den wie am Cucurbitaceen-karpell nach einwärts und von der Mitte aus wieder nach auswärts eingerollten Seitenrändern des rinnigen Blattstieles schon jene beiden blauen Seitennerven, welche dann an den freien Karpellstielen der vollständiger verlaubten Blüthen jederseits der ventralen Rinne des Stieles noch viel deutlicher hervortreten. Diese beiden Seitennerven lassen sich nun bis in den freien, oberen, fertilen Spreitenthail des Fruchtblattes hinauf verfolgen, an dessen Bauchnaht sie als kräftige Doppellinie deutlich wahrzunehmen sind. Von diesem Doppelnerven zweigen sich beiderseits feine, schräg aufsteigende, regelmässig parallele Quernerven ab, die sich auf der Rückseite des Karpells nahe dem kräftigen, in eine Furche eingesenkten Mittelnerven jederseits zu einem zarten, auch schon von ROSSMANN<sup>1)</sup> beobachteten Längsnerven vereinigen, sodass also das Fruchtblatt von drei kräftigeren und zwei feineren, dem Mittelnerven genäherten Längsnerven durchzogen wird, die sich an der Spitze in den kurzen Griffel zusammenziehen. Am Grunde ist die aus den Karpellstielen gebildete Säule umgeben von der weisslichen, häutigen, sich aus den zehn Staminodien zusammensetzenden Scheide, wie sie auch in normalen *Aquilegia*-blüthen wohl stets zu finden ist. Eine weitere wesentliche Abweichung vom normalen Verhalten besteht darin, dass sich die meisten der in normaler Fünfzahl vorhandenen Fruchtblätter, obgleich sie noch vollständig grün und krautig sind, im unteren Theile der Spreite bereits längs der Bauchnaht durch kürzere oder längere Schlitze geöffnet haben und die unentwickelten, gleichfalls schon vergrüneten, schräg aufsteigenden Samenknospen frei hervortreten lassen. Die letzteren haben einen ziemlich langen, fadenförmigen, bläulichen, am Ende jedoch grünen, gleich einer gebeugten Hand einwärts gekrümmten und flach keulen-, ja fast löffelförmig verbreiterten Funiculus. Da sich

<sup>1)</sup> Siehe S. 663 von J. ROSSMANN's Aufsatz „Ueber Entwicklung von Eiknospen aus dem Fruchtblatte und Deutung des Samenträgers“, in *Flora* XXXVIII, II (1855) S. 657—671, 705—716.

sämmtliche sichtbaren Samenknospen ungefähr auf derselben Umwandlungsstufe zu befinden scheinen und da, weil ja nach NORMAN die Umbildung des Fruchtblattes basifug fortschreitet<sup>1)</sup>, in dieser Blüthe keine vorgeschrittenen und instruktiveren Stadien der Verlaubung von Samenknospen zu erwarten waren, so begnügte ich mich behufs Schonung des interessanten Schauobjectes damit, ungefähr aus der Mitte eines der längeren Schlitze eine Samenknospe zu genauerer Untersuchung herauszunehmen, und zwar wurde mir eine solche Beschränkung um so leichter, als ja durch die Untersuchungen von BRONGNIART und CRAMER (an *Delphinium elatum*), CASPARY (an *Trifolium repens*), ROSSMANN, NORMAN, CELAKOVSKY, PAX (an *Aquilegia*) u. a.<sup>2)</sup> wohl bereits zur Genüge alles das klargelegt worden ist, was sich überhaupt aus diesen ersten Stadien der Verlaubung der Samenknospe herauslesen lässt, dass nämlich der Funiculus sammt den beiden Integumenten einem Fiederlappen des Karpells entspricht, aus dessen Oberseite sich als Emergenz oder, wenn man lieber will, als Knospe, der Nucellus entwickelt hat. Ueberhaupt glaube ich mich hauptsächlich nur durch den Umstand, dass eine so vollständige und lehrreiche Serie von Umbildungen, wie sie mir vorliegt, noch nirgends abgebildet worden zu sein scheint, dazu berechtigt, auf diese schon so oft beobachteten und beschriebenen Vergrünungen von *Aquilegia*-blüthen nochmals zurückzukommen.

Das aus der hier geschilderten Primanblüthe herausgenommene Eichen zeigte ungefähr in der Mitte der Innenfläche des löffelförmigen Funiculusendes das bleiche, kegelförmige innere Integument, an der Spitze mit einer winzigen Mikropyle versehen, durch welche der Nucellus nicht zu sehen war, und rings umgeben von einem zumal auf der dem Stiel zugewendeten Seite deutlich sichtbaren grünen Ringwall, dem äusseren Integument, ungefähr also das in CELAKOVSKY's Fig. 9 dargestellte

<sup>1)</sup> S. 218 von J. M. NORMAN's „Observations sur les Chloranthies“. Ann. sc. nat. bot. sér. 4 tom. IX (1858) S. 205—221.

<sup>2)</sup> L. ČELAKOVSKY, Vergrünungsgeschichte der Eichen von *Aquilegia* als neuer Beleg zur Foliolartheorie. Bot. Centralbl. X (1882) S. 331—42, 372—82 Taf. I. — F. PAX, Metamorphogenese des Ovulums von *Aquilegia*. Flora LXV (1882) S. 307—16 Taf. VI. — EICHLER, Blüthendiagr. II (1878) S. XV—XVIII, eine äusserst klare Darstellung über die „Dignität der Plazenten und Ovula“, in der auch die Centralplazenten der Caryophyllaceen und Primulaceen in scharfsichtigster und überzeugendster Weise durch ČELAKOVSKY's Foliolartheorie erklärt werden. — M. T. MASTERS, Pflanzenzeratologie, übersetzt von U. DAMMER. Leipzig 1886. S. 116—120, 301—309, 354—6, 547—8 u. zumal Fig. 153—156. Eine noch wenig kritische Aufzählung von Beobachtungen und Ansichten, aber mit reichhaltigen Litteraturverzeichnissen, wie auch bei EICHLER. — O. PENZIG, Pflanzenzeratologie I (1890) S. 18—143 (umfangreiches Litteraturverzeichnis) u. S. 193—204 (Ranunculaceen). — Die Arbeiten von BRONGNIART, CRAMER und CASPARY, sowie leider auch die von MASTERS und PENZIG citirte Arbeit von CLOS über verlaubte Blüthen und Ovula von *Aquilegia Skinneri* habe ich nicht selbst gesehen.

Umbildungsstadium, nur ist der Nucellus in unserem Falle im Verhältnis zum inneren Integument offenbar viel kleiner.

Den zweiten Grad der Umwandlung, wie er in Fig. 2 dargestellt ist, zeigt die primäre Endblüthe eines anderen Verzweigungssystems. Die Kelchblätter sind hier schon vollständig grün oder höchstens noch an der Spitze roth angehaucht, und weit weniger verwelkt, als auf der ersten Stufe. Auch an den Kronblättern ist die Vergrünung noch viel weiter vorgeschritten und der Sporn zu einem kurzen, dicken Sack reduziert. An den Staubblättern hat sich in diesem wie in den folgenden Stadien noch nichts geändert. Dafür aber zeigen sich an den Fruchtblättern, die uns hier am meisten interessieren, um so auffälligere Veränderungen. Ihre Stiele sind nur noch am Grunde zu einer kurzen Säule, nur zwei auch etwas höher hinauf mit einander verwachsen, wie das in Fig. 2a angedeutet worden ist; nach oben zu sind sie hingegen vollkommen frei, weit auseinander gebogen und längs ihrer tiefen ventralen Rinne mit den beiden stark vorspringenden blauen Seitennerven versehen. Zumal aber die Spreite der Karpelle hat hier eine ganz eigenartige Form, indem sie ungefähr einem Blatte des Kraus- oder Wirsingkohles gleicht. Die Verlaubung der Eichen ist hier nämlich eine vollständige, von Integumenten und dem Nucellus nicht die geringste Spur mehr vorhanden und der Funiculus zu einem kurz gestielten, dreilappigen, dem Endblättchen eines gewöhnlichen Laubblattes vollkommen gleich gestalteten Blättchen umgewandelt. Die Stiele dieser an jeder Seite des Fruchtblattes in einer Längsreihe angeordneten Ovularblättchen entspringen aus den beiden Randnerven der in der normalen Blüthe den einzelnen Fruchtknoten bildenden Spreite. In Form und Nervatur zeigt die letztere, abgesehen von ihrer geringeren Grösse, kaum irgendwelche Abweichungen von derjenigen der ersten Umbildungsstufe. Man wird ihrer leicht am Ende der beiden Reihen von Ovularblättchen als eines löffelförmigen, am abgestutzten Ende in ein zurückgekrümmtes Stachelspitzchen zusammengezogenen Gebildes ansichtig, wenn man das stark schneckenförmig zurückgebogene Fruchtblatt gerade biegt. In Wirklichkeit ist übrigens diese kleine Spreite, wie aus dem Vorausgehenden hervorgeht, wie ferner auch schon ROSSMANN a. a. O. S. 666 klar und deutlich darlegte und wie auch die folgenden Umbildungsstufen überzeugend darthun, nicht die gesammte eigentliche Spreite des Karpells und die beiden Plazentarnerven demnach auch nicht als eigentliche Randnerven zu betrachten, vielmehr hat man den gesammten oberen Theil des Fruchtblattes mitsammt den Eichen als eine fiederspaltige Blattspreite anzusehen, welche nicht mit ihren Rändern, sondern mit zwei mitten durch das Blattfleisch verlaufenden Längsnerven zum Fruchtknoten verwächst. Es lässt sich das schon in diesem, noch deutlicher aber im folgenden Umbildungsstadium auch direkt



wahrnehmen, indem nämlich an dem löffelförmigen, ungetheilten Ende der Spreite die beiden Plazentarnerven thatsächlich nicht randständig sind, sondern noch von einem schmalen Blattstreifen gesäumt werden.

Ungefähr auf derselben Umbildungsstufe sind nun, wie Fig. 2b zeigt, auch die Endblüthen der drei untersten Seitenäste des ersten Blütenstandes angelangt. Abgesehen von einer geringeren Länge und Stärke der Karpellstiele und einer geringeren Grösse der Ovularblättchen, wie überhaupt des ganzen Fruchtblattes sind hier gegenüber der soeben geschilderten Blüthe noch keine nennenswerthen Unterschiede vorhanden.

Erst in der Endblüthe des vierten und obersten Seitenastes ist wieder ein wesentlicher Schritt zur weiteren Verlaubung gethan. Kelch und Staubblätter haben sich zwar, in Uebereinstimmung mit den Angaben von MASTERS, nach welchem die Verlaubung am häufigsten bei Kron- und Fruchtblättern, am wenigsten bei Kelch- und Staubblättern vorkommt<sup>1)</sup>, noch immer nicht weiter verändert; an den Kronblättern ist jedoch der Sporn nunmehr fast vollständig geschwunden und nur noch durch eine flache, kahnförmige Aussackung der allmählich in einen dünnen, langen Stiel zusammengezogenen Spreite angedeutet, wie solche auch in den Stadien 4 und 5 noch mehr oder weniger deutlich zu finden ist. Auch an den Fruchtblättern hat eine wesentliche Vereinfachung stattgefunden; zwar hat sich der Mittellappen der Spreite stark vergrössert, flach ausgebreitet, und seine beiden ausserhalb der Plazentarnerven befindlichen Randsäume haben sich, wie Fig. 3 und 3b zeigen, stark verbreitert; dafür aber sind die Ovularlappchen bedeutend kleiner, einfach lanzettlich, geblieben und ohne Ausbildung eines deutlichen Stieles allmählich bis zum Plazentarnerven hin verschmälert. Nur an den untersten und kleinsten Fiederchen bemerkt man hie und da als Ueberrest eines Seitenlappens noch ein undeutliches Zähnchen. Zumal in diesem Stadium kann man, vornehmlich auf der lauchgrau bereiften Unterseite des Fruchtblattes, deutlich wahrnehmen, wie der Plazentarnerv in jedes Fiederchen einen feinen Seitenast hineinsendet, der in diesem dritten Stadium einen unverzweigten Mittelnerv bildet, in den gelappten Blättchen des zweiten Stadiums jedoch sich einmal oder wiederholt verzweigt. In der soeben geschilderten Blüthe waren, wie Fig. 3 zeigt, ausnahmsweise sieben Fruchtblätter vorhanden; in der gleich gebauten Blüthe eines anderen Blütenstandes sowie überhaupt in den Blüthen aller übrigen Umbildungsstadien habe ich dieselben jedoch stets nur in der normalen Fünfzahl vorgefunden. Denen unseres zweiten und dritten Stadiums ungefähr entsprechende, aber an den Rändern eingerollte, also offenbar noch jugendliche Karpelle hat bereits ROSSMANN a. a. O. S. 661 beschrieben.

<sup>1)</sup> MASTERS a. a. O. S. 307.

Das folgende Stadium, wie es die Figg. 4, 4a und 4b darstellen, ist im ersten Blütenstand an den drei, im zweiten an den vier untersten Seitenästen erster Ordnung durch je eine Blüthe vertreten, und zwar in letzterem schon durch die vier sekundanen Endblüthen, in ersterem durch die drei unteren von den je zwei tertianen Endblüthen. Im zweiten Blütenstande ist also unter Ausfall der Stadien 1 und 3 die Verlaubung überall schon um eines oder, vom vierten ab, um zwei Stadien weiter vorgeschritten, als im ersten Blütenstande. Von dem dritten unterscheidet sich dieses vierte Stadium, wie es auch ROSSMANN (a. a. O. S. 660) bereits beobachtet hat, hauptsächlich durch die völlige Vereinfachung der Spreite des Fruchtblattes: die beiden Plazentarnerven haben sich dem Mittelnerven erheblich genähert; die Ovularläppchen sind vollständig mit dem grossen Mittellappen zu einer einheitlichen, eierzförmigen, mit kurzer, plötzlich abgesetzter Spitze versehenen Spreite verschmolzen, die beiden Randsäume hierdurch erheblich verbreitert und in regelmässigen Abständen von den parallelen Ovularnerven durchzogen. Am Grunde des Karpellstieles macht sich nunmehr auch eine Neigung zur Scheidenbildung bemerkbar, die schon im folgenden Stadium zur Ausbildung einer deutlichen, langen und breiten, von zwei häutigen, weisslichen Randflügeln gesäumten Scheide führt. Ausserdem zeigen sich schon im vierten und noch deutlicher im fünften Stadium auch noch Prolifikationserscheinungen, indem die Blütenachse durchwächst, zuweilen sogar ein oder zwei deutlich gestielte, dreilappige, den Ovularblättchen des zweiten Stadiums und den Endblättchen der gewöhnlichen Laubblätter gleichende Blättchen entfaltet und hie und da auch in den Achseln der Fruchtblätter Zweigknospen entstehen.

Im fünften Stadium, das sich im ersten Blütenstande in der oberen Tertianblüthe seiner drei unteren Seitenäste, im zweiten jedoch nur in der Sekundanblüthe des fünften, obersten Seitenastes findet, lassen sich ausser den bereits geschilderten Umbildungen auch noch die folgenden feststellen (siehe Fig. 5 und 5a). An den Kelchblättern verlängert sich der Stiel und verkürzt sich die Spreite, wodurch das ganze Blatt bis auf seine fingerige Monokotylennervatur den genau wie die Fruchtblätter nervierten Blumenblättern des dritten bis fünften und den Fruchtblättern des vierten Stadiums ähnlich wird. Die Spreite der Fruchtblätter hingegen wird dreilappig, wobei der Mittelnerv auf den Mittellappen, je ein Plazentarnerv mit den zugehörigen Ovularästchen aber auf einen Seitenlappen entfällt, sodass das ganze Karpell in Form und Nervatur den Endblättchen der gewöhnlichen Laubblätter ähnlich wird. Ausserdem werden nunmehr aber auch die Staubblätter schon deutlicher als bisher von der Verlaubung erfasst, was sich schon dadurch leicht bemerklich macht, dass sie nicht mehr welken, sondern laubartig grün sind. Die Verlaubung geschieht,

von den oberen Staubblättern zu den unteren fortschreitend, in der Weise, dass sich — und das ist höchst beachtenswerth — das Konnektiv über die vergrünten Theken hinaus zu einer kleinen, spathelförmigen, grünen Spreite vergrössert, an deren Grunde jederseits die Theken zunächst noch unverändert erhalten bleiben. In Folge dessen gleicht das ganze Blattgebilde jenen mit blattartig verlängertem Konnektiv versehenen normalen Staubblättern, wie sie sich bei vielen Coniferen, den Humiriaceen, der Loasacee *Cevallia*, der Flacourtiacee *Scolopia luzonensis* WARB., vielen Violaceen (ENGLER u. PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. II, 1 S. 66—111 Fig. 25 b—69 c; III, 4 Fig. 32; III, 6 a Fig. 38 C u. Fig. 11 B; III, 6 Fig. 151) und zahlreichen anderen Dikotylen finden. Bei fortschreitender Verlaubung, die schliesslich, wie bei den Fruchtblättern, zur Ausbildung einer grossen, breit lanzettlichen oder selbst dreilappigen Spreite und einer weiss berandeten Scheide führt, schwinden die Theken mehr und mehr, und in manchen Blüten kann man alle möglichen Stadien von Verlaubung der Staubblätter dicht neben einander finden, von fadenförmigen Gebilden mit nahezu normal geformten Antheren und nicht vergrössertem Konnektiv zu kleineren und grösseren spathelförmigen Blättchen mit oder ohne Theken und schliesslich bis zu dreilappigen, mit Scheiden versehenen, von den verlaubten Fruchtblättern nur noch durch ihre Stellung unterscheidbaren Blättchen.

Diese allmählich fortschreitende Verlaubung der Staubblätter führt schliesslich hinüber zum sechsten Stadium, zu welchem man, da sich nunmehr keine einzelnen Umbildungsstufen mehr scharf gegen einander abgrenzen lassen, die Endblüthen aller noch folgenden Verzweigungen rechnen kann. Durch Umbildung der meisten Staubblätter zu spathelförmigen und Verkümmern der Frucht- und der obersten Staubblätter zu ebensolchen Blättchen haben sich diese Blüten zu grünen Röschen umgebildet, in denen sich, wie Fig. 6 und 6 a zeigen, Staub- und Fruchtblätter und etwa noch vorhandene Prolifikationsprodukte überhaupt schon nicht mehr unterscheiden lassen. Allmählich geht dann die eingetretene Verkümmern so weit, dass die Blüten der letzten kleinen Verzweigungen nur noch aus Häufchen kleiner, unentwickelter Blättchen bestehen, die von den zehn ebenfalls schon stark verkümmerten, kleinen, spathelförmigen, nur eben noch unterscheidbaren Kelch- und Kronblättern umgeben sind.

Gehen wir nun dazu über, die sich aus den geschilderten Thatsachen ergebenden theoretischen Schlussfolgerungen zu ziehen, so geht wohl zunächst auch aus den von mir beobachteten Verlaubungen wenigstens das wieder mit untrüglicher Sicherheit hervor, dass zum mindesten der Funiculus der Samenanlage mit der Rhaphe einem Fiederlappen des Fruchtblattes entspricht, wie das ja auch bereits von BRONGNIART nachgewiesen und von ROSSMANN, NORMAN, ČELAKOVSKY und PAX bestätigt worden



ist. Für eine sichere Deutung der Integumente und des Knospenkernes sind nun zwar die von mir beobachteten Umbildungsstadien zu sprunghaft und lückenhaft, doch ist es ja bereits durch die Beobachtungen und Beweisführungen von NORMAN, ČELAKOVSKY und PAX hinreichend und wider jeden Zweifel erwiesen, dass auch die Integumente keineswegs Blattorgane einer Knospe, sondern lediglich wulstartige Randerhebungen des Funicularfiederchens sind, die sich, wie ČELAKOVSKY a. a. O. S. 375 sehr treffend bemerkt, mit den randständigen Indusien mancher Farne vergleichen lassen, der Nucellus aber lediglich als eine aus der Oberseite des Funicularblättchens hervorgesprossene Emergenz, einem Farnsporangium gleichwerthig, aufzufassen ist.

Höchst merkwürdig ist es nun, dass gerade ČELAKOVSKY die für *Delphinium* und *Aquilegia* bereits von BRONGNIART und ROSSMANN klar und deutlich dargelegte und für die Angiospermen im Allgemeinen von ihm selbst mit ganz besonderem Eifer vertretene sogen. Foliolartheorie <sup>1)</sup> für die Coniferen mit gleichem Eifer zurückweist.<sup>2)</sup> Denn was ist es schliesslich anderes, als eine Anwendung von ČELAKOVSKY's Foliolartheorie auf die Coniferen, wenn DELPINO die Fruchtschuppe der Abietineen für ein Verwachsungsprodukt zweier Seitenlappen der Deckschuppe erklärt und die letzteren damit zwei verwachsenen Funikeln der Angiospermen gleichgesetzt werden?<sup>3)</sup> Gerade die häufigen Verlaubungen der Fruchtblätter und Samenanlagen von *Aquilegia* und die von ČELAKOVSKY und anderen Beobachtern daraus gezogenen Schlussfolgerungen sind nur wieder eine weitere wichtige Stütze für DELPINO's Deutung der Abietineen-fruchtschuppe. Das die Samenanlagen zwar noch auf der morphologischen Unterseite tragende, mit den Ovularfiedern aber schon

<sup>1)</sup> Der Ausdruck Foliolartheorie scheint mir deswegen nicht ganz passend, weil es sich nicht um wirkliche, abgegliederte Blättchen handelt, sondern nur um mit der Hauptspreite in ununterbrochenem Verbande stehende Fiederlappen.

<sup>2)</sup> ČELAKOVSKY im Bot. Centralbl. X (1882) S. 312—16, LXXXVII (1901) S. 374—6 u. in PRINGSH. Jahrb. XXXV (1900) S. 407—48 Taf. 10—11. Weiteres über diesen Gegenstand siehe bei WILLKOMM in JUST Jahrb. VIII, 1 (1883) S. 126; KRAMER in Flora LXVIII (1885) S. 519—28, 544—68 Taf. 9; MASTERS a. a. O. S. 124, 220—21, 282—3, 548; NOLL in Bot. Centralbl. LX (1894) S. 131—134, Naturw. Rundschau 1894 S. 630, Sitzungsber. niederrhein. Ges. Nat.- u. Heilk. Bonn (Mai 1894), Centralbl. ges. Forstwesen XXI (1895) S. 92; RADAIS im Bot. Centralbl. LXI (1895) S. 329—31; CHRIST in Flora LXXX (1895) S. 456; WORSDELL in Ann. of bot. XIV (1900) S. 39—82; BESSEY im Bot. Centr. LXXXIX (1902) S. 490; STENZEL in Bibl. bot. LV (1902) S. 6—20; PILGER in ENGL. Jahrb. XXXI (1902) Litt. S. 1—16.

<sup>3)</sup> Es kann hier selbstverständlich nur an eine kongenitale Verwachsung gedacht werden und statt eines Blattes mit verwachsenen Funicularfiedern könnte man sich die nur ganz am Grunde kongenital verwachsene Deck- und Fruchtschuppe auch als ein einheitliches, durch ähnliche Wachstumsvorgänge, wie die schild- und becherförmigen Laubblätter, entstandenes Gebilde vorstellen.

nach innen zusammengefaltete Karpell der Abietineen kann geradezu schon als ein Vorläufer des vollständig zu einem zylindrischen Hohlraum zusammenschliessenden Fruchtblattes der Polycarpicae angesehen werden. Unter den Beweisgründen, die PENZIG<sup>1)</sup> zu Gunsten dieser DELPINO'schen Foliolartheorie in's Feld führt, ist ausser den Fällen, in denen sich der Achselspross der hierbei mit herangezogenen Prolifikationserscheinungen zwischen der Zapfenspindel und der Fruchtschuppe entwickelt, zumal auch das Vorkommen zwitteriger Zapfen von ganz besonderer Beweiskraft. Doch auch der Vergleich mit den nahe verwandten Cycadeen, bei denen abgesehen von der im Folgenden (S. 15) zu besprechenden Gattung *Noeggerathia* etwas der Doppelschuppe der Abietineen Aehnliches nirgends vorkommt, zwingt uns, den Coniferenzapfen nicht als Blütenstand, sondern mit EICHLER als einfache Blüthe zu betrachten. Denn gerade auch dieser einfache Blütenbau gehört mit zu den sicheren Beweisen für die Zusammengehörigkeit und das verhältnismässig hohe Alter beider Familien und ist neben den übrigen Merkmalen dieser Pflanzengruppe von ganz besonderer Wichtigkeit für eine natürliche Abgrenzung der Gymnospermen.

Schon wegen ihrer hoch entwickelten, kätzchenförmigen Blütenstände, ihrer bereits stark reduzierten, offenbar, wie die ♂ Blüten von *Welwitschia* verrathen, nicht von denen heterosporer Pteridophyten und der diklinen Gymnospermen, sondern von zwitterigen Dikotylenblüthen abzuleitenden Blüten, wegen des Vorkommens von Synandrien und eines Nährfortsatzes am Keimling, dann aber auch wegen ihres ausgeprägten, mit wohl entwickelten Gefässen versehenen Dikotylenholzes, ihrer ausnahmslos gegen- oder wirtelständigen Blätter, der Dikotylenblätter von *Gnetum* u. s. w. sind daher die Gnetaceen von den Gymnospermen zu entfernen und als stark reduzierte Typen bei den Dikotylen unterzubringen.

Auch LOTSY hat bereits die hochgradige Reduktion von *Gnetum* erkannt und dieser Ansicht in den *Annal. jard. bot. Buitenzorg* XVI (1899) S. 100 und 103 klar und deutlich Ausdruck gegeben in den höchst bemerkenswerthen Sätzen: „The sexual apparatus of the Gnetoideae is much more reduced than that of the Angiosperms; no Gnetacea has ever been an Angiospermic ancestor; while in the Angiospermic line the archegonium has been reduced to a simple cell, the reduction in the *Gnetum*-line has been pushed to its outmost limit viz. to a single nucleus.“

<sup>1)</sup> PENZIG, *Pflanzenzeratologie* II (1894) S. 485—491. Vielleicht wäre es des gegenwärtigen Standes und der Bedeutung dieser Wissenschaft würdiger, wenn man statt des mittelalterlichen, aber allerdings noch allgemein verständlichen Ausdrucks Teratologie den freilich etwas langathmigen Namen Metamorphologie einführte.

Aus diesen Sätzen scheint mir nun aber keineswegs die Nothwendigkeit hervorzugehen, die Gnetaceen unabhängig von den Gymnospermen und Angiospermen neben ihnen unmittelbar von heterosporen Gefässkryptogamen abzuleiten. Dass keine Gnetacee der Stammvater von Angiospermen gewesen ist, glaube ich LOTSY gerne; aber sollte nicht vielleicht das Umgekehrte möglich sein? Schon das wichtige Ergebnis von LOTSY's Untersuchungen, dass der Geschlechtsapparat von *Gnetum* weit mehr reduziert ist, als derjenige der Angiospermen, hätte ihn zu der Frage drängen müssen, ob nicht vielleicht die Gnetaceen, wenn sie nun doch einmal von den übrigen Gymnospermen entfernt werden müssen, das stark reduzierte Endglied irgend einer Gruppe der Angiospermen sind. Nach LOTSY entwickeln sich in dem sog. Nucellus von *Gnetum Gnemou* bis zu fünf Embryosackmutterzellen. Warum gerade fünf, also diejenige Zahl, die in den Blütenorganen der Dikotylen eine so ausserordentliche Rolle spielt? Sollte hier nicht ein ähnlicher Fall vorliegen, wie bei den Loranthaceen, und die innerste Hülle der weiblichen Blüthe von *Gnetum* nicht als Integument, sondern als Fruchtknoten, der sog. Nucellus aber als Plazentarhöcker des fünfblättrigen Fruchtknotens mit fünf rudimentären Samenanlagen zu deuten sein? LOTSY selbst bemerkt a. a. O. S. 88, dass die Röhre der Hülle, die er als Integument ansieht, als Narbe funktioniert; ferner ist man doch eigentlich von der Ansicht, dass es bei den Phanerogamen axile Samenknospen gäbe, schon längst abgekommen und eine Samenanlage ohne Fruchtblatt nicht gut denkbar; schliesslich stimmen STRASSBURGER's von LOTSY als Fig. 20—23 wiedergegebene Figuren des sog. Nucellus von *Gnetum* und seiner Embryosackmutterzellen in überraschender Weise überein mit TREUB's in ENGL. PRANTL's Natürl. Pflanzenfam. III, 1 S. 172, Fig. 119 B—D wiedergegebenen Zeichnungen der mit den Fruchtblättern kongenital verwachsenen Plazenta von *Viscum articulatum* und ihrer Embryosackmutterzellen. Wie bei den Loranthaceen und *Balanophora*, so theilt sich auch bei *Gnetum* jede Embryosackmutterzelle zunächst nur in zwei Tochterzellen. Durch ihre Ringnarben zurücklassenden Blätter und ihre in Folge dessen deutlich gegliederten Stengel sind *Gnetum* und *Viscum album* einander auffallend ähnlich und auch die Keimblätter von *Welwitschia* gleichen, wie leicht aus den Figuren in ENGLER PRANTL II, 1 S. 126 und III, 1 S. 159 ersichtlich ist, den Laubblättern unserer Mistel in hohem Grade. Wie ich andernorts ausführlicher auseinandersetzen werde, stehen die Santalalen einschliesslich der Proteaceen in enger Beziehung zu den Campanulaten, und auch die Euphorbiaceen und Urticalen, ja vielleicht sogar die Malpighiaceen, gehören nebst einer Reihe weiterer Familien zur Gruppe der Passifloralen und Campanulaten. Nach EICHLER in ENGLER

PRANTL II, 1 S. 121 sollen aber die Früchte von *Gnetum urens* Brennhaare haben, wie sie bekanntlich auch bei Urticaceen, Euphorbiaceen, Loasaceen und *Malpighia urens* vorkommen. Ferner findet sich der eigenartige Stemmfortsatz des Keimlings von *Gnetum* und *Welwitschia* auch beim Kürbis und bei *Acanthosicyos* wieder (siehe ENGL. PRANTL IV, 5 S. 24, Fig. 15 B). Auch der Bau der Achse und die Form und Anordnung der Brakteen und Blüten der kätzchenförmigen Blütenstände bieten bei den Gnetaceen und Loranthaceen, wie die Abbildungen in ENGL. PRANTL II, 1 Fig. 76, 77, 80 und III, 1 Fig. 111, 127, 132 A, 133 zeigen, mancherlei Vergleichspunkte. Ob man nun die Gnetaceen geradezu mit den Loranthaceen vereinigen können oder sie als eigene Familie der Santalalen zu behandeln hat, das müssen eingehendere vergleichende Untersuchungen lehren.

Wie bei den echten Gymnospermen, so fehlt auch bei *Ephedra* der für *Gnetum* und *Welwitschia* charakteristische Stemmfortsatz des Keimlings. Es scheint mir daher noch durchaus fraglich zu sein, ob sie überhaupt zu den Gnetaceen gehört oder vielleicht besser den Amentaceengattungen *Casuarina* und *Myrothamnus* zu nähern ist.

Auch mit den wirteligen jungen Fruchtständen mancher *Lonicera*-arten der Sektion *Caprifolium* haben übrigens die weiblichen Blütenstände von *Gnetum* grosse Aehnlichkeit, und zwar beruht das möglicher Weise ebenfalls auf natürlicher Verwandtschaft. Es gehören nämlich *Sambucus*<sup>1)</sup> nach seinem dicken, weichen Mark, seinen gefiederten, gesägten Blättern, seinen doldenartigen Blütenständen, seinen kurzen Griffeln, seinem eigenartigen Geruch, seinen Harzschlänchen und dem Coniingehalt von *S. nigra*, ferner *Viburnum*<sup>1)</sup> wegen seiner Scheindolden, seiner kurzen Griffel und der grossen Randblüthen von *V. Opulus* und schliesslich auch die Adoxaceen zu den Umbellifloren. Ausserdem haben wahrscheinlich auch die Gattungen *Triosteum*, *Alseuosmia*, *Silvianthus* und *Carlemannia* wegen ihrer morphologischen und anatomischen Abweichungen aus der Familie der Caprifoliaceen auszuscheiden. Die letztere würde dann nach dieser gründlichen Säuberung scharf geschieden sein von den Rubiaceen, die nunmehr zu den Contorten neben die Loganiaceen zu stellen wären. Der Rest der bisherigen Rubialen, nämlich die eigentlichen Caprifoliaceen, die Valerianeen und Dipsaceen, liesse sich zwar vielleicht wegen seiner ausgesprochenen Neigung zur Spornbildung, die sich freilich unter den Passifloralen und Campanulaten auch bei den Violaceen wiederfindet, noch als besondere Gruppe aufrecht erhalten, würde aber doch in allernächste Nähe der Campanulaten und Santa-

<sup>1)</sup> Vgl. K. FRITSCH im Bot. Centralbl. L (1892), S. 137—39 und 168—70, LII (1892), S. 81—82; HÖCK ebenda LI (1892), S. 233—34; H. HALLIER, Ampelideen (1896), S. 318.

lalen zu stellen sein, womit dann HÖCK wenigstens bezüglich der von mir bisher angezweifelten Verwandtschaft der *Caprifoliaceen*-gruppe mit den *Campanulaten* Recht behalten würde.<sup>1)</sup>

Besonders klar und deutlich ist der Bau des Fruchtblattes der Coniferen bei *Cryptomeria japonica* ersichtlich. Das Fruchtblatt verbreitert sich hier allmählich aus langem, kantigem, keilförmigem Stiel zu einem schildförmig abgeflachten Scheitelstück, an dem man deutlich die Fruchtschuppe von der ihr aufgelagerten Deckschuppe unterscheiden kann. Die erstere ist in 5—7 aufrechte, parallele, spitze, nadelförmige Lappen gespalten, die vom Mittellappen bis zu den beiden Randlappen hin gleich Orgelpfeifen allmählich an Länge abnehmen. Die ganze Schuppe macht dadurch bei oberflächlicher Betrachtung durchaus den Eindruck eines einheitlichen, symmetrischen Gebildes. Durch eine genauere Untersuchung wird man jedoch bald eines anderen belehrt. Zunächst ist es nämlich höchst bemerkenswerth, dass die Zahl der Lappen sehr häufig eine gerade (6) ist, ohne die geringsten Anzeichen dafür, dass der Mittellappen verkümmert wäre. Auch an diesen sechslappigen Fruchtschuppen lässt sich vielmehr meist noch ein deutlicher, durch besondere Länge ausgezeichneter Mittellappen unterscheiden, sodass also schon hier von Symmetrie durchaus nicht mehr die Rede sein kann. Doch auch die Fruchtschuppen mit einer ungeraden Zahl von Lappen sind durchaus nicht immer symmetrisch, vielmehr ist sehr häufig der eine der beiden Randlappen etwas kleiner als der andere. Wie lässt sich nun diese auffällige Neigung zu asymmetrischer Ausbildung der Fruchtschuppe in befriedigender Weise erklären? Durch die Annahme, dass die Fruchtschuppe ein einheitliches, normal mit der Oberseite gegen die Abstammungsachse gerichtetes Blattgebilde sei, doch gewiss nicht; in der einfachsten und einleuchtendsten Weise aber durch die Foliolartheorie, d. h. durch die Annahme, dass die Lappen der Fruchtschuppe Cycadeenfiedern entsprechen, dass sie einwärts gefaltete und mit einander verwachsene Seitenfiedern der Deckschuppe sind. Bei den meisten Cycadaceen sind bekanntlich die Blätter alternierend gefiedert; es hängt also lediglich davon ab, auf wieviel Seitenfiedern der Prozess des Einwärtsbiegens sich erstreckt, ob die Fruchtschuppe von *Cryptomeria* 5-, 6- oder 7-lappig ist, und auch die ungleiche Grösse ihrer beiden äussersten Lappen erklärt sich leicht aus der Wechselstellung der Cycadeenfiedern. Doch auch die Form der Lappen der Fruchtschuppe weist auf's Deutlichste auf die Entstehung der letzteren aus Seitenfiedern der Deckschuppe hin. Während diese nämlich auf der Aussenseite deutlich vorspringend gekielt, auf der Innenseite hingegen abgeflacht oder selbst rinnenförmig

<sup>1)</sup> Siehe F. HÖCK im Bot. Centr. a. a. O. und LXXVI (1898), S. 175, in ENGL. Jahrb. XXXI, 3 (1901), S. 410, in Natur und Schule I, 3 (B. G. TEUBNER 1902), S. 136.



ausgehöhlt ist, ist an den Lappen der Fruchtschuppe das Umgekehrte der Fall; sie haben an der der Zapfenspindel zugewendeten Seite meist einen mehr oder weniger deutlichen Kiel, gegen die Deckschuppe hin sind sie jedoch abgeflacht oder selbst schwach konkav. Zumal an den beiden Randlappen ist dies oft sehr deutlich; sie sind nämlich häufig noch nicht vollständig nach innen eingefaltet, sondern mit dem anadromen, der Deckschuppe benachbarten Rande noch gegen die letztere hin seitlich nach aussen gerollt. Doch auch da, wo dies nicht der Fall ist, setzt sich der absteigende Rand der Deckschuppe ununterbrochen in den aufsteigenden Aussen- oder Oberrand der beiden Seitenlappen der Fruchtschuppe fort. Ferner zieht sich zwischen Deck- und Fruchtschuppe und ihren beiden seitlichen Commissurahrändern eine flache, grabenartige Vertiefung hin; das ganze Fruchtblatt macht dadurch den Eindruck eines zerschlitzten, gegen die Zapfenspindel hin flachgedrückten Trichters und ist offenbar auch durch ähnliche Wachstumsvorgänge entstanden, wie die schild- und becherförmigen Blätter von *Nelumbium*, *Nepenthes*, *Codiaeum* u. s. w. und das schildförmige Staubblatt von *Taxus* und *Equisetum*. An jungen *Cryptomeria*-zapfen des botanischen Gartens glaube ich auch bemerkt zu haben, dass der Zahl der Lappen der Fruchtschuppe eine ungefähr gleiche Zahl von Samen entspricht, sodass also jede Fieder des Fruchtblattes, wie bei *Cycas*, nur einen Samen trägt und auch durchaus den Funikularfiedern von *Aquilegia* vergleichbar ist. Auch EICHLER giebt in ENGL. PRANTL II, 1 S. 90 für jedes Fruchtblatt von *Cryptomeria* 3—6 Samen an. Unter dem Gewicht dieser zahlreichen Thatsachen kann man sich wohl kaum mehr der Annahme verschliessen, dass die 5—7 Lappen der Fruchtschuppe von *Cryptomeria* ebenso vielen fertilen Seitenfiedern des Fruchtblattes entsprechen, und aus der meist ungeraden, in ihrer Morphogenie begründeten Zahl dieser Fiedern ist ersichtlich, dass CELAKOVSKY'S Einwurf, die an abnormen Fichtenzapfen auftretende Spaltung der Fruchtschuppe in einen Mittellappen und zwei Seitenlappen liesse sich durch DELPINO'S Foliolartheorie nicht erklären<sup>1)</sup>, nichtig ist.

Aus einer noch viel grösseren Zahl von Fiedern der Deckschuppe scheint nach ENGL. PR. II, 1 Fig. 47C und nach dem Material unseres Museums die Fruchtschuppe von *Taxodium distichum* zusammengesetzt zu sein, doch sind hier nur zwei Fiedern fertil, auch ist hier die Verwachsung von Deck- und Fruchtschuppe eine viel innigere als bei *Cryptomeria* und von einem Trichter zwischen beiden kaum mehr irgendwelche Spur vorhanden. Dies Verhalten führt hinüber zu den Cupressineen, bei welchen Deck- und Fruchtschuppe schon nicht mehr recht von einander unterschieden werden können und nur aus der ventralen Stellung der Samen auf das Vorhandensein einer Fruchtschuppe geschlossen werden kann.

<sup>1)</sup> CELAKOVSKY im Bot. Centralbl. LXXXVII (1901) S. 375.

Auch die Ligula mancher Araucarien ist offenbar nichts als eine um  $180^\circ$  nach innen geschlagene Funikularfieder der Deckschuppe, und die stets ventrale Stellung der Samen deutet darauf hin, dass diese Ligularbildung bei den Coniferen auch da, wo die Fruchtschuppe spurlos mit der Deckschuppe verschmolzen ist, wie bei *Dammara*, doch allgemein verbreitet ist. Selbst *Gingko* macht hier durchaus keine Ausnahme; so bilden SEWARD und GOWAN in den Ann. of bot. XIV (1900) Taf. 9 Fig. 2 u. 3 ein Fruchtblatt desselben ab, an welchem die drei untersten, ältesten Funikularfiedern sich aus dem Verbande des Mittellappens und dreier kleiner Funikularläppchen herausgelöst und hier allerdings anscheinend nicht oberhalb, sondern unterhalb der letzteren eine Art abgesonderter, dreifingeriger Fruchtschuppe gebildet haben. Auch ČELAKOVSKY's Behauptung, DELPINO's Plazentartheorie sei auf *Gingko* gar nicht anwendbar<sup>1)</sup>, trifft also nicht zu. Wenn übrigens ČELAKOVSKY hier von einer „Plazentartheorie“ und PENZIG von „Plazentarlappen“ spricht, so bedarf auch dieses einer Berichtigung. Die Fruchtschuppe der Abietineen entspricht nicht der Plazenta oder Samenleiste der Angiospermen, sondern, wie aus einem Vergleich mit den verlaubten Fruchtblättern unserer *Aquilegia* hervorgeht, den Funikeln.

Sehr lehrreich sind auch die von ZEILLER<sup>2)</sup> abgebildeten fossilen Coniferen. In den lockeren Zapfen von *Voltzia heterophylla* (Fig. 192) z. B. sind die Fruchtblätter noch ganz einfach, keilförmig, allmählich in einen kurzen Stiel zusammengezogen, am Oberrande mit 3—5 halbkreisförmigen Lappen und zwei bis drei Samen tragend, deren Stellung ZEILLER jedoch nicht näher angiebt. An den schmal bandförmigen, schlangenzungenartig gespaltenen Fruchtblättern von *Dicranophyllum gallicum* (Fig. 184) hingegen stehen die zahlreichen Samen deutlich in zwei noch seitlichen Längsreihen. Ganz ähnlich verhält sich *Palissya Brauni* (Fig. 193), nur scheinen hier die Ovularfiedern bereits nach oben zusammengeschlagen zu sein, und bei *Trichopitys heteromorpha* (Fig. 182) endlich haben sich die langen Funikularfiedern zu einer langen, schmalen, gefiederten „Fruchtschuppe“ vereinigt, die nur noch am Grunde mit der bandförmigen, wiederholt gabelspaltigen „Deckschuppe“ ventral verwachsen ist.

Auch den nahe verwandten Cycadaceen scheint übrigens diese eigenartige Ligularbildung der Sporophylle nicht vollständig abzugehen; ich erwähnte in dieser Hinsicht oben auf S. 10 schon ganz kurz die den Cycadaceen sehr nahe stehende palaeozoische Gattung *Noeggerathia*. Die langen, alternierend einfach gefiederten Fruchtblätter dieser eigenartigen Pflanze sind in ihrer unteren Hälfte mit einfachen, keilförmigen,

<sup>1)</sup> ČELAKOVSKY im Bot. Centralbl. LXXXVII (1901) S. 375.

<sup>2)</sup> R. ZEILLER, *Éléments de Paléobotanique* (Paris 1900) S. 254—269.

der Blattspindel in der für die Cycadaceen charakteristischen Weise schief ansitzenden und wie bei den meisten Cycadaceen und den Bennettitaceen parallel und gabelig nervirten sterilen Fiedern besetzt. Betrachtet man nun in POTONIÉ's Abbildung in ENGL. PR. I, 4 Fig. 481 die drei bereits von den Sporangien befreiten Fiedern etwa im zweituntersten Fünftel des fertilen Theils des Blattes, so kann man sich kaum der Ueberzeugung erwehren, dass auch hier durch paarweise Verwachsung fertiler Fiedern den Fruchtschuppen von *Larix*, *Picea* und *Abies* ähnliche Gebilde zu Stande gekommen sind. Nur scheinen sich hier die fertilen Fiedern nicht, wie bei den Coniferen, um  $180^\circ$  gedreht, sondern ihre ursprüngliche, mit dem Rücken gegen die Blattspindel gerichtete Stellung beibehalten zu haben. Es wäre das aber um so merkwürdiger, als daraus gefolgert werden müsste, dass bei *Noeggerathia* im Gegensatz zu den Cycadaceen und Coniferen die Sporangien auf der Oberseite des Blattes stehen. Uebrigens geht dies aus POTONIÉ's Abbildung durchaus nicht mit voller Sicherheit hervor, und es ist auch die Möglichkeit nicht ganz ausgeschlossen, dass bei den Sporangenschuppen von *Noeggerathia* die Unterseite nach oben gekehrt ist und also die Sporangien ebenso unterseits stehen, wie bei den Cycadaceen und Coniferen. Auf jeden Fall aber kann hier nicht, wie POTONIÉ meint, von einem Mittelring zwischen Spross und Blatt die Rede sein, mag man sich das nun als Rückschlagserscheinung vorstellen oder gar — bei einer so hoch im Stammbaum, über den Marattiaceen und himmelweit über den dichotomen Thallophyten stehenden Form! — als primäres Erbstück aus der Zeit der ersten allmählichen Umbildung von Thallusgabelstücken in Stengel und Blätter.

Auch bei anderen Cycadaceen zeigen die Sporophylle mancherlei Uebereinstimmung mit denjenigen der Coniferen. So sind sie bei *Ceratozamia mexicana* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 7 G) am quer abgestutzten Scheitel jederseits in einen dornigen Zahn verlängert, und der Mittelappen ist meist vollständig unterdrückt. An vielen Schuppen eines männlichen Zapfens unseres Hamburgischen Museums ist er jedoch wohl entwickelt und bald hakig zurückgekrümmt, bald gerade nach vorn gerichtet. Besonders in letzterem Falle ähnelt die Schuppe sehr der dreilappigen Deckschuppe von *Abies*, *Tsuga* und *Larix* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 32, 37—40) und weist deutlich darauf hin, dass die Sporophylle der Zamieen und Coniferen aus gefiederten Cycadeen-sporophyllen entstanden sind; die Seitenlappen der Sporophylle von *Ceratozamia* und der Deckschuppe der genannten Abietineen entsprechen offenbar den obersten, sterilen Seitenfiedern des Fruchtblattes von *Cycas revoluta*, und auch in der Spreite des Staubblattes der Coniferen ist nach den Abbildungen in ENGL. PR. II, 1 Fig. 30—68 dieser fieder- bezügl. (bei



*Gingko*) fächerförmige Bau meist noch durch eine feine fiederige Linierung und eine feine Zähnelung des Randes angedeutet, in ganz ähnlicher Weise wie am Fruchtblatt von *Cunninghamia* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 21, 4), *Cycas circinalis* und *C. Normanbyana* (ebenda Fig. 7 B u. C). Ebenso deutet auch die Nervatur des Fruchtblattes der Zamieen (Ann. of bot. XII, 1898, Taf. 17—18 Fig. 5 u. 17) darauf hin, dass sein dickes Scheitelstück sich aus kongenital verwachsenen Fiederlappen zusammensetzt und auch die beiden Samenanlagen umgebildete Blattfiedern sind.

Nach PENZIG, Pflanzenerat. II (1894) S. 486 hat bereits DELPINO die „Antispermie“ der Coniferen mit der „Antisporie“ von *Aneimia* und den Ophioglossaceen verglichen. In der That kann man die der sterilen Hauptspreite dieser Farne gegenüberstehenden fertilen Fiedern ebenso, wie bei *Marsilia* und vielleicht auch *Sphenophyllum*, wo aber die fertilen und sterilen Theile des Sporophylls die gleiche Orientierung zur Abstammungsachse haben (vgl. oben *Noeggerathia*), als die ersten Anfänge von Ligularbildung betrachten. Auch die von einem mehr oder weniger deutlichen Gefässbündel gestützte Ligula der meisten Lycopodialen (ENGL. PR. I, 4 Fig. 398, 416, 417, 426, 427, 458, 462; Ann. of bot. XII S. 256—9 mit Fig.) ist offenbar nichts anderes als eine stark verkümmerte, aus einer oder mehreren nach innen geschlagenen Fiedern des Sporophylls gebildete „Fruchtschuppe“. Bei manchen Selaginellen (a. a. O. Fig. 398) ist die Ligula der jugendlichen Fruchtschuppe von *Cunninghamia* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 21, 4) einigermaassen ähnlich. Endlich scheinen mir auch die Honigtasche der Blumenblätter von *Ranunculus*, die Ligularschuppen der Blumenblätter von Sileneen, Resedaceen und Sapindaceen, ja vielleicht auch das Blatthäutchen der Gramineen mit der Fruchtschuppe der Coniferen vergleichbar, also durch Einfaltung von Blattfiedern entstanden zu sein.<sup>1)</sup>

Kehren wir jedoch nach dieser längeren Abschweifung wieder zum eigentlichen Gegenstande unserer Betrachtungen, zu den verlaubten Fruchtblättern und Samenanlagen von *Aquilegia* zurück, die wir oben auf S. 9 verlassen haben! Was hier die Deutung des Nucellus als eine dem Makrosporangium heterosporer Pteridophyten entsprechende Emergenz des Funikularblättchens anlangt, so ist auch jene Ansicht nicht allzuweit gefehlt, welche ihn für eine Knospe erklärt, nur darf man dabei natürlich nicht an eine mit Niederblättern versehene Zweigknospe denken. Wir dürfen ja nicht vergessen, dass die Grenzen, die wir zwischen den einzelnen Organen ziehen, nur künstliche Hilfsmittel zur Unterstützung unseres menschlich unvollkommenen Gedächtnisses sind, Grenzen, die in der Natur keineswegs so scharf und deutlich vorhanden sind, und dass sich auch zwischen Emergenzen und wirklichen Knospen kein prinzipieller

<sup>1)</sup> Siehe auch ČELAKOVSKY in PRINGSH. Jahrb. XI (1878) S. 143.

Unterschied feststellen lässt. Es ist daher durchaus nicht für die Deutung des Nucellus als Emergenz oder als Knospe entscheidend, wenn bei *Alliaria* und *Nigella damascena* eine Umwandlung desselben in einen beblätterten Zweig beobachtet worden ist.<sup>1)</sup> Liegt es doch bekanntlich vollkommen in der Macht des Gärtners, durch Einhaltung gewisser Bedingungen aus beliebigen Zellen des Blattfleisches von Begonien, Gesneraceen u. s. w. Zweigknospen zu erzeugen.<sup>2)</sup> Auch die Conidien der Pilze sind bekanntlich nichts anderes als einzellige Knospen. Demnach wäre es also ein ziemlich müßiges Beginnen, sich darüber, ob der Nucellus nur eine Emergenz oder eine wirkliche Knospe sei, allen Ernstes streiten zu wollen.

Zumal durch Fruchtknoten mit langen, fadenförmigen Griffeln und grossen, blattartigen Narben, wie sie z. B. bei vielen Euphorbiaceen vorkommen, hat sich vielfach die Ansicht eingebürgert, der den Fruchtknoten bildende Theil des Fruchtblattes entspräche der Scheide, der Griffel dem Stiel und die Narbe der Spreite des Laubblattes.<sup>3)</sup> Aus solchen Umbildungen, wie wir sie bei *Aquilegia* gefunden haben, und zumal aus den Stadien 2 und 3, in denen die Samenanlagen als Fiederlappen aus dem unteren Theil der Spreite entspringen und die letztere durch einen langen, dünnen Stiel getragen wird, an dessen Grunde sich in den folgenden Stadien eine deutliche Scheide entwickelt, geht indessen, was auch schon ROSSMANN (a. a. O. S. 660) richtig erkannte, unzweideutig hervor, dass wenigstens bei *Aquilegia* auch am normalen Fruchtblatt sein die Samenanlagen tragender Theil der Spreite entspricht, Griffel und Narbe aber nur eine Ausgliederung der Spreitenspitze sind und also normaler Weise weder Stiel noch Scheide ausgebildet wird. Der sich durch die in den Stadien 2 und 3 auftretenden Fiederblätter aufdrängende Vergleich des Angiospermenfruchtblattes mit demjenigen von *Cycas* legt aber die Annahme nahe, dass bei den Angiospermen ganz allgemein der fruchtbare Theil des Fruchtblattes sammt Griffel und Narbe der Spreite des Laubblattes entspricht und dass nur in solchen Fällen an die Möglichkeit, dass ein Stiel vorhanden sei, gedacht werden kann, in denen, wie bei der Erbse, sowie vielen Capparideen, Passifloraceen und Sterculiaceen, ein deutliches, nacktes Gynophor vorhanden ist. Ob jedoch dieses Gynophor thatsächlich dem Stiel des Laubblattes gleichwerthig oder aber eine Verlängerung der Blütenachse ist, das muss in jedem einzelnen Falle erst die Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Metamorphologie erweisen.

<sup>1)</sup> MASTERS a. a. O. S. 306. Vgl. auch Fig. 157.

<sup>2)</sup> Vgl. auch RACIBORSKI'S Aufsatz über die Adventivknospen an den Blattscheiden von *Angiopteris*. — Naturw. Wochenschrift XVII (1902) S. 536—7.

<sup>3)</sup> Siehe z. B. MASTERS a. a. O. S. 299, für den sich sogar das Ovar von *Aquilegia* als aus den Blattscheiden bestehend erweist.

Auch hier hat man übrigens stets im Auge zu behalten, dass ja in der Natur scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Organen der Pflanze nicht vorhanden sind, dass auch zwischen Nebenblättern, Scheide, Stiel und Spreite des Blattes kein durchgreifender Unterschied besteht, dass also der Stiel kein Organ *sui generis* ist, wie es solche überhaupt im eigentlichen Sinne des Wortes für einen Anhänger der Entwicklungslehre nicht giebt<sup>1)</sup>, sondern dass vielmehr der Stiel weiter nichts ist, als ein stark zusammengezogener Theil der Spreite, also eines aus dem flachen Thallus dichotomer Thallophyten durch Uebergipfelung entstandenen Kurztriebes. Hiernach würde es sich von selbst als fruchtlose Haarspalterei kennzeichnen, wenn man sich darüber streiten wollte, ob in einem gegebenen Falle das Gynophor noch zur Spreite des Karpells zu rechnen oder dem Stiel des Laubblattes gleichzusetzen sei. Von Wichtigkeit ist es nur, daran festzuhalten, dass die Samenanlagen als Fiederlappen des Karpells zu betrachten, mithin der Samenanlagen tragende Theil des letzteren in allen Fällen mit zur Spreite zu rechnen ist.

Was nun speziell P. MAGNUS's Beobachtung verlaubter Fruchtblätter, die angeblich nur aus einer in das pfriemenförmige Rudiment des Griffels verlängerten Scheide bestehen<sup>2)</sup>, anlangt, so beruht dieselbe auf einer verkehrten Aneinanderreihung und Deutung der beobachteten Umbildungsstadien. Wenn wirklich die ganzrandigen Fruchtblätter seiner kleineren, die Zweige höherer Ordnung abschliessenden Blüten dem normalen Fruchtblatt ähnlicher waren, als die fiederlappigen der grösseren und älteren Blüten, so ist dies nur eine zufällige, aber nicht durch den genetischen Zusammenhang bedingte Aehnlichkeit. Ein Vergleich mit der oben beschriebenen Serie von Verlaubungen lehrt, dass die von MAGNUS beschriebenen gefiederten Karpelle seiner grösseren Blüten etwa unserem dritten Stadium entsprechen, die ungestielten und einfachen aber in der Verlaubung viel weiter vorgeschritten, dem Laubblatt schon viel ähnlicher geworden sind, als jene, und ein späteres Stadium repräsentiren, welches in unserer Serie garnicht enthalten ist. Entweder ist bei letzteren die sog. Scheide als sitzende Spreite zu deuten, ähnlich den von ROSSMANN a. a. O. S. 663 beschriebenen Karpellen mit sitzender, blattartiger, ganzrandiger Spreite, oder aber es ist ihr pfriemlicher Fortsatz nicht als Griffelrest, sondern als Rest des Stiels der Spreite aufzufassen, wie solcher in unseren Stadien 2—6 so deutlich entwickelt ist. Aus dieser Verkennung der Richtung und des Entwicklungsganges der Verlaubung (von den älteren Blüten fortschreitend nach den jüngeren) erklärt es sich auch, dass MAGNUS trotz der Einwände EICHLER's und

<sup>1)</sup> Vgl. auch POTONIÉ in *Naturw. Wochenschr.* XIV (1899) S. 413—4.

<sup>2)</sup> P. MAGNUS über vergrünte Blüten von *Aquilegia atrata* in den *Verh. bot. Ver. Brandenburg* XXI (1880) S. 111—113.

KOEHNE's die Fiederlappen der Karpelle seiner älteren Blüten nicht als umgewandelte Samenanlagen anerkennen wollte.

Sehr lehrreich ist nun ferner bezüglich der Morphogenie des Fruchtblattes und der Stammesgeschichte der Angiospermen die Art und Aufeinanderfolge der Umbildungen, die die Spreite des verlaubten Fruchtblattes in den verschiedenen Stadien des oben geschilderten Umbildungsprozesses erfährt. Man kann diesen Entwicklungsgang kurz in der Weise kennzeichnen, dass das Fruchtblatt, immer unter dem Einflusse der Ontogenie und des Gattungsscharakters, der überall da, wo die Möglichkeit gegeben ist, zur Ausbildung den Endblättchen des Laubblattes ähnlicher Blattformen hindrängt, zunächst zum laubartigen, gestielten und gefiederten Fruchtblatt der Vorfahren, also der Cycadeen und Farne, zurückschlägt, dann aber von diesem Punkte aus, an welchem noch keine Formverschiedenheiten zwischen dem gewöhnlichen Laube und den Sporophyllen vorhanden waren, wieder in umgekehrter, vorwärts drängender Richtung alle jene Umbildungen durchläuft, die auch das Laubblatt während der Entstehung der Gattung *Aquilegia* aus farnartigen Gewächsen erfahren hat. Daraus geht ganz unzweideutig hervor, dass das Fruchtblatt, wie das ja nach seiner angiospermen Zusammenfaltung des beschränkten Raumes wegen kaum anders sein konnte, in dieser Periode der Stammesgeschichte die Umwandlungen des Laubblattes nicht mitgemacht hat, sondern, mit Ausnahme der Fälle natürlich, in denen die Samenanlagen auf der ganzen Innenfläche des Fruchtblattes zerstreut sind, stets ein einfach gefiedertes Blatt geblieben ist. Es dürfte wohl schwer halten, unter den Angiospermen normaler Weise mehrfach gefiederte, triternate oder in irgend welcher anderen Weise zusammengesetzte Plazenten zu finden, etwa den Laubblättern der Leguminosen, Fumariaceen und Umbelliferen vergleichbar.<sup>1)</sup> Nicht bei *Aquilegia* allein, sondern auch bei allen übrigen Angiospermen dürfte vielmehr das Fruchtblatt wohl immer nur einfach gefiedert sein, gleich demjenigen von *Cycas*. Allerdings hat bei *Aquilegia*, wie aus unserem zweiten Umbildungsstadium hervorgeht, die phylogenetische Entwicklung des Laubblattes doch auch insoweit diejenige des Fruchtblattes beeinflusst, als die Ovularfiederchen nicht mehr einem einfachen, ganzrandigen, sondern einem dreilappigen Blättchen entsprechen, also etwa den Endblättchen eines gewöhnlichen Laubblattes derselben Gattung gleichwerthig sind. Erst während der allmählichen Verkümmern der Ovularfiederchen und ihrer Absorption durch die Hauptspreite des Fruchtblattes werden dieselben im dritten Stadium einfach, womit die Form des einfach gefiederten Fruchtblattes von *Cycas* erreicht ist.

<sup>1)</sup> Nach MASTERS a. a. O. S. 354—6 kommt dergleichen allerdings zuweilen als Missbildung vor.

Von nun an wieder mit der phylogenetischen Weiterentwicklung des gleichfalls einfach gefiederten Laubblattes von *Cycas* vorwärts schreitend, wird nach völliger Absorption der Ovularfiederchen das Fruchtblatt von *Aquilegia* im vierten Stadium der Umbildung einfach, ein Umstand, der offenbar darauf hindeutet, dass sich zwischen die Cycadeen und Ranunculaceen eine Pflanzengruppe mit völlig ungetheilten, ganzrandigen Blättern einschiebt. Es sind das die Magnoliaceen, deren Blüthe mit ihren zahlreichen, freien, spiralig an langer Spindel stehenden Anthophyllen nichts anderes ist, als ein mit Blütenhülle versehener, zwittriger, angiospermer Cycadeenzapfen mit dithecischen Staubblättern.

Von ihnen leiten sich in der Nähe von *Trochodendron* und *Tetracentron* aus den Illicieen oder auch aus einer hypothetischen, ausgestorbenen Magnoliaceen-sippe, den Drimytomagnolieen, wie ich sie, weil bei ihnen die ursprünglicheren Eigenschaften der Magnolieen und Illicieen noch vereinigt waren, schon hier kurz nennen möchte, und als welche ich sie an anderer Stelle ausführlicher schildern werde, neben den Hamamelidaceen, Saxifragaceen, Rosaceen und zahllosen anderen Angiospermenfamilien auch die älteren Helleboreengattungen *Xanthorrhiza*, *Cimicifuga*, *Actaea*, *Hydrastis*, *Coptis*, *Anemonopsis* und *Glaucidium* ab.<sup>1)</sup> An diese schliessen sich die im Laube, im Blütenstande und in Kelch und Krone einander äusserst ähnlichen, in den Kronblättern auch Beziehungen zu *Epimedium* zeigenden Gattungen *Aquilegia*, *Isopyrum*, *Leptopyrum* und *Thalictrum*, unter denen die letztere sich von *Isopyrum* lediglich durch die Reduktion der Zahl der Samenknospen unterscheidet und durch ihre zuweilen noch aufspringenden Balgfrüchte ihre nahen Beziehungen zu den Helleboreen bekundet, an *Aquilegia* weiterhin *Nigella*, *Delphinium* und *Aconitum*. Durch Vermittelung von *Clematis* scheint sich auch *Anemone* aus der Verwandtschaft von *Xanthorrhiza* abzuleiten, während *Ficaria*, *Ranunculus*, *Hamadryas*, *Ceratocephalus*, *Myosurus* u. a. sich an die Helleboreen *Caltha*, *Trollius*, *Eranthis* und *Helleborus* anschliessen, auch *Paeonia* wahrscheinlich in die Nähe von *Helleborus* gehört und *Adonis* sich durch Tracht, Blattform und dornige Früchte den Ranunkeln der Verwandtschaft von *R. arvensis*, *muricatus* u. s. w. nähert. Wenn also PRANTL seinem System der Ranunculaceen vornehmlich die Zahl der Samenknospen und die damit in engster Beziehung stehende Beschaffenheit der Frucht als oberstes Eintheilungsprinzip zu Grunde gelegt hat, so erweist sich das letztere in dieser Familie als künstlich und unnatürlich; die

<sup>1)</sup> In dem auf S. 100 meiner Abhandlung über Tubifloren und Ebenalen gegebenen Stammbaum gehören also die Magnoliaceen nicht mehr über, sondern noch unter die unterste Linie.



Reduktion der Samenknospen auf eine einzige hat sich bei den Helleboreen mehrmals wiederholt, PRANTL's Gruppe der Anemoneen ist daher polyphyletisch und zwar aus drei heterogenen Bestandtheilen zusammengesetzt, den Clematideen (einschliesslich *Anemone* im weiteren Sinne), den Ranunculeen und *Thalictrum*. In der Tracht nähert sich auch das eigenthümliche chinesische Zwergpflänzchen *Circaea agrestis* MAXIM. (HOOK. Ic. Taf. 2366) unserem *Myosurus* und *Ceratocephalus*; entweder ist es ebenfalls eine Verwandte von *Ranunculus* oder aber eine stark reduzierte Verwandte von *Coptis*, *Hydrastis*, *Cimicifuga* und *Xanthorrhiza*, auf alle Fälle aber eine Ranunculacee.

Ausser den jüngeren Ranunculaceen-gattungen leiten sich von den älteren Gattungen der Helleboreen auch ab die Lardizabaleen (vgl. *Stauntonia*, *Akebia*, *Boquila*, *Lardizabala* und *Clematis*; die Frucht von *Decaisnea* und *Paeonia*), die Berberidaceen (vgl. *Podophyllum*, *Eranthis*, *Glaucidium* und *Helleborus*; den Sporn von *Epimedium*-arten und *Aquilegia*; die Blätter von *Mahonia* und *Knoultonia*, sowie von *Leontice thalictroides*, *Aquilegia* und *Thalictrum*; die blaue Beere und die Narbe von *Berberis*-arten und *Actaea*), die Papaveraceen (vgl. *Leptopyrum*, *Hypercium* und *Corydalis lutea*; *Leontice altaica* und *Corydalis cava*; *Ranunculus illyricus* und *Platystemon*) und die von den Rhoeadinen durch ihre meist pentameren Blüthen, ihren bleibenden Kelch, ihre ligulaten Blumenblätter und ihre niemals schotenartigen Früchte abweichenden Resedaceen (vgl. Gliederung des Blattes, Blütenstand und Blüthe von *Reseda* und *Cimicifuga*). Aus den Papaveraceen haben sich dann weiterhin die Capparidaceen und Cruciferen entwickelt (vgl. die Narben von *Glaucium* und *Matthiola*, die Blätter von *Papaver somniferum*, *Glaucium luteum*, *Crambe* und *Brassica*, die Nüsschen von *Fumaria* und *Nestia*), bei denen schon keine unmittelbaren Beziehungen zu den Ranunculaceen mehr nachweisbar sind. Demnach gehören also die Resedaceen schon nicht mehr zu den in der Blüthe vorherrschend tetrameren Rhoeadinen; auch *Tovaria* hat mit ihnen nichts zu thun, sondern gehört in die Ordnung der Passifloralen und Campanulaten in die Nähe von *Peganum*, *Impatiens*, *Stackhousia* u. s. w.

Ausser unserem vierten Umwandlungsstadium des Fruchtblattes und den Hochblättern sind nach ROSSMANN a. a. O. S. 663 auch die untersten Laubblätter von *Aquilegia* einfach, auch hier also wieder ein Hinweis auf die mit einfachen Laubblättern ausgerüstet gewesenen Vorfahren der Ranunculaceen. Erst im fünften Umwandlungsstadium theilt sich das Fruchtblatt von *Aquilegia* auf's Neue, aber nicht, wie vorher, fiederspaltig, gleich dem Laub- und Fruchtblatt von *Cycas*, sondern dreilappig, in Uebereinstimmung mit dem Bestreben des Laubblattes der meisten Ranunculaceen und besonders auch der Gattung *Aquilegia*, sich

wiederholt dreifach zu spalten.<sup>1)</sup> Bei dieser Dreitheilung entfällt naturgemäss der Mittelnerv auf den Mittellappen, die beiden Plazentarnerven aber auf die Seitenlappen. Es geht daraus hervor, dass in der Spreite des normalen Fruchtblattes von *Aquilegia* der Mittellappen mit zwei obersten, sterilen Fiedern kongenital verwachsen ist, ganz ähnlich wie bei *Cycas*-arten (ENGL. PR. II, 1 Fig. 7 B und C), nur dass bei letzteren die Zahl der sterilen Fiedern eine erheblich grössere ist, oder wie an den Staubblättern von *Ceratozamia* und der dreilappigen Deckschuppe von *Abies* (siehe oben S. 16). Ausserdem sind die beiden sterilen Fiedern bei *Aquilegia* den fertilen gegenüber sehr gefördert, ihr Mittelnerv verläuft selbständig neben dem des Mittellappens bis zur Blütenachse hinab und die unteren, fertilen Fiedern sind an den beiden sterilen weit hinaufgerückt, in ganz ähnlicher Weise, wie es bei den beiden Funikularfiedern der Zamieen der Fall ist (Ann. of bot. XII, 1898, Taf. 17—18, Fig. 5 und 17). Derartige Verschiebungen, die auch bei der stammesgeschichtlichen Entstehung der zahlreichen Formen des Laubblattes eine grosse Rolle gespielt haben, lassen sich leicht durch die im dritten Abschnitte zu entwickelnde Parasynthallientheorie erklären.

Kein blosser Zufall scheint es mir zu sein, dass, wie aus den von MASTERS a. a. O. S. 300 und 308 gegebenen Aufzählungen der ihm bekannt gewordenen Beobachtungen hervorgeht, Verlaubung der Fruchtblätter und Samenanlagen besonders häufig auftritt in Familien und Sippen mit apokarpem Fruchtknoten, z. B. Ranunculaceen, Rosaceen und Leguminosen, sowie überhaupt in Familien aus der engeren Verwandtschaft der Polycarpicae, wie z. B. bei *Nymphaea*, den Cruciferen, Resedaceen, Caryophyllaceen und Umbelliferen. Ist es richtig, dass das Fruchtblatt der Angiospermen im Allgemeinen dem offenen, einfach gefiederten Fruchtblatt von *Cycas* entspricht, und dass die Polycarpicae, wie ich andernorts schon wiederholt ausgeführt habe, die älteste, sich unmittelbar an die Gymnospermen anschliessende Gruppe der Angiospermen sind, aus der sich nicht nur die Amentaceen mit *Casuarina* und alle übrigen Dikotylen, sondern auch die Helobien und die übrigen Monokotylen ableiten<sup>2)</sup>, dann ist es auch nicht ver-

<sup>1)</sup> Ueber den phylogenetischen Entwicklungsgang von *Clematis*, wie er hauptsächlich in der allmählichen Differenzierung des Laubblattes zum Ausdruck kommt, vgl. meine Bearbeitung der indonesischen *Clematideen* in den *Annal. Buitenz.* XIV (1897) S. 249—254.

<sup>2)</sup> H. HALLIER, *Tubifloren und Ebenalen* (Hamburg 1901) S. 86—100; *Bot. Centralbl.* LXXXVIII (1901) S. 112—115; *Verh. Ges. deutsch. Naturf. und Aerzte* LXXIII, II, 1 (1902) S. 236—7; *Naturw. Wochenschr.* XVII (1902) S. 510. — A. VOIGT in *Unterrichtsbl. Mathem. u. Naturw.* VIII (1902) S. 16. — F. HOECK in *Natur und Schule* I, 3 (B. G. TEUBNER 1902) S. 137. — Auch CH. E. BESSEY hat in der *Bot. Gaz.* XXIV (1897) S. 145—177 bereits ähnliche Ansichten ausgesprochen. Vgl. ferner D'HIPPOLITO im *Bot. Centralbl.* XC (1902) S. 337—8.

wunderlich, wenn sich gerade bei ihnen und ihren nächsten Verwandten Rückschläge zum Fruchtblatt von *Cycas*, wie es doch unseren obigen Deduktionen zufolge die zweite und dritte Stufe der Verlaubung des Fruchtblattes unserer *Aquilegia* sind, besonders häufig finden.

Mit dieser meiner Anschauungsweise, welche in den Polycarpicae ein wichtiges altes Verbindungsglied zwischen allen übrigen Angiospermen und den echten Gymnospermen erblickt, scheinen sich zwar zumal die bisherigen Anhänger des aus einer Modifikation von EICHLER's System hervorgegangenen ENGLER'schen Systems nicht recht befreunden zu können oder mögen; ich möchte daher hier doch noch auf die grosse Inkonsequenz hinweisen, die darin liegt, dass es für Kelch, Krone und Androeceum zwar bereits zur allgemeinen, selbstverständlichen Gewohnheit geworden ist, die Pflanzen, bei denen diese Blattkreise verwachsenblättrig sind, für die jüngeren, die freiblättrigen aber für die ursprünglicheren anzusehen, dass man sich aber vielfach immer noch dagegen sträubt, diejenigen allgemeinen Gesetze, die man für die Kelch-, Kron- und Staubblätter aufgestellt hat, konsequenter Weise auch auf die Fruchtblätter anzuwenden und die apokarpischen Formen als die älteren zu betrachten, aus denen sich die synkarpischen herleiten. Ich für mein Theil kann mir wenigstens den phylogenetischen Entwicklungsgang, den das Fruchtblatt der Phanerogamen genommen hat, nicht anders vorstellen, als dass die offenen, an langer Spindel spiralig angeordneten Fruchtblätter der Gymnospermen sich durch Einrollung ihrer Fiedern und Seitenränder geschlossen haben, aber zunächst noch unter einander frei geblieben sind, dass sie darnach in einem selteneren Falle, wie z. B. an der Frucht von *Magnolia* und *Anona*, schon in ihrer schraubigen Anordnung mit einander verwachsen, häufiger jedoch durch starke Reduktion ihrer Zahl erst in die cyklische Stellung übergegangen sind und zunächst ein cyklisches, apokarpisches Gynoeceum gebildet haben, dass sie sich erst in einem weiteren Stadium dieses zweiten Falles durch zentrale Verwachsung zu einem synkarpem, gefächerten Fruchtknoten vereinigten, um schliesslich durch das Unterbleiben der Einrollung ihrer Hauptspreite zum synkarpem, einfächerigen Fruchtknoten überzugehen. Durch Reduktion sind dann weiter die einblättrigen Fruchtknoten im einen Falle aus dem apokarpischen, im anderen aus dem synkarpem, gefächerten, in einem dritten Fall aus dem synkarpem, einfächerigen Fruchtknoten entstanden. So lassen sich also durch diesen Entwicklungsgang, also nur einfach durch das Zusammenwirken von Reduktion und verschiedenartiger Verwachsung, aus dem Gynoeceum der Polycarpicae ohne Schwierigkeit alle übrigen bei den Angiospermen vorkommenden Fälle entstanden denken. Im Gegensatz zu dieser höchst einfachen Ableitung müssen aber diejenigen, die noch immer nicht von den Irrwegen ablassen können, zu denen der Vergleich solch' inkomparabler



Dinge geführt hat, wie es die Blüten der Coniferen und die Blütenstände der Kätzchenblüthler sind, und die also den Anschluss der lebenden Dikotylen an die Gymnospermen bei den Casuarinen oder überhaupt den hoch entwickelten Kätzchenblüthlern suchen, wenn sie konsequent sein wollen, zu einer höchst überflüssigen Hypothese ihre Zuflucht nehmen und zwischen die synkarpischen Kätzchenblüthler und die Gymnospermen noch eine ausgestorbene Gruppe apokarpischer Formen einschalten. Neben den lebenden also auch noch eine mit ihnen nicht näher verwandte ausgestorbene Gruppe von Polycarpicae! Warum sich da nicht lieber gleich an das Nächstliegende halten und die Amentaceen von den Verwandten der lebenden Polycarpicae ableiten, mit denen sie doch durch die Hamamelidaceen und die auf letztere und die Illicieen zu vertheilenden Trochodendraceen auf's engste verknüpft sind? Oder meinen jene Amentaceentheoretiker, meist reine Embryologen, denen es an der nöthigen Formenkenntnis fehlt, die daher die Ergebnisse der vergleichend morphologischen Richtung der Systematik fast unbeachtet lassen und auch kaum den enormen Werth der anatomischen Methode zu schätzen wissen, *Casuarina* und die Amentaceen wirklich ohne Zwischenglied unmittelbar an die Gymnospermen anschliessen zu können? Das Blüthchen von *Casuarina*, *Salix*, *Juglans* oder *Corylus* unmittelbar aus dem unförmigen, vorweltlichen Zapfen der Coniferen oder gar der Cycadeen entstanden, in der That eine bewundernswerthe Phantasie! Da scheinen mir denn doch die Früchte von *Anona* und *Magnolia* einerseits und die Zapfen der Coniferen und Cycadaceen andererseits weit handgreiflichere Vergleichspunkte darzubieten. Mit den Irrlehren, dass der weibliche Coniferenzapfen ein Blütenstand sei und dass die Gnetaeaceen zu den Gymnospermen gehören, fällt auch die Ansicht, dass das Verbindungsglied zwischen Angiospermen und Gymnospermen bei den Casuarinen oder anderen Kätzchenblüthlern zu suchen sei.

Haben wir uns bis hierher nur mit den in der Stammesgeschichte begründeten, die Form bedingenden, speziellen Ursachen der Verlaubung unserer *Aquilegia*-blüthen beschäftigt, so erübrigt es noch, nunmehr auch mit wenigen Worten auf die gegenwärtig, in der Ontogenie, wirksam gewesenen, im einzelnen Falle den Anstoss zur Umbildung gebenden allgemeinen Ursachen einzugehen. Nach MASTERS a. a. O. S. 317—8 werden derartige Rückschläge hauptsächlich durch eine Schwächung oder Verletzung der Pflanze, thierische oder pflanzliche Schädlinge, Insektenstiche, übermässige Bewässerung, Mangel an Licht, wiederholtes Niedertreten u. s. w. hervorgerufen. Auch in unserem Falle scheint die beschriebene Umbildung durch eine Schwächung der Pflanze verursacht zu sein. Wie mir Herr C. WIDMAIER, Obergehülfe im Botanischen Garten, mittheilte, wollen die meisten *Aquilegia*-arten in unserem Schulgarten überhaupt nicht recht

gedeihen. Ausserdem ist nach meinen Beobachtungen der diesjährige, mit kurzen Unterbrechungen ungewöhnlich kalte, trübe und regnerische Sommer zwar für den Teratologen sehr ergiebig gewesen, um so ungünstiger aber für den von mir und Herrn WIDMAIER unternommenen Versuch, den hiesigen Garten mit einer möglichst reichhaltigen Sammlung von *Convolvulaceen* zu bevölkern, um von hier aus auch die anderen europäischen Gärten mit zuverlässig bestimmtem Material dieser in den Samenkatalogen übel vertretenen Familie zu versorgen. Gerade an den in's Freie ausgepflanzten Arten dieser vorwiegend tropischen Familie zeigten sich recht zahlreiche Missbildungen. Eine *Quamoclit*-art mit fünfklappigen Blättern entwickelte anfangs nur gespaltene Blumenkronen, wie sie schon wiederholt an *Convolvulus arvensis* beobachtet worden sind, so z. B. vor zwei Jahren und nach einjähriger Unterbrechung auch in diesem Sommer wieder von W. KREBS in den Weinbergen bei Barr im Elsass.<sup>1)</sup> Die gleiche Antholyse zeigte sich auch an den schwachen Pflanzen von *Ipomoea hederacea* JACQ. Bei *Ip. purpurea* trat zumal anfangs sehr häufig einseitige oder vollständige Petalodie einzelner Kelchblätter ein, und zwar war es bei einer am 19. Juni eingelegten Blüthe die anode, also den Blumenblättern vorangehende Seite des fünften, innersten Kelchblattes, welche sich stark vergrössert und korollinisch (lebhaft purpurroth) entwickelt hatte. Auf meinem Balkon fand ich am 10. Juli als oberste Blüthe nahe am Ende eines ziemlich schwachen, vergeblich nach einer Stütze suchenden Zweiges derselben Art eine ungewöhnlich kleine Blüthe mit 1 cm langem Kelch, nur 17 mm langer Krone und kaum 2 cm langem Griffel. Die normaler Weise lang gestielten Antheren sassen auf nur ca. 1 mm langen Staubfäden ganz im Grunde des Kronentrichters. Meine sich hierauf gründende Vermuthung, dass die Blüthe durch Verkümmern der Antheren weiblich geworden sei, bestätigte sich jedoch nicht; die Antheren waren vollständig normal, sprangen auch auf und streuten grosse, gut entwickelte Pollenkörner aus. Auch der Fruchtknoten und die Samenknochen waren von normaler Grösse und die Narben mit normalen Papillen besetzt, die Blüthe also abgesehen von der geringen Grösse mancher Theile eine vollständig normale Zwitterblüthe. Eben solche zwerghafte Zwitterblüthen derselben Art fand ich ebenfalls an den schwachen, nahezu abgeblühten Enden der Ranken in grösserer Zahl in der zweiten Hälfte des kalten September auf meinem Balkon und im Botanischen Garten.

<sup>1)</sup> Siehe VON SPIESSEN in Ber. Deutsch. bot. Ges. IV (1886), S. 258; E. HALLIER in Deutsche bot. Monatschr. VI (1888), S. 154; O. PENZIG, Pflanzenteratologie II (1894), S. 168; W. KREBS in Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte, Aachen 1900, II, 1 (Leipzig 1901), S. 50–51. — Die diesjährige Beobachtung nach einer Juli-nummer des Hamburger Fremdenblattes und nach mündlicher Mittheilung.

Im Uebrigen war der erste Theil dieses Sommers auch sehr reich an weiblichen Blüten von gewöhnlich zwittrblüthigen Pflanzen. So fanden sich zwischen Ahrensburg und Ulzburg in Holstein mitten zwischen normalen, zwittrblüthigen auch einzelne Pflanzen von *Ranunculus acer* und *R. repens* mit weiblichen Blüten, die schon von Weitem durch ihre ungewöhnlich kleinen Blumenblätter auffielen und bei näherer Besichtigung auch eine starke Verkürzung der Staubfäden und Verkümmern der Antheren zeigten. Von den Geschlechtsorganen dieser Blüten fielen daher zunächst nur die Fruchtknoten ins Auge, die in den normalen, proterandrischen Zwittrblüthen zur Zeit der Pollenreife ganz zwischen den langen Staubblättern verborgen sind.

Nach E. LOEW's Blütenbiologischer Floristik (1894) S. 178, P. KNUTH's Handbuch der Blütenbiologie II, 1 (1898) S. 19—24 und KIRCHNER's Flora von Stuttgart (1888) S. 266—9 ist übrigens das Vorkommen weiblicher Blüten bei diesen und anderen *Ranunculus*-arten bereits bekannt, und VELENOVSKY ist daher im Irrthum, wenn er seine an *R. acer* beobachteten Abnormitäten für etwas Neues hält.<sup>1)</sup> Ausserdem scheinen mir seine aus dieser vereinzelt Beobachtung abgeleiteten Schlussfolgerungen doch etwas leichtfertig zu sein. Ist in den weiblichen Blüten ausser den männlichen Geschlechtsorganen auch die Blumenkrone mehr oder weniger verkümmert, dann geht daraus noch lange nicht hervor, dass die letztere kein Schauapparat sei und die Anlockung von Insekten lediglich durch den Geruch der Blüthe bewirkt werde.<sup>2)</sup> Denn wenn, wie aus den vorhergehenden und folgenden Ausführungen offenbar hervorgeht, die Verkümmern von Blüthentheilen durch irgendwelche Schwächung verursacht wird und die Pflanze nicht im Stande ist, normale Kron- und Staubblätter auszubilden, nun, dann wird sie sich eben in das Unvermeidliche fügen müssen, selbst auf die Gefahr hin, das Schicksal der Mauerblümchen eines Ballsaales zu erleben. Setzt sie aber trotzdem Früchte an, dann beweist das zunächst nur, dass eben zur Zeit gerade kein Ueberfluss an Nahrung für die hungrigen Insektenrüssel vorhanden ist. Warum sollte auch ein Insekt auf seinem Wege von einer grossblumigen Pflanze zur anderen an den mitten unter ihnen stehenden kleinen weiblichen Blüten vorübergehen? Ferner sehe ich die Nothwendigkeit nicht ein, wenn die lebhaft gefärbte Blumenkrone vieler Angiospermen allgemein als Lockapparat gilt, diese Deutung verallgemeinern und auch auf die „prangend rothe“ Blüthe von *Polytrichum piliferum* anwenden zu müssen. Was sich in einem Falle sekundär als nützlich für einen besonderen Zweck

<sup>1)</sup> VELENOVSKY in Oest. bot. Zeitschr. L (1900) S. 244—5; Bot. Centralbl. LXXXV (1901) S. 17—18.

<sup>2)</sup> Siehe auch P. MAGNUS's Einwürfe in Oest. bot. Zeitschr. L (1900) S. 283—6; Bot. Centralbl. LXXXV (1901) S. 311—12.

erwiesen hat, braucht darum noch nicht in einem anderen Falle denselben Zwecken zu dienen, mögen auch die primären Ursachen (hier also die Ursache der lebhaften Färbung) in beiden Fällen vielleicht die gleichen sein. Schliesslich widerspricht VELENOVSKY's Annahme, dass sich die Pflanze in der Blumenkrone neben dem Kelche noch den Luxus eines zweiten Knospenschutzes geleistet habe, durchaus dem Gesetze der Materialersparnis. Bei den älteren Angiospermen, wie z. B. den Magnoliaceen, Nymphaeaceen, Anonaceen, Cacteen u. s. w., sind noch sämtliche Blätter der Blütenhülle ungefähr von gleicher Form und Farbe. Es muss also doch wohl eine zwei verschiedenen Zwecken dienende natürliche Auslese stattgefunden haben, wenn sich die Blütenhülle allmählich in zweierlei ganz verschiedene Blattkreise differenziert.

Nach P. MAGNUS a. a. O. pflegen übrigens die Blüten der weiblichen Stücke gynodiöcischer Pflanzen erst in der vorgerückten Jahreszeit zu erscheinen, was sich ebenfalls wieder in der Weise deuten lässt, dass die weiblichen Stücke schwächer sind als die zwittrblüthigen. In ähnlicher Weise wird von SCHULZ auch die Entstehung der weiblichen Blüten von *Echium vulgare* gedeutet, indem er sie als die Folge einer Erschöpfung hinstellt.<sup>1)</sup> Nach meinen eigenen Beobachtungen war die Ursache ihrer Entstehung in diesem Sommer an den Pflanzen unseres Schulgartens eher eine unzulängliche Erstarkung als eine Erschöpfung. Die weiblichen traten vor den Zwitterblüthen derselben Pflanze auf. Während sich im Juni zu Anfang der Blüthezeit zwischen den kräftigeren, von Anfang an zwittrblüthigen Pflanzen noch zahlreiche schwächere mit schmäleren Blättern und weiblichen Blüthen fanden, waren im Juli auch die meisten der letzteren zur Bildung von Zwitterblüthen übergegangen und ein Unterschied in den Vegetationsorganen kaum noch zu bemerken. Aehnliches beobachtete ich an einer kanarischen Art, die ich für *Echium virescens* DC. halte, nur blieben hier die Unterschiede in der Grösse der Blätter und Blütenstände dauernd bestehen. Auch die von mir an dem kanarischen *Echium simplex* beobachtete Periodizität ist anscheinend mit auf Witterungseinflüsse zurückzuführen. Meine hierüber in der Gartenflora LI (1902) S. 372—7 mitgetheilten Beobachtungen kann ich hier noch dahin ergänzen, dass von den drei zwittrblüthigen Pflanzen in der kurzen Nachblüthe die beiden grösseren allmählich wieder zur Bildung von Zwitterblüthen übergangen und damit definitiv das Ende ihrer Blüthezeit erreichten, die schwächere dritte hingegen in ihrer grossen Endrispe über die Bildung von weiblichen Blüthen nicht wieder hinauskam, während

<sup>1)</sup> Vgl. E. LOEW, Blütenbiol. Floristik (1894) S. 282, ferner auch J. C. WILLIS, On Gynodioecism, the origin etc., in Proceed. Camb. Philos. Soc. VIII, 3 (1893) S. 131—133.

die Hauptrispe der kleinen weiblichen Pflanze überhaupt von Anfang bis zu Ende nur weibliche Blüten erzeugte. Die letztere Pflanze zeigte jedoch die Besonderheit, dass, als die Hauptrispe schon nahezu abgeblüht war, über der abgefallenen Blattrosette aus den Achseln der untersten Brakteen kleinere Rispen, ebenfalls mit weiblichen Blüten, hervorsprossen, genau den von mir in der Gartenflora LI S. 373 beschriebenen des BORNMÜLLER'schen Herbarexemplars entsprechend, also fiederig verzweigt, mit in je eine Wickelgabel auslaufenden Zweigen. Um Mitte Juli zeigten sich an diesen Seitenrispen auch einzelne Zwitterblüthen. Aehnliche, aber schwächere, mit weiblichen Blüten beginnende, allmählich aber ebenfalls zur Bildung von Zwitterblüthen übergehende Seitenrispen fand ich am 29. Juli auch über der abgestorbenen Blattrosette der kleineren zwitterblüthigen Pflanze. Da ich zu spät auf die Polygamie von *Echium* aufmerksam wurde, so habe ich nicht feststellen können, ob die grosse Endrispe der Zwitterpflanzen von *Echium simplex* schon von Anfang an Zwitterblüthen gebildet hat; es muss also noch die Blüthe weiterer Exemplare abgewartet werden, um festzustellen, ob vielleicht auch schon in der langen Hauptperiode der Blüthezeit diese Zwitterpflanzen zunächst mit weiblichen Blüten beginnen.<sup>1)</sup>

In einem Privatgarten zu Hamburg waren besonders zu Anfang des Sommers die Blüten der bekannten grossblüthigen *Clematis* sehr häufig missgebildet; die für gewöhnlich korollinischen, schön sattblauen Kelchblätter waren verlaubt.

Ferner habe ich in der ersten Hälfte des September im Oberharz in der Gegend von Hahnenklee bei Goslar auch an *Digitalis purpurea* wiederholt Missbildungen gefunden. Sie bestanden meist darin, dass die Blumenkronen des ganzen Blütenstandes zwar verwachsenblättrig, aber ungewöhnlich klein, becherförmig geblieben und vergrünt waren, und dass sich aus ihnen heraus die Blütenachse zu einem langen, mit Brakteen besetzten Spross verlängert hatte (Diaphyse racémipare<sup>2)</sup>), wodurch der ganze Blütenstand einigermaassen das Aussehen der Rispen von *Echium*-arten erhalten hatte.

Auch in Buitenzorg konnte ich wiederholt beobachten, wie nachtheilig und hemmend ungünstige Witterungsverhältnisse auf die Blütenbildung einzuwirken vermögen. Während in dem heissen und verhältnismässig trockenen Klima von Batavia die Winde *Hewittia bicolor* vollständig normale Blüten entwickelt, habe ich sie in der Umgebung Buitenzorgs stets nur mit verkümmerten und kleistogamen Blüten gefunden. Auch die unter Namen wie *Eranthemum leuconeurum* und *E. marmoratum*

<sup>1)</sup> Ueber Gynodiöcie bei Boragineen vgl. auch FRITSCH's Beobachtungen an *Myosotis palustris*, Ber. deutsch. bot. Ges. XVIII (1901) S. 472—80 u. Bot. Centralbl. LXXXVII (1901) S. 146.

<sup>2)</sup> Siehe O. PENZIG, Pflanzenzootologie II (1894) S. 210.



verbreitete kleine südamerikanische Acanthacee, die aber eher in die Nähe von *Sphinctacanthus* als zu *Pseuderanthemum* oder gar *Eranthemum* gehören dürfte, blüht in dem regnerischen Klima von Buitenzorg fast nur kleistogam, und es war schwer, daselbst normale Blüten des Pflänzchens zu bekommen. Wie gewaltig dort der hohe Grad von Luftfeuchtigkeit auf die Pflanzenwelt einwirkt, davon kann man sich ungefähr eine Vorstellung machen aus der Thatsache, dass ich während der Regenzeit die kräftigen, normalen, aber stammbürtigen und unter dem dichten Laubdache verborgenen Blütenstände meiner *Erycibe ramiflora* durch die üppigsten Schimmelbildungen zu Grunde gehen sah<sup>1)</sup> und in den normaler Weise vollständig trockenen reifen Kapseln der schönen Winde *Stictocardia tiliifolia* HALLIER f. wiederholt statt der hartschaligen Samen Keimpflanzen mit entfalteten Keimblättern und lang hervorragender Wurzel fand. Die letztere Beobachtung giebt eine ungefähre Vorstellung davon, auf welche Weise etwa die Viviparie mancher Mangrovepflanzen zu Stande gekommen sein mag. Auch die Viviparie mancher Bewohner der alpinen Nebelregion, wie z. B. *Polygonum viviparum*, der Var. *vivipara* von *Poa bulbosa* und *P. alpina* u. a.<sup>2)</sup>, bei welcher bekanntlich an Stelle von Blüten vegetative Knospen entstehen, hat ja wohl hauptsächlich ihren Grund in dem grossen Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

## 2. Die Morphogenie des Staubblattes.

An den im vorigen Abschnitt geschilderten Vergrünungen von *Aquilegia* waren vornehmlich von Interesse die stufenweisen Umwandlungen, welche das Fruchtblatt und die Samenanlagen erfahren haben. Doch auch die im Androeceum beobachteten Umbildungen bieten einiges, was für die morphologische Deutung des Staubblattes und seiner Theile von Wichtigkeit ist. Schon oben auf S. 8 hob ich als besonders wichtig hervor, dass am umgewandelten Staubblatt die grüne Spreite nicht aus den Theken, sondern aus dem Konnektiv hervorgeht, und dass die Theken, ohne eine wesentliche Umwandlung zu erfahren, zunächst noch am Grunde des laubartig verbreiterten Konnektivs in schräger Stellung erhalten bleiben, in den weiter vorgeschrittenen Stadien der Verlaubung aber, anscheinend ohne Zurücklassung irgend eines Aequivalentes, spurlos verschwinden und dadurch den Eindruck von accessorischen Gebilden erwecken, die im gewöhnlichen Laubblatt kein Homologon haben. Die allgemeine Schlussfolgerung, die sich zunächst aus dieser Beobachtung ablesen lässt, ist die, dass die weit verbreitete Ansicht, die Theken entsprächen den beiden Hälften einer einheitlichen Spreite und das Konnektiv dem Mittelnerven des Laubblattes, irrig ist und dass, bei *Aquilegia*

<sup>1)</sup> H. HALLIER in Bull. herb. Boiss. V (1897) S. 746.

<sup>2)</sup> Siehe auch MASTERS a. a. O. S. 196—97.

wenigstens, das Konnektiv eine umgewandelte Spreite ist. Die Homologie mit dem Fruchtblatt einerseits und mit dem Sporophyll der Farne andererseits, aus welchem sowohl das Fruchtblatt als auch das Staubblatt der Phanerogamen hervorgegangen ist, legt aber die Annahme nahe, dass auch bei allen übrigen Angiospermen das Staubblatt dem von *Aquilegia* im Wesentlichen analog gebaut ist, gleichwie wir auch für das Fruchtblatt aller Phanerogamen einen einheitlichen Bau feststellen konnten. In der That auch lassen sich alle vermeintlichen Verschiedenheiten, wie sie unter Anderen MASTERS a. a. O. S. 291—95, 324—337, 339—343 und 344—353 aufzählt, auf eine und dieselbe Grundform zurückführen, ein in der mannigfaltigsten Weise ausgestaltetes, aber stets einer Laubblattspreite entsprechendes Konnektiv, aus welchem in ebenfalls sehr verschiedenartiger Ausbildung und Anordnung die beiden Theken, an den gleich Farnblättern gespaltenen Staubblättern der Malvaceen also natürlich zahllose Theken hervorgehen<sup>1)</sup>. Auf welche Weise das letztere geschieht und welchen Organen der Gefäßkryptogamen die Theken des Angiospermenstaubblattes entsprechen, darüber geben uns die verlaubten Blüten unserer *Aquilegia* keinen Aufschluss; wohl aber sind, wie wir noch sehen werden, eine Reihe an anderen Angiospermen beobachteter Missbildungen geeignet, uns über das Wesen der Theken und ihrer beiden Pollenfächer aufzuklären.

Der Staubfaden aber mag bei *Aquilegia* und in anderen Fällen thatsächlich, wie man gewöhnlich annimmt, dem Stiel des Laubblattes entsprechen; auch hier wieder hat man sich indessen, worauf schon oben S. 19 hingewiesen wurde, stets gegenwärtig zu halten, dass der Blattstiel kein Organ sui generis ist, sondern nur ein zusammengezogener Theil der Spreite, also eines aus dem übergipfelten Gabelast eines flachen, dichtotomen Algenthallus hervorgegangenen Kurztriebes. Ob man sich also unter dem Staubfaden einen Stiel oder einen Theil der Spreite des Blattes vorstellt, das ist von wenig Belang und es ist ein fruchtloses Bemühen, wenn CLOS der Erörterung dieser Frage einen besonderen Aufsatz widmet<sup>2)</sup>. Als zusammengezogener Theil der Spreite<sup>3)</sup> kann das

<sup>1)</sup> Siehe auch MASTERS a. a. O. S. 326 u. 332—33.

<sup>2)</sup> D. H. CLOS im Bot. Centralbl. LXXXIX (1902) S. 587—88. Des weiteren verdient hier wohl aus der Litteratur über die morphologische Bedeutung des Staubblattes das folgende als wichtig vermerkt zu werden: E. WARMING, Ueber Pollen bildende Phylome und Kanlome. Bonn 1873 (nicht von mir gesehen); A. ENGLER in PRINGSH. Jahrb. X (1875) S. 275—316 Taf. 20—24 und in den Natürl. Pflanzenfam. II, 1 S. 146—152 Fig. 101—109; ČELAKOVSKY im Jahresber. des naturh. Ver. Lotos (Prag 1876) S. 46—48 (nicht selbst gesehen), in PRINGSH. Jahrb. XI (1878) S. 124—174 Taf. 5—7 und ebenda XIV (1883) S. 365—375 Taf. 21, sowie die in PENZIG's Pflanzen-terat. I (1890) S. 34 erwähnten Aufsätze XVI—XVIII von CLOS (nicht gesehen).

<sup>3)</sup> Vgl. auch ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 136 Abs. 2.

Filament ebensogut als Stiel bezeichnet werden, wie der Stiel des Laubblattes. Von Wichtigkeit ist nur die aus den obigen Beobachtungen und Deduktionen gewonnene Erkenntnis, dass das Konnektiv nicht dem Mittelnerven, sondern stets einer Laubblattspreite entspricht.

Konnten wir im ersten Abschnitt das Fruchtblatt der Angiospermen unmittelbar von dem einfach gefiederten Fruchtblatt von *Cycas* ableiten, so liegt derselbe Vergleich auch für das Staubblatt der Angiospermen und Gymnospermen sehr nahe. Schon eingangs wies ich auf die „an *Cycas* erinnernden“ Staubblätter von *Platanus* und vielen Polycarpicae hin. Ausserdem habe ich auf S. 22 meiner vorjährigen Abhandlung über den Stammbaum bereits die verzweigten Staubblätter der Malvaceen mit dem reich gegliederten Sporophyll von *Allosorus* und anderen Farnen, die bandförmige, noch nicht in Staubfaden und Konnektiv geschiedene, über die seitlichen Theken weit hinausragende Spreite des Staubblattes von Nymphaeaceen, *Clematis*-arten, *Ceratophyllum*, *Lactoris*, *Clathrospermum* und anderen Anonaceen, *Decaisnea*, *Tetracera*, *Asarum* und *Kaempferia*, also zumeist von Polycarpicae, mit einem Fiederchen der Sporophylle von *Pteris* verglichen. Versuchen wir es, durch weiteres Verfolgen dieser Vergleiche zu prüfen, ob dieselben auch wirklich stichhaltig sind und ob sich nicht auch eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen des normal entwickelten Staubblattes der Phanerogamen für die Rekonstruktion ihres Stammbaumes noch weiterhin fruchtbar erweist.

Zwar sind die Anonaceen unter den lebenden Angiospermen noch nicht die den Gymnospermen am nächsten stehende Familie, sondern müssen zunächst von den älteren Magnoliaceen und erst durch deren Vermittelung von den Gymnospermen abgeleitet werden; trotzdem ist aber im Staubblatt gerade bei ihnen der Ausdruck der nahen Verwandtschaft der Polycarpicae mit den Cycadaceen noch weit deutlicher erhalten geblieben, als bei den lebenden Magnoliaceen. Es müssen also die letzteren aus ausgestorbenen, aber schon zu derselben Familie zu rechnenden Formen entstanden sein, die in der Form des Staubblattes ebenfalls noch mit den Cycadaceen und Anonaceen übereinstimmen. Während aber viele Vertreter der letzteren Familie noch bis auf den heutigen Tag den Cycadaceen-typus des Staubblattes festgehalten haben, ist derselbe bei den lebenden Magnoliaceen schon mehr und mehr verwischt worden, obgleich manche derselben in anderer Beziehung, wie z. B. in der Länge der Blütenachse oder dem Mangel an Gefässen im Holzkörper, noch auf einer tieferen Entwicklungsstufe stehen geblieben sind, als die Anonaceen, und dadurch auf's deutlichste verrathen, dass die ältesten, den Gymnospermen noch am nächsten stehenden Angiospermen Magnoliaceen waren, und dass sich also die Anonaceen erst von letzteren ableiten.



Vergleicht man die Staubblätter von solchen Anonaceen, wie z. B. *Anona*, *Gualteria*, *Xylopia*, *Rollinia*, *Aberemoa*, *Ucaria*, *Unonopsis*, *Unona* und zahllosen anderen<sup>1)</sup>, mit denen von *Cycas circinalis* (ENGL. PRANTL II, 1 S. 13 Fig. 5 A), *Encephalartos Altensteinii*, *Ceratozamia Miqueliana* (Mus. Hamburg.) und anderen Cycadaceen, so wird man überrascht durch die grosse Aehnlichkeit in der äusseren Form. Bei den meisten Anonaceen sowohl wie auch bei den Cycadaceen und übrigens auch bei vielen Coniferen ist das Staubblatt keilförmig, bandartig oder flach dreikantig prismatisch, noch nicht in Stiel und Spreite gegliedert und über dem die Pollenfächer tragenden Theil mit einem kürzer oder länger pyramidenförmigen, abgestutzten oder selbst zweihörnigen Scheitelstück versehen. Zumal bei dem genannten *Encephalartos* gleicht übrigens dieses Scheitelstück auch in hohem Grade demjenigen des Fruchtblattes von *Pinus* und andererseits das zweihörnige von *Ceratozamia Miqueliana*<sup>2)</sup> und manchen Coniferen wiederum dem des Fruchtblattes von *Ceratozamia mexicana* (ENGL. PRANTL II, 1 Fig. 7 G), ein Beweis dafür, dass die männlichen und weiblichen Sporophylle in beiden Familien der Gymnospermen noch eine ganz parallele Entwicklung genommen haben, und dass die Coniferen im Wesentlichen nichts Anderes sind, als Cycadaceen, die in ihrem Uebergang vom zarten, reich gegliederten, ombrophilen Wedel der Baumfarne zum einfachen, kleinen, nadelförmigen, dauerhaften Xerophytenblatt schon viel weiter vorgeschritten sind als die eigentlichen Cycadaceen. Demnach entspricht dieses Scheitelstück auch dem sterilen, aber noch blattartigen und sogar mehr oder weniger gefiederten Endlappen des Fruchtblattes von *Cycas* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 7 A—C), sowie dem einfachen, lanzettlichen Endlappen im Stadium 1—3 unserer verlaubten Fruchtblätter von *Aquilegia*, und ist also aus einem solchen sterilen, aber noch laubartigen Endlappen durch die weiter und weiter fortschreitende xerophile Anpassung und Verholzung des ganzen Sporophylls entstanden zu denken (siehe auch oben S. 16).

Der überall nach rein mechanischen Erklärungen suchende biologische oder physiologische Morphologe ist hier natürlich sofort mit dem Einwurf bei der Hand, dass die ähnliche Form des Staubblattes der Anonaceen und Gymnospermen auf den gegenseitigen Druck der dicht gedrängten Sporophylle zurückzuführen und also ein sogen. biologisches Merkmal sei, welches nicht mit zur Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen

<sup>1)</sup> Siehe ST. HILAIRE, Fl. Bras. merid. I (1825) Taf. 5—8; MART. Fl. Bras. XIII, 1 (1841) Taf. 1—13; R. E. FRIES in K. Sv. vetensk. handl. XXXIV, 5 (1900) Taf. 2 u. 4; BOERLAGE in Ic. Bogor. I (1899) Taf. 26—75; ENGLER u. DIELS in ENGLER, Monogr. afr. Pflanzenfam. u. -gatt. VI (1901) Taf. 1—30.

<sup>2)</sup> Auch dem 2—3-hörnigen Staubblatt von *Ceratophyllum* (ENGL. PRANTL III, 2 S. 11 Fig. 12 D) ist dasjenige von *Ceratozamia* überaus ähnlich.

herangezogen werden dürfe. Nun, nach einer solchen Anschauungsweise würden dem Systematiker überhaupt keine Anhaltspunkte zur Aufspürung von Verwandtschaftsbeziehungen zur Verfügung stehen. Denn im Grunde genommen ist doch jedes Merkmal ein biologisches, jede Eigenthümlichkeit der Form irgend einmal durch biologische oder mechanische Einflüsse irgendwelcher Art hervorgerufen worden. Der Unterschied zwischen sog. biologischen und systematischen Merkmalen besteht also lediglich darin, dass die ersteren neu erworben sind, die letzteren aber sich bereits seit kürzerer oder längerer Zeit vererbt und auf kleinere oder grössere Verwandtschaftskreise übertragen haben.<sup>1)</sup> Es ist aber gerade Sache des Systematikers, in jedem einzelnen Falle erst festzustellen, ob ein gegebenes Merkmal eine Erwerbung jüngeren Datums oder aber schon Gemeingut eines grösseren Verwandtschaftskreises geworden ist, und hierbei bleibt ihm kein anderer Weg, als eine möglichst grosse Summe von Merkmalen und eine möglichst grosse Anzahl einzelner Formen zu seinen Vergleichen heranzuziehen. Wo sich hierbei die meisten und bedeutsamsten Uebereinstimmungen und bei verschiedenartiger Ausbildung des nämlichen Organs die vollständigste und lückenloseste Kette von Uebergängen zeigen, da kann auch mit der meisten Wahrscheinlichkeit auf wirkliche, natürliche Verwandtschaft geschlossen werden, und selbst der Habitus ist für den Systematiker keineswegs ein so werthloses Merkmal, als welches er von manchen Skeptikern so häufig hingestellt wird. Noch ist eben die phylogenetische Systematik auch bei den Phanerogamen so sehr in den Anfängen begriffen, dass zahlreiche verwandte und auch in der Tracht mit einander übereinstimmende Gruppen noch bunt durch das ganze System zerstreut sind. Wenn aber z. B. in der Gruppe der Centrospermen xerophile und halophile, in der Tracht mehr oder weniger übereinstimmende Formen überaus verbreitet sind, — ich nenne nur die Cacteen, Ficoideen, Portulacaceen, Phytolaccaceen, *Frankenia*, *Drypis*, Plumbaginaceen, *Honkenya*, Tamaricineen, *Fouquieria*, *Basella* und die Chenopodiaceen —, so wird wohl Niemand bestreiten wollen, dass hier die Neigung zur Ausbildung von Succulenten, Dorngewächsen und Salzsträuchern bereits hochgradig erblich geworden ist und recht wohl mit als Fingerzeig für Verwandtschaftsverhältnisse benutzt werden kann. Speziell auch für die Gymnospermen und Anonaceen aber konnte durch eine grosse Zahl anderer Uebereinstimmungen festgestellt werden, dass hier auch die Form des Staubblattes mit der Ausdruck von Verwandtschaftsbeziehungen und nicht lediglich von biologischen Anpassungserscheinungen ist. Bei den Cycadaceen

<sup>1)</sup> Vgl. auch POTONIE in der Naturw. Wochenschrift XIV (1899) S. 414 und ROSEN in COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. VIII, 2 (1901) S. 133—135 über das Verhältnis der Systematik zur Biologie.

ist allerdings die eigenthümliche prismatische Gestalt der Staubblätter wohl hauptsächlich auf den gegenseitigen Druck dieser zahlreichen, dicht gedrängten Organe zurückzuführen; schon bei den Coniferen hingegen ist sie keine neue Erwerbung mehr, sondern von den Cycadaceen erblich überkommen und nur noch weiter verstärkt worden, und ebenso ist sie durch ausgestorbene Magnoliaceen auch noch auf die Anonaceen erblich übertragen worden, aber nicht von ihnen neu erworben. Erst während der allmählichen Verarmung und Lockerung von Androeceum und Gynoeceum schwindet sie bei den jüngeren Angiospermen mehr und mehr.

Aus der überraschenden Aehnlichkeit des Anonaceen-staubblattes mit demjenigen der Cycadaceen glaubte ich anfangs schliessen zu müssen, dass nicht nur das Staubblatt der Angiospermen als Ganzes dem der Cycadaceen homolog gebaut sei, sondern auch die einzelne durch einen Längsspalt aufspringende Theke einem Pollensäckchen der Cycadaceen entspreche, dass also von den zahllosen Sori auf der Unterseite des Cycadaceen-staubblattes bei den Angiospermen jederseits nur einer und in jedem Sorus nur ein einziges Sporangium übrig geblieben sei. Auch CLOS erklärt a. a. O. (1902) S. 588 die Theke — oder versteht er unter anthere wirklich die ganze Anthere im Sinne der deutschen Schriftsteller? — für eine dem Nucellus gleichwerthige Emergenz, also ein Sporangium. Im Gegensatz hierzu erklärt ENGLER in ENGLER PRANTL II, 1 S. 147, 151 und 166 jedes einzelne Pollenfach für eine dem Mikrosporangium heterosporer Gefässkryptogamen aequivalente Emergenz.

Aus beiden Anschauungen heraus ist aber die oben hervorgehobene grosse Aehnlichkeit des keilförmigen Staubblattes vieler Cycadaceen und Anonaceen mit der Fruchtschuppe von *Pinus* nicht recht verständlich, denn die letztere ist, wie wir im ersten Abschnitte gesehen haben, kein ganzes Fruchtblatt, sondern setzt sich aus zwei nach innen umgeschlagenen Fiedern des Fruchtblattes zusammen, dessen Mittellappen (die Deckschuppe) von den Seitenlappen auf den Rücken der Fruchtschuppe hinausgedrängt worden ist. Doch auch das Fruchtblatt der Angiospermen entspricht, wie uns die verlaubten Blüten unserer *Aquilegia* gezeigt haben, keinem einfachen, ungetheilten, sondern einem einfachen, ja selbst doppelt gefiederten Laubblatt, womit die Deutung des Staubblattes als eine einfache, jederseits nur ein oder zwei Sporangien tragende Spreite nicht recht in Einklang zu bringen ist. Auch ist es auffällig, dass sich die verhältnismässig derbe, trockene und spröde Sporangienwand der Farne und Cycadaceen bei den Angiospermen nirgends wiederfindet, und andererseits wären so lange, strichförmige Sporangien, wie die Theken der Magnoliaceen, Nymphaeaceen, Cucurbitaceen, vieler Styraceen u. s. w., höchst eigenartige, bei den Gefässkryptogamen und Gymnospermen jedenfalls noch nirgends beobachtete Gebilde.

Eine ganze Reihe von Erscheinungen theils morphologischer, theils metamorphotischer Natur weisen nun unzweideutig darauf hin, dass auch das Staubblatt kein einfaches, sondern ein gefiedertes Blatt ist, dass das Konnektiv keiner ganzen Spreite, sondern nur dem Mittellappen einer getheilten Laubblattspreite entspricht, die Theken aber oder auch nur das einzelne Pollenfach nicht etwa nur einem einzigen Sporangium entsprechen, sondern vielmehr jede Theke eine zusammengerollte, längs des Rückens dem Mittellappen angewachsene, in jedem Seitenrande eine ganze Längsreihe von Sporangien entwickelnde Seitenfieder ist, die sich etwa mit dem fertilen Abschnitt des Blattes von *Ophioglossum* vergleichen lässt.

Zunächst macht schon GÜBEL in seiner Organographie (1901) S. 751 darauf aufmerksam, dass die dem Oeffnungsmechanismus dienenden besonders verdickten Wandzellen bei den Pteridophyten und Gymnospermen stets, bei den Angiospermen hingegen niemals der äussersten Zellschicht der Sporangienwand angehören. Schon diese grosse Verschiedenheit lässt vermuthen, dass die äusserste Zellschicht der Angiospermentheka überhaupt gar nicht mehr zur Sporangiumwand gehört, sondern dass vielmehr die Mikrosporangien der Angiospermen gleich den Sporangien von *Ophioglossum* eingesenkt sind, d. h. also im Innern des Blattgewebes, nicht aber als oberflächliche Emergenzen angelegt werden. Nun glaubt aber MASTERS (a. a. O. S. 232) im Integument pollenbildender Samenanlagen an umgewandelten Rosenstaubblättern Antherenfaserzellen gefunden zu haben. Hieraus würde sich die Folgerung ergeben, dass die der äussersten Zellschicht angehörenden Faserzellen der Equisetensporangien und der Pollensäcke der Coniferen sowohl als auch die in der subepidermalen Zellschicht zur Ausbildung gelangenden Faserzellen der Angiospermentheka nicht den Ring- und Kappenbildungen der Farnsporangien morphogenetisch gleichwerthig und überhaupt ebenfalls nicht mehr mit zur Sporangienwand zu rechnen sind, dass also ausser der Angiospermentheka auch die Pollensäcke der Coniferen und die sog. Sporangien von *Equisetum* durchaus von den Sporangien der Farne und des Cycadeenstaubblattes verschieden und nicht als Sporangien, sondern als ganze, Sporangien einschliessende Blattfiedern aufzufassen sind.<sup>1)</sup> Dem widerspricht jedoch eine von MASTERS (a. a. O. S. 232) ebenfalls an solchen karpellartig umgebildeten Rosenstaubblättern gemachte Beobachtung; die Antherenfaserzellen befanden sich nämlich in diesem Falle im Innern der Samenanlagen. Man sieht, dass hier noch Manches der Aufklärung bedarf; erst durch weitere Untersuchungen wird es sich mit vollkommener Sicherheit ermitteln lassen, ob die genannte Faserzellenschicht<sup>2)</sup>, was ich für das Wahrscheinlichere halte,

<sup>1)</sup> Vgl. auch ČELAKOVSKY a. a. O. (1883) S. 365—6.

<sup>2)</sup> Siehe ENGLER PRANTL I, 4 S. 534—5 u. II, 1 S. 43 u. 149.

noch der Sporangienwand zuzurechnen und also mit Ring und Kappe des Farnsporangiums vergleichbar ist, oder ob sie einer Art Indusium angehört, ob also die sog. Sporangien von *Equisetum* und die Pollensäcke der Coniferen thatsächlich dem Farnsporangium und den Pollensäckchen der Cycadaceen entsprechen oder aber, gleich der Angiospermentheka, einer ganzen Blattfieder. Der letzteren Deutung widerspricht unter Anderem auch die Thatsache, dass die Pollensäcke der Coniferen, im Gegensatz zur Angiospermentheka, stets nur einfächerig sind. Andererseits aber ist auch wieder das Gefässbündel des Sporangiphors von *Sphenophyllum* der Deutung günstig, dass die Sporenbehälter dieser Gattung und also wohl auch die der jüngeren Equisetalen, ja vielleicht sogar die der *Lycopodiales* nicht den Farnsporangien, sondern ganzen Blattfiedern entsprechen.

Für die Angiospermentheka ergibt sich diese Foliolartheorie in der überzeugendsten Weise aus jenen eigenartigen Umbildungen der Staubblätter, wie sie schon wiederholt an *Sempervivum*-arten, Umbelliferen und *Dictamnus*, von MÜLLER Arg. an *Jatropha Pohliana*, von MASTERS und Anderen an *Rhododendron*, *Azalea*, *Crocus*, *Viola* u. s. w. beobachtet worden sind.<sup>1)</sup> In diesen Umbildungen sind die Staubblätter in einigen Fällen verlaubt, in anderen mehr oder weniger zu Fruchtblättern umgewandelt; allen ist aber das gemeinsam, dass sich die vier Pollenfächer mehr oder weniger deutlich zu Blattflügeln umbilden, sodass die Anthere sich in ein vierflügeliges Blatt umwandelt. Das ganze Gebilde macht daher den Eindruck, als ob hier zwei Blattspreiten längs ihrer Mittelnerven antithetisch, d. h. mit ihren einander zugekehrten Oberseiten, verwachsen wären; in einem früheren Aufsätze, von 1878, wurde es daher auch von ČELAKOVSKY in dieser Weise erklärt und mit dem aus zwei antithetischen Abschnitten bestehenden Blatt von *Ophioglossum* verglichen. Erst später, in dem Aufsatz von 1883, näherte sich ČELAKOVSKY mehr unseren oben mitgetheilten Ansichten, indem er auf S. 370 jede der beiden Theken des Angiospermenstaubblattes für „ein auf innerer (bisweilen auch auf äusserlicher) Dichotomie beruhendes Blattsegment“ erklärt, „dessen beide Fächer den beiden Sporangienreihen von *Ophioglossum* morphologisch gleichwerthig und homolog sind und (S. 371) dessen beide aufeinanderliegende Segmenthälften zuweilen durch kongenitale Verschmelzung eine beträchtliche Verbreiterung des Konnektivs hervorrufen.“<sup>2)</sup> Dass in der That das Staubblatt bei gewissen Angiospermen,

<sup>1)</sup> Vgl. ENGLER a. a. O. (1875) S. 311 Anm. 1 — S. 313; ENGL. PRANTL II, 1 S. 146—7 Fig. 101 u. 102; ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 140—146 Taf. 7, (1883) S. 366—75 Taf. 21; MASTERS a. a. O. S. 293—4, 329—30, 333, 350—1.

<sup>2)</sup> ENGLER ist diese spätere, verbesserte Ansicht ČELAKOVSKY's anscheinend vollständig entgangen, wenigstens erwähnt er dieselbe in den Natürl. Pflanzenfam. II, 1 S. 147 mit keiner Silbe.



in Folge von Unterdrückung des Mittellappens, einer paarig gefiederten, also dichotomen Spreite entspricht, das beweisen unter Anderem aufs Deutlichste die von MÜLLER Arg. beobachteten verlaubten Staubblätter von *Jatropha Pohliana*, an denen die beiden Fiedern nicht der ganzen Länge nach mit einander verwachsen sind, sondern mit den Spitzen aus einander weichen, ferner aber auch jene von ENGLER a. a. O. (1875) Taf. 23 Fig. 48 abgebildeten petaloiden Staubblätter von *Sparmannia africana*, welche zwei Mittelnerven besitzen. Die beiden Fiedern der erwähnten Staubblätter von *Jatropha* zeigen ferner die Eigenthümlichkeit, dass auch sie keine einheitliche Spreite, sondern gelappt oder fiederig gespalten sind. Kein Wunder daher, dass auch an den von CELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 138 Taf. 7 Fig. 34 u. 35 beschriebenen und abgebildeten Staubblättern von *Camellia* zuweilen die inneren Pollenfächer an der Spitze frei sind. Sehr deutlich zeigt sich ferner die Dichotomie an den mehr oder weniger tief gespaltenen Staubblättern von *Adoxa*, *Betula*, den meisten Coryleen u. s. w., sowie an den Staubblättern von *Salvia*, *Hemigenia*, *Hemiandra*, *Meriandra*, *Codonanthe*, *Trapella*, Acanthaceen, Commelinaceen u. a., an denen die beiden Theken (oder deren Rudimente) durch eine aussergewöhnliche Verbreiterung oder selbst Gabelung des Konnektivs weit von einander getrennt sind.<sup>1)</sup> Auch hatten wir oben auf S. 16 bereits Gelegenheit gehabt, auf die Homologie der zweihörnigen, also offenbar paarig gefiederten Staub- und Fruchtblätter von *Ceratozamia* aufmerksam zu machen. Ueberhaupt setzt sich ohne Zweifel bei allen Cycadaceen der hin und wieder als Nagel bezeichnete, unterseits die Sporangien tragende Theil des Staubblattes aus der Spindel und zwei ihr angewachsenen fertilen Seitenfiedern zusammen und etwas ähnliches mag vielleicht auch bei den Coniferen der Fall sein, mit dem Unterschiede nur, dass man hier häufig, der Zahl der Pollensäcke entsprechend, eine grössere Zahl von fertilen Fiedern annehmen müsste. Während aber ausserdem bei den Cycadaceen die Sporangien, wie bei den meisten Farnen, noch vollständig frei auf der Unterseite offener, flach ausgebreiteter Blattfiedern stehen, sind bei den Angiospermen (und Coniferen?) die fertilen Fiedern stark zusammengerollt, die randständigen, eingesenkten Mikrosporangien vollständig umschliessend. In anderen Fällen ist zwischen den beiden Seitenfiedern des Staubblattes auch noch ein dem sterilen Endlappen des Fruchtblattes von *Cycas* und *Aquilegia*, der Deckschuppe der Abietineen u. s. w. entsprechender Mittellappen erhalten geblieben, so z. B. an den von MASTERS a. a. O. S. 333 Fig. 166 abgebildeten Staubblättern von *Viola*, bei welchen die beiden den Theken entsprechenden

<sup>1)</sup> Siehe ENGLER a. a. O. (1875) S. 306; ENGL. PRANTL III, 1 Fig. 27—31; IV, 4 Fig. 58 D; IV, 3a Fig. 78, 92 u. 93; IV, 3b Fig. 63, 76, 101, 107, 132—141; II, 1 Fig. 97.



Seitenfiedern der Innenfläche eines breiten Mittellappens angewachsen sind. Auch an den Staubblättern von *Ceratozamia* ist der letztere, wie oben auf S. 16 bereits erwähnt wurde, zwischen den beiden dornigen Seitenfiedern häufig noch als gerade nach vorn gerichteter oder hakig zurückgekrümmter mittlerer Dorn ausgebildet.

Recht deutlich zeigt sich auch der fiederige Bau an solchen mit bald blattartig, bald staminodial, bald antherenartig ausgebildeten Nebenblattbildungen versehenen Staubblättern, wie sie z. B. bei *Berberis*, vielen Monimiaceen und Laurineen, sowie bei den Fumariaceen vorkommen.<sup>1)</sup> Ausser dem die Anthere zusammensetzenden Fiederpaar trägt ein jedes dieser eigenartigen Staubblätter am Filament noch ein zweites Fiederpaar, eben die beiden Nebenblattbildungen, und gleicht dadurch einigermaßen dem von ČELAKOVSKY a. a. O. (1883) Taf. 21 Fig. 52 u. 53 abgebildeten missgebildeten Laubblatt von *Hieracium glandulosodentatum*. Dass ferner auch die mit zahlreichen monotheischen Antheren versehenen Staubblätter der Malvaceen einer verzweigten Laubblattspreite entsprechen<sup>2)</sup>, daran braucht hier wohl nur kurz erinnert zu werden. Nach ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 132 soll übrigens auch die Blüthe von *Camellia* nur fünf Staubblätter besitzen, die sich aber aus zahlreichen kreisförmig angeordneten Abschnitten zusammensetzen. Seine Schilderung dieser 5 Bündel petaloïder Staubblattabschnitte erinnert lebhaft an die Anordnung der inneren Blumenblätter der gefüllten Centifolien.

Lassen sich schon mit der soeben auch auf das Staubblatt ausgedehnten Foliolartheorie die Ansichten von ENGLER und CLOS nicht recht vereinigen, nach welchen jedes Pollenfach oder gar die ganze Theka nur einem einzigen Mikrosporangium entsprechen soll, so lässt sich des weiteren an einer Reihe von Erscheinungen ganz positiv nachweisen, dass in ähnlicher Weise, wie die Makrosporangien meist zahlreich und in Längsreihen an den Plazentarrändern des Fruchtblattes stehen, auch jedes Pollenfach der Anthere zwei oder mehr in einer Längsreihe über einander stehende, aber freilich eingebettete Mikrosporangien enthält. Bei vielen Mimoseen nämlich werden nach ENGLER a. a. O. (1875) S. 285 u. 287, Taf. 22 Fig. 30, 32 u. 33 in jeder Anthere vier Längsreihen von einander durch steriles Gewebe getrennter Pollenurmutterzellen gebildet, aus denen ebensoviele Längsreihen getrennter Pollengruppen hervorgehen. Von ENGLER wird zwar diese Erscheinung in der Weise erklärt, dass das sporogene Gewebe jedes einem Sporangium gleich-

<sup>1)</sup> ENGL. PRANTL II, 1 Fig. 97 T-V; III, 2 S. 94, Fig. 65 C, 66 C, 68 D u. H, 71—77, 81, 91—93, S. 130 u. 133.

<sup>2)</sup> Vgl. MASTERS a. a. O. S. 333 Anm. u. Fig. 167; ČELAKOVSKY a. a. O. (1883) S. 370; K. SCHUMANN in ENGL. PRANTL III, 6 S. 31; H. HALLIER, Tubifloren und Ebenalen (1901) S. 22.

zusetzenden Pollenfaches durch Einschaltung sterilen Gewebes erst sekundär im Laufe der Stammesgeschichte in einzelne Parthien gespalten worden sei; indessen ist dieser Deutung der Umstand durchaus nicht günstig, dass nach ENGLER a. a. O. S. 287 bei manchen Mimoseen die Pollengruppen einer jeden Thekenhälfte keine gemeinsame Tapetenschicht besitzen, sondern jede für sich ringsum von einer besonderen Tapetenschicht eingeschlossen ist, und dass die Scheidewände zwischen den getrennt angelegten Pollengruppen zuweilen nachträglich resorbiert werden, sodass also die ungetheilten Pollenfächer auch noch in der Ontogenie das Sekundäre sind. Ausserdem spricht für unsere Ansicht, nach welcher die Quertheilung der Pollenfächer das Ursprünglichere ist und ein jedes eine ganze Reihe von Sporangien enthält, die erst bei den jüngeren Angiospermen mit einander verschmolzen sind, ganz entschieden auch die Thatsache, dass diese Fächerung der Theken vornehmlich bei älteren, den Gymnospermen noch verhältnismässig nahe stehenden Angiospermen gefunden wird, so z. B. sehr häufig bei den unmittelbar von den Magnoliaceen abzuleitenden Anonaceen<sup>1)</sup>, bei den polyandrischen, den Anonaceen noch ziemlich nahe stehenden Mimoseen, aber nicht bei den jüngeren, nur noch decandrischen Papilionaceen, ferner unter den nahe den Ranunculaceen, Rosaceen, Saxifragaceen und Centrospermen (Cacteen) entstandenen Myrtifloren bei *Rhizophora*<sup>2)</sup>, unter den von den Ochnaceen abstammenden Ericalen bei *Aegiceras*<sup>3)</sup>, aber nach ENGLER a. a. O. S. 289 Anm. freilich auch bei der Orchidee *Bletia*.<sup>4)</sup> Auch ENGLER's Beobachtung (a. a. O. S. 285—86), dass bei *Albizzia lophantha* im Gegensatz zu den übrigen Zellen derselben Schicht meist nur die über den Pollenmutterzellen liegenden Zellen der ersten Periblemschicht tangentielle Theilungen eingehen und mit den Mutterzellen radiale Reihen bilden, deutet darauf hin, dass sich an diesen Stellen besondere lokale Vorgänge abspielen, indem sich hier eben unserer Ansicht nach einzelne eingesenkte Sporangien bilden, also gewissermaassen innere Emergenzen, wenn eine solche Contradictio erlaubt ist.

Von ganz hervorragender Beweiskraft für unsere Annahme, dass jedes Pollenfach mehrere bis viele Sporangien einschliesst, sind nun jene eigenartigen Zwischenformen zwischen Staub- und Fruchtblättern, wie sie schon wiederholt an *Sempervivum*-arten beobachtet worden sind.<sup>5)</sup>

<sup>1)</sup> Siehe oben S. 33 Anm. 1.

<sup>2)</sup> ENGLER a. a. O. (1875) S. 290—91.

<sup>3)</sup> ENGL. PRANTL IV, 1 S. 96 Fig. 57.

<sup>4)</sup> Vgl. auch ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 152 u. 156 und ENGLER PRANTL II, 1 S. 152—53 Fig. 109.

<sup>5)</sup> ENGLER a. a. O. (1875) S. 309—13 Taf. 24; ENGL. PRANTL II, 1 S. 148 Fig. 102; MASTERS a. a. O. S. 350 u. Fig. 176; ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 155—6 u. (1883) S. 375.

Entspräche jedes Pollenfach oder gar die ganze Theka nur einem einzigen Sporangium, dann müsste an solchen zu Fruchtblättern umgewandelten Staubblättern, da ja auch der Nucellus einem Sporangium gleichwerthig ist, jede Theke durch eine einzige oder höchstens zwei kollaterale Samenanlagen ersetzt werden. Nun sind aber bekanntlich zur Sicherung der Befruchtung bei den Pflanzen im Allgemeinen die männlichen Organe in grösserer Zahl vorhanden, als die weiblichen. Es ist daher von vorne herein höchst unwahrscheinlich, dass ein jedes Staubblatt von *Semprevivum* nur zwei oder vier Sporangien enthalten sollte, während doch im weiblichen Sporophyll derselben Pflanze bekanntlich eine weit grössere Zahl von Samenanlagen gebildet wird. In der That auch zeigen jene fruchtblattartigen Staubblätter ganz etwas Anderes: nicht die ganze Theka oder Thekenhälfte wird zu einem einzigen Nucellus umgebildet, vielmehr wandelt sich das ganze Staubblatt durch Verlaubung der vier Pollenfächer in eine jener oben schon erwähnten vierflügeligen Blattspreiten um, und erst an jedem ihrer vier Flügelränder entwickeln sich die Samenanlagen, genau in derselben reihenförmigen Anordnung, wie die in vier Längsreihen stehenden Pollenmassen der Mimosen. Ergiebt sich schon hieraus ganz unzweideutig, dass die Theka der an beiden Rändern je eine Längsreihe von eingesenkten Sporangien tragenden fertilen Blattfieder von *Ophioglossum*, das einzelne Pollenfach aber zugleich auch einer randständigen Längsreihe von Samenanlagen entspricht, so sind ganz besonders überzeugend auch jene Fälle, in denen sich über einer Längsreihe von Samenanlagen auch noch, an ein und derselben Thekenhälfte, ein Pollenfach entwickelt, in denen sich also, bildlich gesprochen, die Mikrosporangien nur zum Theil getrennt<sup>1)</sup> und zu Makrosporangien umgewandelt haben. Vom normalen Fruchtblatt unterscheiden sich diese umgewandelten Staubblätter im Wesentlichen nur dadurch, dass sie vier Reihen, das erstere aber nur zwei Reihen von Samenanlagen enthält. Diese Verschiedenheit erklärt sich aber leicht, wenn wir diese Gebilde mit den Fruchtblättern unserer vergrüntten *Aquilegia*-blüthen vergleichen. Auch das Fruchtblatt von *Aquilegia* entspricht ja, wie wir oben auf S. 20 gesehen haben, einer mit zwei Seitenfiedern versehenen Spreite, nur sind hier diese Fiedern mittelst je eines Seiteurandes kongenital mit einem Mittellappen verwachsen und tragen daher nur an dem anderen, freien Rande Samenknochen, während an den in Rede stehenden Missbildungen von *Semprevivum* der Mittellappen anscheinend unterdrückt ist, die Seitenlappen aber derartig Rücken an Rücken mit einander verwachsen sind, dass ihre beiden Seitenränder frei sind und daher beide Samenknochen auszubilden vermögen.

<sup>1)</sup> Vgl. auch ČELAKOVSKY (1878) S. 137 Abs. 2 — S. 138.

Eine ähnliche Ersetzung der Theka durch eine Reihe von Samenknospen ist zuweilen auch bei anderen Pflanzen beobachtet worden. So bildet MASTERS a. a. O. S. 349 Fig. 175 ein fruchtblattartiges Staubblatt von *Lilium tigrinum* ab, dessen eine Theka durch einen Plazentarrand mit zwei über einander stehenden Samenanlagen ersetzt ist, während die andere sich normal entwickelt hat, und LINDLEY soll etwas Aehnliches bei einer *Amaryllis* beobachtet haben. Wenn ferner MASTERS (S. 347) an *Papaver nudicaule* „die Antherenfächer zu Karpellblättern verbreitert fand, welche seitliche Ovula trugen, während das Konnektiv in einen blattartigen Lappen verlängert war,“ so lässt sich auch dies nur in der Weise deuten, dass die Theka nicht einem einzelnen Sporangium gleichwerthig ist, sondern einer ganzen, Sporangien tragenden Blattfieder.

Wenn ich oben wiederholt gesagt habe, dass diese Seitenfiedern, in den Fällen, in denen der sterile Mittellappen des Staubblattes unterdrückt ist, mit der Rückseite gegen einander gewendet und mit einander verwachsen seien, so muss ich mich hierbei vollständig auf die Angaben von ČELAKOVSKY verlassen, welcher an petaloiden Staubblättern von *Camellia* und verlaubten Staubblättern von *Dictamnus* festgestellt zu haben glaubt, dass die zwischen den Pollenfächern befindliche Dehisenzfurche, also die Aussenseite der Theke, der morphologischen Oberseite entspricht.<sup>1)</sup> Dabei verhehle ich mir indessen nicht, dass das in zwei Einzelfällen Beobachtete durchaus noch keine Verallgemeinerung für sämtliche Angiospermen zulässt, ja selbst für die von ČELAKOVSKY geschilderten Fälle scheint mir eine erneute Untersuchung unter besonderer Berücksichtigung der hier dargelegten Foliolartheorie höchst wünschenswerth.

Zunächst vertragen sich mit einer solchen extrorsen Stellung der beiden fertilen Antherenfiedern nicht recht die von MASTERS a. a. O. S. 343 aufgeführten Fälle von antherenartiger Ausbildung der Ligula an den Blumenblättern von *Sileneen*, *Nerium*, *Narcissus* u. s. w. Denn bekanntlich bestehen zwischen Blumenblatt und Staubblatt sehr nahe, auf eine Abstammung des ersteren von letzterem hindentende Beziehungen; beide können einander sehr leicht ersetzen und zumal an den Honigblättern von *Parnassia* und den Ranunculaceen, besonders *Nigella*, *Aquilegia* und *Ranunculus*, lässt es sich deutlich verfolgen, dass hier und wohl überhaupt bei den meisten Angiospermen die Blumenblätter aus Staubblättern hervorgegangen sind, während diejenigen der Anonaceen (und die ähnlichen der Büttnerieen?), sowie die bald grünen, bald korollinischen Kelchblätter der Ranunculaceen offenbar aus dem Perigon der Magnoliaceen, dieses aber wieder aus der hochblattartigen

<sup>1)</sup> ČELAKOVSKY a. a. O. (1878) S. 131, 134, 137, 141—3, 147.

Blüthenhülle der Bennettitaceen und Cycadaceen hervorgegangen ist. Die genannten Ligularbildungen sind aber offenbar der Fruchtschuppe der Abietineen analoge, nach innen umgeschlagene Seitenfiedern des Blumenblattes, wie sich das durch Vergleich besonders schön an den Ligularschuppen der Blumenblätter der Sapindaceen nachweisen lässt (vgl. auch oben S. 17). Demnach ist also ihre morphologische Oberseite nicht, wie es ČELAKOVSKY für die fertilen Fiedern des Staubblattes annimmt, von der Achse des Blattes abgewendet, sondern der Oberseite des Blumenblattes zugekehrt.

Doch auch mit dem Staubblatt der Cycadaceen lässt sich die von ČELAKOVSKY gegebene Deutung nicht recht in Einklang bringen; denn die Homologie ihrer Pollensäcke mit den Sporangien der Marattiaceen macht es höchst wahrscheinlich, dass auch am Staubblatt der Cycadaceen die Sporangien, gleich denen der Farne, auf der Unterseite stehen.

Ganz undenkbar ist es indessen nicht, dass hier wirklich Unterschiede vorhanden sind, die sich ja durch die Foliolartheorie als sehr geringfügig erweisen, und dass am Staubblatt der Cycadaceen die beiden fertilen Seitenfiedern mit der Oberseite ihrer benachbarten Ränder der Unterseite der Blattspindel kongenital angewachsen sind, bei den Angiospermen hingegen diese Fiedern sich gedreht und der imaginären oder als Mittellappen ausgebildeten Achse des Staubblattes ihre Rückseite zugewendet haben. Ueberhaupt ist ja durch die Foliolartheorie, wie wir schon im vorigen Abschnitte am Fruchtblatt gesehen haben, eine ganz beträchtliche Variationsweite gegeben und zahlreiche Modifikationen lassen sich leicht durch blosse Verschiebungen der einzelnen Blattabschnitte erklären. Ja, die im folgenden Abschnitte aufgestellte Parasynthallientheorie, nach welcher auch das kleinste Aederchen eines Blattes dem Mittelnerven eines Gabelastes des Marchantiaceenthallus entspricht, wird uns lehren, dass die Zahl der möglichen derartigen Verschiebungen unendlich ist. Halten wir also nur daran fest, dass die Theken einander oder einem sterilen Mittellappen mit der Fläche angewachsene Seitenfiedern sind, und dass die Pollenfächer stets an den beiden freien Rändern dieser Fiedern stehen, dann ist es ziemlich gleichgültig, ob die Verwachsung der letzteren an der morphologischen Ober- oder der Unterseite stattfindet. Auch das bald extrorse, bald introrse, bald seitliche Aufspringen der Theken verliert nunmehr sehr an Bedeutung, da diese Verschiedenheiten nach der Foliolartheorie ganz einfach durch eine Verschiebung der fertilen Fiedern um die Blattachse herum zu Stande kommen. Ferner ist nunmehr auch die oben auf S. 33 und 35 hervorgehobene grosse Aehnlichkeit des Anonaceen-staubblattes mit der Fruchtschuppe von *Pinus* leicht verständlich, da ja beide sich aus zwei verwachsenen Blattfiedern zusammensetzen.



Mag aber nach der Foliolartheorie immerhin die Homologie des Staubblattes der Angiospermen und Gymnospermen nicht mehr eine so grosse sein, als bei der Annahme, dass die Theka ein Sporangium ist, das einzige, welches von den zahlreichen jeder Hälfte des Cycadaceenstaubblattes übrig blieb, so ist es doch höchst bemerkenswerth und offenbar phylogenetisch zu erklären, dass gerade bei den Polycarpiceae und anderen ihnen und den Gymnospermen noch verhältnismässig nahe stehenden Ordnungen der Angiospermen, z. B. Anonaceen, Magnoliaceen, Nymphaeaceen, *Ceratophyllum*, Alismaceen, Aristolochiaceen, Canellaceen, *Lactoris*, Lardizabaleen, *Calycanthus*<sup>1)</sup>, die Theken noch besonders häufig extors sind, gleich den ihnen entsprechenden fertilen Fiedern des Cycadaceenstaubblattes. Ergab sich in den eingeschlechtigen Zapfen der Gymnospermen aus ihrer gedrängten Stellung die Nothwendigkeit, durch Beibehaltung der extorsen Stellung die Ausstreuung des Pollens zu begünstigen, so gingen sie erst in den Zwitterblüthen der Angiospermen während der Verminderung und Lockerung der Anthophylle und in Anpassung an die gegebenenfalls mögliche und erforderliche Selbstbestäubung allmählich zur lateralen und introrsen Stellung über. Wenn also ENGLER a. a. O. (1875) S. 299—309 und in ENGL. PRANTL II, 1 S. 141 und 143 die laterale Stellung der Theken als das normale hinstellt, so ist sie darum doch noch keineswegs das ursprüngliche.

Durch die Entstehung des Staubblattes aus dem Farnwedel erklärt es sich ferner, dass nach MASTERS a. a. O. S. 317 Phyllodie der Staubblätter häufiger bei Polysepalen und Polypetalen als bei Synsepalen und Sympetalen, nach S. 334 Petalodie derselben häufiger bei Pflanzen mit zahlreichen, getrennten Anthophyllen und häufiger bei acyclischen als bei eucyclischen Angiospermen auftritt, dass sich also bei den älteren Angiospermen die Neigung zu derartigen Umbildungen und Rückschlägen noch ganz besonders mächtig erhalten hat und erst bei den jüngeren ganz allmählich die spezifischen Eigenschaften des Staubblattes fixiert worden sind.

Nach alledem können wir uns die stammesgeschichtliche Entwicklung des Staubblattes etwa folgendermassen vorstellen. Aus dem mächtigen, einfach oder doppelt gefiederten, zahlreiche mehr oder weniger von je einem Indisium eingeschlossene Sori auf der Unterseite tragenden Marattiaceenwedel hat sich durch zapfenartige Zusammendrängung der Sporophylle und starke Reduktion der Spreite das keilförmige, ausser dem auch nicht immer mehr vorhandenen sterilen Endlappen nur noch aus zwei fertilen Seitenfiedern zusammengesetzte Cycadaceenstaubblatt entwickelt, aus

<sup>1)</sup> Vgl. auch ENGLER a. a. O. (1875) S. 304.



diesem hinwieder durch Zusammenrollen der beiden fertilen Fiedern das ebenfalls noch extrorse und keilförmige Anonaceen-staubblatt. Aus letzterem leiten sich die bandförmigen, petaloïden, zum Theil bereits introrsen Staubblätter der Magnoliaceen und Nymphaeaceen ab. Erst aus solchen noch immer äusserlich ungegliederten Staubblättern ist allmählich durch Ausgliederung von Filament und Anthere, durch Verkürzung des Konnektivs und durch immer vollständigere und einseitigere Anpassung an die Bildung und Ausstreuung des Blütenstaubes das typische Staubblatt der Angiospermen entstanden, wie sich das so schön an Uebergangsformen in den in ENGL. PRANTL III, 6 S. 104, Fig. 54 abgebildeten Staubblättern von Dilleniaceen verfolgen lässt.

### 3. Die Morphogenie des Laubblattes.

Durch die seit meinem Aufenthalt in Java und Borneo ununterbrochen fortgesetzten Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der Phanerogamen sah ich mich genöthigt, mich auch etwas mit der Frage nach der Entstehung, morphologischen Natur und stammesgeschichtlichen Weiterentwicklung des Laubblattes der Angiospermen zu beschäftigen. Solche eigenartigen Organe, wie die Blätter von *Gingko*, solche Zwischenformen, wie die durch schier unbegrenztes Wachstum ausgezeichneten Blätter von *Gleichenia*, *Lygodium*, *Welwitschia* u. s. w., wie die mit ebenfalls lange anhaltendem Spitzenwachstum behafteten Fiederblätter mancher Meliaceen<sup>1)</sup>, wie die Flachspresse von *Phyllocladus*, Phyllantheen, *Ruscus*, *Colletia*, *Muehlenbeckia*, *Carmichaelia* u. s. w., wie die Phyllo dien von Acacien und wie die Blüten tragenden Blätter von *Helwingia*, *Phyllonoma* und den Phyllobotryeen, und endlich die künstlich erzeugte Knospenbildung an den Blättern von *Bryophyllum*, Gesneraceen und Begonien führten mich zu der Annahme, dass das Blatt weiter nichts als ein Kurztrieb sei; ja zeitweilig glaubte ich sogar die an überhängenden Zweigen zweizeilig stehenden Blätter der Connaraceen des Lianenviertels im Buitenzorger Garten, sowie die Fiederblätter der Leguminosen, Sapindaceen, Meliaceen, Burseraceen u. s. w. geradezu von den zweizeilig stehenden, zweizeilig beblätterten Seitenzweigen der in unmittelbarer Nachbarschaft stehenden Anonaceen-lianen ableiten zu können, und mein damaliger treuer Gefährte J. MASSART, der sich auf unseren gemeinschaftlichen Ausflügen mit ganz besonderem Eifer auf die uns in den Weg kommenden Leguminosen, Oxalideen und Phyllantheen zu stürzen pflegte, schien sich mit ähnlichen Gedanken zu tragen, der Entstehung also von Blättern aus Stengeln hoch oben im Stammbaum der Archegoniaten, bei typischen Dikotylen! Erst

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu GÖBEL, Organographie (1901) S. 507.

nachdem sich während meiner phylogenetischen Studien eine grössere Anzahl von Dikotylenfamilien Glied an Glied zu einer Art Stammbaum an einander geschlossen hatten, erkannte ich, dass jene Theorie über die Entstehung des Leguminosen-blattes falsch sei, dass die erwähnten Zwischenformen zwischen Stengel und Blatt keine ursprünglichen, auf niederer Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Uebergangsglieder seien, sondern Rückschlagserscheinungen, Erinnerungen an die bei den Ahnen einer grauen Vorzeit vor sich gegangene Entstehung von Blatt- aus Achsenorganen, und dass man die Ahnenreihe der Angiospermen bis tief hinunter zu den niedersten Archegoniaten oder gar zu den Algen zurückverfolgen müsse, um die ersten Vorläufer des Dikotylenblattes zu finden. Nicht einem Spezialisten für Phanerogamen, sondern einem Palaeophylogen, der in der gerade für diese Frage so äusserst wichtigen Gruppe der Farne weit besser zu Hause ist, sollte es indessen vorbehalten bleiben, den Schlüssel zu dieser Frage zu finden.

Vor einer Reihe von Jahren lieferte POTONIÉ<sup>1)</sup> den Nachweis, dass sich die fiederige Verzweigung der Farnwedel durch Uebergipfelung von Gabelästen durch ihren Schwesterast aus echt dichotomer Verzweigung entwickelt habe, und leitete hieraus unter vergleichsweiser Heranziehung der Blätter gewisser Fucaceen die Theorie ab, dass nicht nur diese, sondern auch das Archegoniatenblatt aus übergipfelten Gabelzweigen eines dichotomen Thallus entstanden seien. Dabei übergeht POTONIÉ merkwürdigerweise die Lebermoose, die man doch im allgemeinen als das nächste den Farnen voraufgehende Glied des Stammbaumes ansieht, fast vollständig<sup>2)</sup> und sucht die Farne unmittelbar von dichotomen Brauntangen abzuleiten, indem er das Blatt von *Sargassum* und den Farnwedel einschliesslich des zugehörigen Perikaulomgliedes der höheren Formen als vollkommen gleichwertige Organe betrachtet.

Für die Richtigkeit der POTONIÉ'schen Ubergipfelungstheorie oder Thalloyphyllomtheorie, wie man sie auch nennen könnte, spricht vor allem das auch bei lebenden Farnen noch überaus häufige thatsächliche Vorkommen echt dichotom verzweigter Wedel. Ein Blick auf die in ENGLER und PRANTL's Natürl. Pflanzenfam. I, 4 enthaltenen Abbildungen des ersten Blattes von *Adiantum Capillus Veneris* (Fig. 11<sup>11)</sup>), des Wedels von *Trichomanes Lyallii* (Fig. 73 C), *Dipteris conjugata* (Fig. 108 A u. B), *Adiantum pedatum* (Fig. 150 G), *Actiniopteris radiata* (Fig. 151 A),

<sup>1)</sup> H. POTONIÉ in Ber. deutsch. bot. Ges. XIII (1895) S. 244—57; Bot. Centralbl. LXVI (1896) S. 122—3; Naturw. Wochenschr. XII (1897) S. 608—15, XIV (1899) S. 405—15; JUST Jahresb. XXV, 1 (1900) S. 441; XXVII, 2 (1902) S. 291; XXVIII, 2 (1902) S. 215; Bot. Centr. LXXXII (1900) S. 182—4; ENGLER PRANTL, Natürl. Pflanzenf. I, 4 (1902) S. 482—8.

<sup>2)</sup> Er erwähnt sie nur a. a. O. (1895) S. 247 u. (1897) S. 612 Anm.

*Rhipidopteris peltata* (Fig. 172), *Cheiropleuria* (Fig. 175), *Platyserium* (Fig. 177), *Matonia* (Fig. 180 A u. B, 182 A, 183), *Gleichenia* (Fig. 188 u. 189), *Schizaca* und *Lygodium* (Fig. 193—5), *Ophioglossum pendulum* (Fig. 263 A), den von POTONIÉ ebendasselbst in Fig. 275—98 abgebildeten fossilen Farnen, sowie auf das Blatt von *Gingko* wirkt hier überzeugender als die weitschweifigsten theoretischen Erörterungen. Wenn POTONIÉ des weiteren zu gunsten seiner Theorie anführt, dass die ältesten Farnwedel nur gabelige Aderung zeigten, dass in der geologischen Formationsfolge nach rückwärts die Zahl der Farnarten mit Wedelgabelungen mehr und mehr zunimmt, dass gerade bei palaeozoischen Farnen die ein oder zwei untersten Fiedern an den Spindeln zweiter und höherer Ordnungen häufig bedeutend grösser sind, als die übrigen Fiedern derselben Spindel, dass bei manchen rezenten Farnen wenigstens die Primärblätter noch gabelspreitig sind und auch an den folgenden Blättern Gabelung als Anomalie sehr häufig auftritt, dass im palaeozoischen Walde die Gabelverzweigung der Lepidophyten-stämme und -zweige vorherrschte, dass unter den seit grauer Vorzeit bereits wirtelig verzweigten Equisetalen der devonische *Asterocalamites* doch auch wiederholt gegabelte Blätter besass, und dass fiederig verzweigte Organe entwickelungsgeschichtlich häufig aus echten Gabelungen hervorgehen, so ist das alles sehr einleuchtend.

Dahingegen kann ich es zum mindesten nicht für jeden einzelnen Fall als richtig anerkennen, wenn POTONIÉ<sup>1)</sup> und vor ihm schon KNY<sup>1)</sup> auch die zweilappigen Keimblätter vieler Blütenpflanzen als phylogenetische Erinnerungszeichen an die gegabelten Blätter ihrer Vorfahren ansprechen möchten. Schon von anderer Seite<sup>2)</sup> wurde wiederholt darauf hingewiesen, dass die phylogenetische Entwicklung in der Ontogenie sehr häufig nicht mehr klar zum Ausdruck kommt, sondern durch neue Anpassungen und Abänderungen der Jugendstadien verwischt wird. Es gilt das zumal für die in einer festen Hülle eingeeengten Keimlinge der Blütenpflanzen.<sup>2)</sup> Dass die Zweilappigkeit vieler Keimblätter nur eine sekundäre Anpassung ist, bei der, in manchen Fällen wenigstens, keineswegs von Rückschlagserscheinungen die Rede sein kann, das geht schon daraus hervor, dass die von POTONIÉ a. a. O. (1895) angeführten Beispiele zumeist aus schon verhältnismässig hoch stehenden Dikotylenfamilien, ja zum Theil sogar von Sympetalen, entnommen sind. Zumal für die Convolvulaceen, deren ältere Formen, wie z. B. *Maripa*, noch ungetheilte Keimblätter besitzen<sup>3)</sup>, liegt es klar auf der Hand, dass die Zweilappigkeit der Keimblätter bei den höheren Formen eine sekundäre Erscheinung ist, und

<sup>1)</sup> POTONIÉ a. a. O. (1895) S. 245—46 und (1897) S. 610.

<sup>2)</sup> POTONIÉ a. a. O. (1899) S. 413; GÖBEL a. a. O. S. 123—25.

<sup>3)</sup> H. HALLIER in ENGL. Jahrb. XVI (1893) S. 478.

zwar nicht einmal eine Anpassung im eigentlichen Sinne des Wortes, sondern lediglich die nothwendige Folge einer unmittelbaren mechanischen Einwirkung der in das Endosperm hineinragenden Falte der Samenschale. Es geht das unzweifelhaft schon daraus hervor, dass z. B. bei *Convolvulus arvensis*, *siculus* und *Ipomoea purpurea* der Mittelnerv ohne wesentliche Störung seiner fiederigen Verzweigung die Spreite des Keimblattes in gerader Richtung bis zum Rande durchläuft und also von einer wirklichen Dichotomie hier nicht die Rede sein kann. Es handelt sich hier lediglich um eine Hemmung des normalen Scheitelwachstums, wie sie auch bei gewöhnlichen Laubblättern häufig durch den Druck der Knospenschuppen, durch dicht auf dem Erdboden liegendes Laub oder andere Hindernisse erzeugt wird. In seinen späteren Veröffentlichungen über den gleichen Gegenstand hat daher POTONIÉ selbst die Keimblätter der Angiospermen schon nicht mehr mit herangezogen.

Auch POTONIÉ's Angabe<sup>1)</sup>, dass die palaeozoischen Farnwedel überwiegend katadromen, die rezenten hingegen sehr oft anadromen Aufbau zeigen, lässt sich kaum als Argument für seine Theorie verwenden, obgleich sie ihr freilich auch nicht gerade widerspricht; denn wenn die Hauptspindel abwechselnd nach rechts und links Seitenfiedern aussendet, so sollte man gerade bei den älteren Formen erwarten, dass sich dieser regelmässige Wechsel unverändert auch an den Fiedern fortsetzt, dass also an dem durch Uebergipfelung zur Fieder gewordenen linken Gabelast nicht gleichfalls der linke, sondern vielmehr der rechte Tochterast übergipfelt wird und damit ein anadromer Aufbau zu Stande kommt, wie er z. B. in der den alten Sphenopteriden-gattungen *Rhodea* und *Palmatopteris* offenbar noch sehr nahe stehenden Gattung *Hymenophyllum* oft sehr klar und deutlich ausgeprägt ist (vgl. ENGL. PRANTL I, 4 S. 109 Fig. 74). Zu der fossilen Gattung *Alloiopteris* (ebenda Fig. 290—91) rechnet POTONIÉ übrigens sowohl Arten mit katadromem als auch solche mit anadromem Aufbau und bei *Adiantites oblongifolius* (Fig. 285) scheint sogar in einem und demselben Wedel beides vorzukommen, wodurch dieses Merkmal für derartige phylogenetischen Betrachtungen sehr an Werth verliert.

Ebenso wenig lässt sich wohl das bei den palaeozoischen Farnen im Gegensatz zu den rezenten sehr häufige Auftreten sog. dekursiver Fiedern zur Begründung von POTONIÉ's Uebergipfelungstheorie mit heranziehen. Denn mögen die letzteren nun unmittelbar durch im höchsten Grade ungleiche Entwicklung der Gabeläste entstanden und den zwischen ihnen befindlichen Metameren der Hauptspindel gleichwerthig sein oder mögen sie durch ein der Perikaulombildung analoges

<sup>1)</sup> POTONIÉ in ENGL. PRANTL I, 4 S. 486—87.

Verwachsen der primären Fiedern mit der Spindel auf letztere gerathen sein, auf alle Fälle sind solche Wedel mit dekursiven Fiedern doch keine ursprünglichen, sondern, auch in der Aderung, schon äusserst komplizierte Gebilde. Sie scheinen daher auch in den ältesten Versteinerungen führenden Schichten noch nicht vorzukommen; die von POTONIÉ abgebildeten Wedel mit dekursiven Fiedern (*Callipteridium*, *Eremopteris*, *Callipteris*, *Thinnfeldia*; ENGL. PRANTL I, 4 Fig. 280—2, 295, 297—8) gehören dem Karbon, dem Rothliegenden und dem Jura an.

Schliesslich scheint mir auch POTONIÉ's erstes Argument, dass nämlich bei den ältesten bis jetzt bekannten Farnen gabelig verzweigte Aderung vorherrsche, wenigstens insoweit einer Einschränkung zu bedürfen, als damit die Gruppe der Archaeopteriden gemeint sein soll.<sup>1)</sup> Denn unter den letzteren gehören zum mindesten *Archaeopteris hibernica* und die an *Botrychium Lunaria* erinnernde *Rhacopteris umbraculifera* (Fig. 286 u. 288) zu jenen Farnen, an deren Trophosporophyllen die Assimilation und die Sporenbildung bereits auf besondere Theile der Spreite vertheilt sind, Farnen also, die nach POTONIÉ's eigener Theorie von der phylogenetischen Aufeinanderfolge der verschiedenen Blattarten schon nicht mehr zu den ursprünglicheren Formen gerechnet werden können. Doch auch die geringe Gliederung und die reiche Aderung der stark an *Aneimia*, *Osmunda* und *Botrychium* erinnernden Blättchen der Archaeopteriden weisen darauf hin, dass wir es hier trotz ihres hohen Alters nicht mehr mit ursprünglichen, sondern schon mit weit vorgeschrittenen Formen zu thun haben, die den Namen Archaeopteriden durchaus nicht verdienen. Zugleich mit ihnen treten im Silur nach POTONIÉ (ENGL. PR. I, 4 S. 490), wenn auch selten und in mangelhaftem Erhaltungszustande (vgl. ebenda S. 112 Fig. 76), bereits die hymenophyllaceen-artigen Formen der Gattung *Rhodea* u. a. auf, und wenn die Archaeopteriden nach den bisherigen Funden zunächst noch vorherrschen, so darf daraus doch nicht der Schluss gezogen werden, dass sie höheren Alters seien, vielmehr waren jene zarten *trichomanes*-artigen Formen offenbar weniger geeignet, in fossilem Zustande bis auf unsere Zeit erhalten zu werden. Nicht allein ihr Vorkommen in den untersten produktiven Schichten, sondern auch der Aufbau ihrer Wedel und der an feuchte Standorte gebundene Bau unserer lebenden Hymenophyllaceen weist unzweideutig darauf hin, dass dieselben als die niedersten, den zum Theil geradezu noch wasserbewohnenden Ricciaceen und Marchantiaceen noch sehr nahe stehenden Farne anzusehen sind.

Betrachten wir die überaus reich verzweigten Wedel mancher *Hymenophyllum*-arten, wie sie z. B. in ENGL. PRANTL I, 4 S. 109

<sup>1)</sup> POTONIÉ ebenda S. 480—1, 483, 488—90.



Fig. 74 B u. C abgebildet sind, so hat es zwar zunächst den Anschein, als ob dies viel kompliziertere Gebilde seien, als etwa die ungetheilte, sterile Hälfte des Wedels von *Ophioglossum vulgatum* und die kleinen, elliptischen, ganzrandigen Blätter von *Buxus*. Und doch ist es nicht schwer, das gerade Gegenteil zu beweisen. Als überaus charakteristisch für diese zarten Gebilde fällt es auf den ersten Blick ins Auge, dass die Spreite trotz der reichen Gliederung des ganzen Wedels in allen seinen Theilen ungefähr dieselbe Breite besitzt, indem sie als schmaler, zarter, dünner Hautsaum an allen, auch der primären Spindel beiderseits entlang läuft, dass sie daher auch überall nur einen einzigen Nerven enthält und sämtliche Nerven durch Einbuchtungen des Randes von einander getrennt sind. Noch nirgends also eine reichere Verzweigung der Nerven innerhalb grösserer ungetheilte Abschnitte der Spreite oder gar Anastomosenbildung, wie wir das bei den höheren Archegoniaten einschliesslich der Samenpflanzen so allgemein verbreitet finden! Fast genau derselbe Aufbau vielmehr, wie am dichotomen Thallus der Lebermoose und zumal solcher wasserbewohnenden Formen, wie *Pellia* und *Riccia fluitans* (GÖBEL, Organographie Fig. 142)! Ganz wesentlich gesteigert wird diese überraschende Aehnlichkeit noch dadurch, dass an den Fiederchen letzter Ordnung die gabelige Verzweigung noch sehr deutlich erhalten geblieben ist, und an den einfacher gebauten Wedeln von *Trichomanes Lyallii* (ENGL. PR. I, 4 Fig. 73 C) ist sogar fast durchgehends nur erst gabelige Verzweigung vorhanden, wodurch diese Art den in K. MÜLLER's Buch der Pflanzenwelt I (1857) S. 203 und in GÖBEL's Organographie S. 251 abgebildeten Lebermoosen *Symphogyne*, *Blyttia* und *Hymenophyllum* zum Verwechseln ähnlich wird. Ueberaus lehrreich ist auch ein Vergleich des letzteren mit der jungen Pflanze von *Pteris cretica* in ENGL. PRANTL I, 4 S. 35 Fig. 18 D. Ferner vergleiche man ebendasselbst die Figuren 1 und 11<sup>II</sup> von jungen Pflänzchen des *Adiantum cuneatum* und *A. Capillus Veneris*! Auch viele Lebermoose sind ja übrigens vom dichotomen bereits zum fiederigen Aufbau vorwärts geschritten, wovon man sich leicht durch einen Blick in GÖBEL's Organographie Fig. 151, 168, 169, 170, 177, 198 und 206 überzeugen kann. Mit dieser echt fiederigen Verzweigung darf indessen die offenbar durch (kongenitale) Segmentierung der ursprünglich wie bei *Marchantia* und *Hymenophyllum* ganzrandig bandartigen Spreite zu Stande gekommene Blattbildung der akrogyten Jungermannieen nicht verwechselt werden. Die Blätter der letzteren sind offenbar denen der Farne, von denen sie sich schon durch das völlige Fehlen von Nerven unterscheiden, nicht morphologisch gleichwerthig. Nach GÖBEL Fig. 151 und 153 kommen auch bei Lebermoosen bereits echte Wurzeln vor und schliesslich kann auch die meist nicht über eine einzige Zellschicht an Dicke hinausgehende Laubspreite der Hymenophyllaceen mit zur



Begründung ihrer nahen Beziehungen zu den Lebermoosen herangezogen werden.

Auch mit den Blättern der Laubmoose scheinen übrigens diejenigen der Farne ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung nach nicht viel zu thun zu haben; denn während die ersteren stets nur einnervig sind und also, wenn überhaupt, dann höchstens als ein einfacher, unverzweigter Gabelast des Thallus betrachtet werden könnten, haben diejenigen auch der niedersten Farne bereits ein verzweigtes System von Nerven, gleich denen der oben erwähnten *trichomanes*-artigen Lebermoose, und damit kommen wir auf einen Punkt, der offenbar von POTONIÉ noch nicht genügend klar gelegt worden ist. Wenn derselbe nämlich das Blatt der Pteridophyten schlechthin als einen übergipfelten Gabelzweig des dichotomen Thallus betrachtet, so geht doch aus seinen Ausführungen nirgends klar und deutlich hervor, ob er hier einen einfachen, unverzweigten oder einen bereits verzweigten Gabelast, also ein ganzes, sich abgliederndes Verzweigungssystem des Thallus verstanden wissen will. Nur undeutlich kann man da, wo er von gegabelten Primärspindeln der Farnwedel spricht, zwischen den Zeilen lesen, dass ihm hauptsächlich die letztere der beiden Möglichkeiten vorgeschwebt hat. An verschiedenen Stellen spricht er sich jedoch auch dahin aus, dass der Prozess der Abgliederung von Thallusstücken nur sehr allmählich vor sich gegangen wäre und dass solche sich andauernd verlängernden Phyllome wie die Wedel von *Gleichenia* und *Lygodium* als Zwischenbildungen aufzufassen seien, die seit ihrer Umbildung aus Thallusstücken noch nicht die typischen Eigenschaften von Stengel oder Blatt erreicht hätten.<sup>1)</sup> Als eine Bestätigung dieser letzteren Anschauungsweise könnte es fast gelten, dass sich bei manchen *Lygodium*-arten (siehe ENGL. PRANTL I, 4 Fig. 195 A—C und G) die Fiedern niederer und höherer Ordnungen abgliedern, wodurch die Grenze zwischen Blatt und Achse ziemlich verwischt wird und Blattgebilde niederer und höherer Ordnung zu stande kommen. Durch ihre reiche Nervatur innerhalb ungliederter Theile der Spreiten, durch ihren ansehnlichen Vegetationskörper und vor allem gerade durch ihren lianenartigen Wuchs verrathen sich aber diese Farne als schon sehr hoch entwickelte, den lebermoosartigen Ureltern, bei welchen sich die Umbildung des Thallus in Achse und Blatt vollzog, wenigstens vegetativ schon sehr fern stehende Formen. Das lang andauernde Wachsthum ihrer Wedel ist als Rückschlag und auch die Gliederung der Wedel von *Lygodium*-arten als etwas Sekundäres der Gliederung des Leguminosenblattes Vergleichbares, aufzufassen. Was übrigens die Bildung von Knospen in den Gabelungen der Wedel von *Matonia sarmentosa*, *Gleichenia*- und *Lygodium*-arten anlangt, so scheint mir doch die von POTONIÉ und DIELS vertretene, von GÖBEL aber

<sup>1)</sup> Siehe Naturw. Wochenschr. XIV (1897) S. 413—4.

bestrittene Ansicht, dass es Adventivbildungen seien, die richtige zu sein. Dafür, dass wir es hier mit gelegentlichen Neubildungen und nicht etwa mit Hemmungsbildungen zu thun haben, scheinen mir vor Allem die That-sachen zu sprechen, dass diese Knospen, wenigstens nach den Figuren 180 B, 183, 195 A—B in ENGL. PRANTL I, 4, sich keineswegs in allen gleichwerthigen Gabelungen finden und dass sich in den echten Gabelungen nächst verwandter Formen, wie *Matonia pectinata*<sup>1)</sup>, *Schizaea*- und *Lygodium*-arten, keine Spur solcher Knospen findet.

Steigen wir nun wieder hinab zu den Moose und Farne verbindenden Hymenophyllaceen, so finden wir hier noch keine Spur solcher bei *Gleichenia* und *Lygodium* vorkommenden Lianenwedel, wohl aber überall schon ein wenigstens im erwachsenen Zustande mehrnerviges, verzweigtes Blatt, und ein Vergleich desselben mit dem gleich gestalteten, aber noch nicht deutlich vom Stamme abgegliederten Blatt der von GÖBEL abgebildeten Lebermoose lässt vermuthen, dass das Blatt der Farne schon von vorneherein durch Abgliederung nicht eines einfachen Gabelzweiges, sondern eines ganzen Verzweigungssystems entstanden ist, dass es sich also schon als fertiges, in sich abgeschlossenes Organ, als zusammengesetzter Kurztrieb von der Achse abgliedert hat. Wir können es also als ein Parathallium oder, rücksichtlich seiner Zusammensetzung aus zahlreichen Thalluszweigen und seiner sogleich zu schildernden phylogenetischen Weiterbildung, als ein Parasythallium, die POTONIÉ'sche Uebergipfelungstheorie aber in der ihr im Vorhergehenden und Folgenden gegebenen weiteren Ausführung als Parasythallientheorie bezeichnen.

Wie ist nun aus dem eigenartigen, reich verzweigten, aber doch in allen seinen Theilen schmal bandartigen und einnervigen Blatt der Hymenophyllaceen das Blatt der übrigen Farne und der Phanerogamen entstanden? Auf die allereinfachste Weise, nämlich theils durch kongenitale Verwachsung seiner einzelnen Glieder, theils durch Vergrößerung der Spreite vermittelt Fortsetzung der dichotomen Verzweigung unter schliesslicher Anastomosenbildung. Sowohl die reich gegliederten Blätter der Cyatheaceen, Ranunculaceen, Fumariaceen, Leguminosen, Umbelliferen u. s. w., als auch die ungetheilten Blätter von *Drymoglossum*, *Asplenium Nidus*, Coniferen, *Casuarina*, *Buxus*, Magnoliaceen u. a. lassen sich durch mannigfaltiges Zusammenwirken dieser beiden Faktoren aus dem Hymenophyllaceen-blatt und schliesslich aus dem dichotomen Lebermoosthallus entstanden denken; sie alle sind

<sup>1)</sup> Die Verbreitung von *Matonia pectinata* hat DIELS in ENGL. PRANTL I, 4, S. 347 nur sehr unvollständig angegeben; sie ist, wie ich in den Ann. jard. bot. Buitenz. XIV, 1 (1896) S. 32 mitgetheilt habe, von TEIJSMANN auch auf den Karimata-inseln und von mir auf dem Berge K'lamm am Kapúas in Holländisch Westborneo gefunden worden. Ein Fundort in Sarawak ist mir nicht bekannt.

nichts weiter, als Parasynthallien, d. h. übergipfelte, zur Seite geworfene und abgegliederte Systeme von Kurztrieben des dichotomen Thallus mit kongenital zu mehr oder weniger zusammenhängenden Flächen verschmolzenen Zweigen. Auch im kompliziertesten Adernetz von Angiospermenblättern entspricht also jedes feinste Aederchen dem Mittelnerven eines Gabelästchens, jedes Zähnchen des Blattrandes einem solchen Gabelästchen des dichotomen Ricciaeeen-thallus. Und nicht nur bei Farnen, sondern sogar noch bei den meisten Dikotylen ist die gabelige Nervierung des Blattes deutlich erhalten geblieben. Bei *Magnolia acuminata* L. z. B. und zahlreichen anderen Dikotylen theilt sich jeder Fiedernerv vor dem Blattrand in einen stärkeren, nach vorn gerichteten und einen schwächeren, rückwärts gebogenen Gabelast; durch Vereinigung des grösseren und kleineren Gabelastes zweier auf einander folgender Fiedernerven entstehen die Randbögen und durch Wiederholung dieses Gabelungsprozesses kommt häufig ein ganzes System über einander gebauter, nach dem Rande zu immer kleiner werdender Bögen zu stande, das zuweilen noch sehr an das Maschenwerk mancher Farne, wie z. B. *Polypodium neriofolium* (ENGL. PRANTL I, 4, S. 57, Fig. 39C), erinnert. Auch die blind in den Netzmaschen endenden Aederchen vieler Dikotylen sind bei den höheren Farnen schon sehr verbreitet, man vgl. z. B. HOOKER'S Synopsis Filicum, HOOKER'S Species Filicum und ENGLER PRANTL I, 4, Fig. 39K.

Schon bei den Hymenophyllaceen lässt sich der soeben geschilderte Verschmelzungsprozess auf's schönste verfolgen. Vergleichen wir z. B. die Figuren in ENGL. PRANTL I, 4, S. 106—109, so können wir uns das nierenförmige Blatt von *Trichomanes reniforme* (Fig. 73A) mit seiner reichen, regelmässig gabeligen Aderung ohne Mühe durch Verschmelzung der einzelnen Blattlappen aus dem vorwiegend gabelig verzweigten Blatt von *Tr. Lyalli* (Fig. 73C) herauskonstruieren und ebenso lässt sich das lanzenspitzenförmige, einfach fiedernervige Blatt von *Hymenophyllum cruentum* (Fig. 74A) leicht aus einem solchen mit schmal bandartiger Spindel und gleich gestalteten, einfachen, wechselständigen Fiedern ableiten. Durch reichere Verzweigung und Verschiebung der Nervatur und durch ähnliche Verschmelzung der einzelnen Fiederchen lässt sich schliesslich auch das hoch entwickelte, alethopteridenartige Blatt von *Trichomanes spicatum* (Fig. 73D) vom gewöhnlichen Hymenophyllaceen-typus ableiten und nur einer Verschmelzung der kleinsten Fiederchen bedarf es, um von letzterem zu *Loxsonia* (Fig. 77) und den Davallieen zu gelangen. Die weitere Entwicklung des Farnblattes, seiner Gliederung und seiner Nervatur ist von POTONIE in ENGL. PRANTL I, 4, S. 480—1, 488—503 klar und übersichtlich zusammengestellt worden. Schon die Mannigfaltigkeit der Hymenophyllaceen, Schizaeaceen, Ophioglossean und Osmundaceen zeigt aber, dass die daselbst geschilderten, auf fossile

Reste steriler Wedel gegründeten FarnGattungen, wie auch POTONIE hervorhebt, nur ein Nothbehelf sind und keinen Anspruch haben, als Gattungen im phylogenetischen Sinne zu gelten. Dieselbe Entwicklung der Form, Gliederung und Aderung des Farnwedels hat sich zu den verschiedensten Zeiten und in den verschiedensten Abtheilungen der Farne wiederholt; ja einzelne kürzere Abschnitte dieser Entwicklung lassen sich sogar noch hie und da an den auf einander folgenden Wedeln und Fiedern eines und desselben Individuums verfolgen.<sup>1)</sup>

Die hier ausgeführte Theorie der Entstehung flächenförmiger Gebilde durch phylogenetische, kongenitale Verschmelzung gestreckter Glieder eines verzweigten Pflanzenkörpers ist übrigens durchaus nichts Neues. Auch POTONIE spricht in ENGL. PRANTL I, 4, S. 481, 490 u. 491 mit Bezug auf *Palmatopteris* und *Sphenopteris* bereits von „palmaat zusammentretenden“ Fiedern letzter Ordnung. Vor allem aber findet die Parasynthallientheorie bei den Algen ihr Analogon. Bei vielen Florideen nämlich, wie z. B. *Pollexfenia*, *Detesseria*, *Placophora Binderi*, setzt sich der Thallus aus einem System sich lediglich durch Quertheilungen verlängernder und zu einem flächenförmigen „Synklonium“ (von *κλωστόν* = Zweiglein) kongenital verwachsener Fäden zusammen.<sup>2)</sup> Auch das eigenthümliche interkalar trichothallische Wachstum der Cutleriaceen und die Entstehung des Pseudoparenchyms vieler Pilze und Algen, wie z. B. *Anadyomene*, *Struvea* und *Microdictyon*<sup>3)</sup>, durch nachträgliche Verwachsung von Fäden lässt sich einigermassen mit den vorerwähnten kongenitalen Verwachsungserscheinungen vergleichen.

In der ihr hier gegebenen schärferen Fassung und Erweiterung erklärt nun POTONIE's Theorie von der Entstehung des Laubblattes in vorzüglichster und einfachster Weise eine ganze Reihe von Erscheinungen, die uns bisher noch mehr oder weniger fremdartig und unerklärlich erschienen, so z. B. jene Exkreszenzen oder Emersionen, wie sie ČELAKOVSKY a. a. O. (1882), S. 373 heranzieht zur Erklärung der Vertheilung der Samenknospen von *Brasenia*, *Cabomba*, den Butomaceen, *Sonneratia* u. s. w. über die ganze Innenfläche der Karpelle. Die Emersionen des Kohlblattes sind eben weiter nichts, als einzelne, einfache oder verzweigte Thallusäste, die sich aus dem Verbande der innig verwachsenen übrigen Aeste des Parasynthalliums herausgelöst haben. Zugleich führt auch diese Parasynthallientheorie zu einer schärferen Präzision von ČELAKOVSKY's Vergleich solcher Emersionen mit den Indusien der Farne und den Integumenten der Samenanlage der Phanerogamen. Diese Dinge sind deshalb

<sup>1)</sup> Siehe auch POTONIE in ENGL. PR. I, 4, S. 475—6.

<sup>2)</sup> ENGL. PRANTL I, 2, S. 299, 413, 454 Fig. 256 B. u. S. 462; KÜTZING, Tab. Phycol. XV (1865), Taf. 4.

<sup>3)</sup> ENGL. PR. I, 2, S. 263 u. Fig. 97, 101 u. 102.



nicht ganz mit einander vergleichbar, weil die Integumente und Indusien (mit Ausnahme der schildförmigen und der durch den umgerollten Blatt- rand gebildeten) keinen Nerven enthalten und also nicht einem ganzen Thalluszweige entsprechen, sondern nur etwa als Emergenzen oder als die umgerollten, frei gewordenen Ränder kongenital mit einander verwachsener Thalluszweige aufgefasst werden können. Zumal solche kleinere Verwandtschaftskreise, wie z. B. die Davallieen, in denen die Indusien bald als Duplikaturen des Blattrandes entstehen, bald beiderseits längs strichförmiger Sori flügelthürartig von je zwei benachbarten Adern ab- stehen<sup>1)</sup>, machen die angegebene Entstehung dieser Indusien durch Auf- krempung der Oberhaut der schmalen Spreite von Thalluszweigen sehr wahrscheinlich, dann aber auch jene nierenförmigen, blattartigen, zuweilen sogar mit Nerven versehenen Indusien vieler Aspidien, wie sie in ENGL. PRANTL I, 4, Fig. 91—97 abgebildet sind. Doch auch für die Integumente der Samenanlagen der Phanerogamen dürfte sich vielleicht eine ähnliche Entstehung erweisen lassen. Nach ROSSMANN a. a. O. S. 664 ist nämlich der verkümmerte Nucellus der verlaubten Fruchtblätter von *Aquilegia* eingerahmt von der Gabel des gespaltenen Raphenerven. Es liesse sich also das innere Integument der normalen Samenanlage ganz gut durch ringförmige Verwachsung der aufgekrempten benachbarten Ränder der beiden Gabelzweige des Parasyntalliums entstanden denken.<sup>2)</sup> Durch ähnliches Auseinanderweichen benachbarter Thalluszweige lassen sich auch die Löcher im Blatte von *Monstera* leicht erklären.

Auch die eingangs dieses Abschnittes erwähnten Zwischenformen zwischen Achse und Blatt, wie z. B. Flachsprosse, Blätter mit Zweig- knospen oder Blütenständen, stengel- oder selbst lianenartige Blätter und Aehnliches finden durch POTOPIÉ's Theorie, dass Stengel, Blatt und Wurzel der Kormophyten aus einem einzigen Grundorgan, dem Gabelgliede eines dichotomen Thallus, hervorgegangen seien, ihre einleuchtende Er- klärung, und die alte Eintheilung der mehrzelligen Pflanzen in Lager- pflanzen und Achsenpflanzen verliert durch diese Theorie, nach welcher ja auch die Blätter von *Sargassum* schon als echte, denen der Kormophyten gleichwerthige Blätter zu gelten haben, noch mehr an Präzision, als ihr auch bisher schon mangelte.

Ferner beruht offenbar auch die zweizeilige Blattstellung und die zickzackförmige Biegung der Zweige von Anonaceen, Olacineen, Ulmen, Linden, Buchen, *Corylus*, Hamamelideen, *Kerria* u. s. w. auf Eigenthümlichkeiten des inneren Baues, die sich noch vom dichotomen Thallus latent vererbt, bei den genannten Pflanzen aber wieder als

<sup>1)</sup> ENGL. PRANTL I, 4, Fig. 38, 109—128, 191.

<sup>2)</sup> Vgl. auch ČELAKOVSKÝ a. a. O. (1882), S. 335 und (1883), S. 373—5.



nützlich erwiesen haben und in Folge dessen wieder in Wirksamkeit getreten sind. Ohne Zweifel stehen diese Erscheinungen im Zusammenhang mit der ebenfalls von POTONIE nachgewiesenen Perikaulombildung der höheren Kormophyten, der Verwachsung also der unteren Parthieen des Blattstieles mit dem Stengel, wie sie zumal bei vielen Farnen, Coniferen und älteren Dikotylen, z. B. Cacteen, der Centrospermen-gattung *Fouquieria*, bei *Casuarina*, *Myrothamnus* u. s. w., durch vorspringende Kanten oder durch streifenförmiges Abblättern der Rinde auch schon äusserlich deutlich in die Erscheinung tritt. Durch diese theilweise Verwachsung des durch Uebergipfelung zum Blatt gewordenen Gabelastes mit seinem Schwesterast wird der Blattstiel in die Fortsetzung des scheinbar unmittelbar vorausgehenden, in Wirklichkeit mit dem Perikaulom auf gleicher Höhe stehenden Stengelgliedes gerückt und das nächsthöhere Stengelglied etwas zur Seite geworfen.

Daraus aber, dass das Blatt der Kormophyten nicht aus einem einfachen Gabelast, sondern aus einem ganzen Verzweigungssystem des dichotomen Thallus hervorgegangen ist, erklärt es sich auch leicht, dass wir die Blätter mit den einfachsten Umrissen nicht, wie man erwarten sollte, bei den niedersten, sondern bei höheren Farnen, den Coniferen und den niederen Angiospermen antreffen. Erst durch Verschmelzung der zahlreichen Zweige des *Trichomanes*-blattes zum einfachen, breit-lanzettlichen Magnoliaceen-blatt und durch nochmalige Spaltung ist das reich gegliederte Blatt der Ranunculaceen, Fumariaceen, Leguminosen, Umbelliferen u. s. w. entstanden. Mit der grösseren Häufigkeit und Heftigkeit der Regengüsse in früheren Perioden der Erdgeschichte, an die sich nach POTONIE die Farne der ältesten produktiven Schichten durch Ausbildung schmalen und fein zertheilter Fiederchen angepasst haben sollen<sup>1)</sup>, hat demnach diese reiche Gliederung des *Rhodea*- und *Hymenophyllaceen*-wedels nichts zu thun; sie beruht vielmehr, wie wir oben aus dem Vergleich von *Trichomanes*- und Lebermoosblättern gesehen haben, auf Abstammung der Farne und Lebermoose von gemeinsamen, ricciaceen-artigen Vorfahren.

Schliesslich erklärt sich auch die Entstehung schild- und becherförmiger Gebilde, wie das Blatt von *Nelumbium*, die Ascidien von *Nepenthes*, Sarraceniaceen, *Cephalotus*, *Dischidia* u. s. w., durch die Parasynthallientheorie in der einfachsten und einleuchtendsten Weise. Man braucht sich diese Gebilde nur durch ähnliche Wachstumsvorgänge entstanden zu denken, wie sie auch in dem Hute von *Acetabularia* oder in dem strahlenförmig nach allen Seiten wachsenden Thallus von *Marchantiaceen* und Krustenflechten statthaben, nämlich durch schirmförmig-strahliges Wachstum eines Systems kongenital verwachsener Thallusäste.

<sup>1)</sup> POTONIE in ENGL. PRANTL I, 4 S. 481 u. 482.

Ueberhaupt scheint, wie gesagt, die Parasynthallientheorie dazu berufen zu sein, eine ganze Reihe von Thatsachen, mit deren allseitig befriedigender Deutung die Morphologen bisher vergeblich bemüht waren, in der einfachsten Weise zu erklären. Von der Anschauungsweise aus, dass auch das einfachste Blatt höherer Kormophyten aus einem ganzen System mit einander verschmolzener Thalluszweige hervorgegangen ist, die sich je nach den Umständen jederzeit wieder anders gruppieren oder gänzlich von einander trennen können, wird die enorme Umbildungsfähigkeit des Blattes unserem Vorstellungsvermögen selbstverständlich weit weniger Schwierigkeiten bereiten, als aus der bisherigen Annahme heraus, dass das Blatt ein starres, einheitliches, sich im Laufe der Stammesgeschichte erst sekundär spaltendes Gebilde sei.

Auf die Frage, wie man sich die phylogenetische Entwicklung der Achselspresse, also von Tochttersprossen aus der ursprünglichen Thallusgabel, zu denken hat, bleibt uns freilich die Parasynthallientheorie vorläufig noch die Antwort schuldig. Vielleicht geben darüber die eigenartigen Verzweignungsverhältnisse des Wedels von *Lygodium*, *Gleichenia* und *Matonia sarmentosa* einigen Aufschluss. Vielleicht auch kann man sich die Sache so vorstellen, dass sich nach jeder Gabelung in ein Glied des Urkauloms und ein Perikaulomglied am oberen Ende des letzteren eine zweite Gabelung vollzieht, aus welcher das Blatt und sein Achselspross hervorgehen. Auf diese Weise würde sich auf's Allereinfachste die so weit verbreitete Erscheinung erklären, dass das Tragblatt, wie z. B. an den Blütenständen von *Cneorum*, *Thesium* und vielen Dichapetaleen, an seinem Achselspross „hinaufrückt.“ In Wirklichkeit kann hier von einem Hinaufrücken nicht die Rede sein, ebensowenig auch von einer Verwachsung des Blattstieles und Achselsprosses, vielmehr findet die Gabelung, die zur Bildung des Achselsprosses führt, nicht normaler Weise am oberen Ende des Perikauloms statt, sondern erst oberhalb der Grenze zwischen dem Blattstiel und dem zugehörigen Perikaulom.

Bei einer genaueren vergleichenden Betrachtung des Gefässbündelverlaufes dürfte sich übrigens die Anwendbarkeit von POTONIE'S Perikaulomtheorie<sup>1)</sup> auf wenige niedere Farne beschränken. Die Spaltung des zentralen Gefässbündels der Wurzel bei seinem Uebergang in den Stengel der höheren Gefässpflanzen und die Anastomosen in POTONIE'S sogen. Perikaulom weisen darauf hin, dass in einer solchen kompliziert gebauten Achse niemals ein einfaches, dem unverzweigten Gabelast des *Marchantia* ceen-thallus gleichwerthiges zentrales Urkaulom vorhanden gewesen ist, sondern dass dieselbe ebenfalls gleich dem Blatte einem ganzen Ver-

<sup>1)</sup> Ausser seinen oben (S. 46, Anm. 1) angeführten Aufsätzen über die Entstehung des Blattes hat POTONIE seine Perikaulomtheorie auch neuerdings wieder in der Naturw. Wochenschr. XVIII (1902), S. 3—8, 13—15 u. 25—28 dargelegt.

zweigungssystem des Thallus entspricht, dass sie ein durch wiederholte Gabeltheilungen des Urkauloms entstandenes Synthallium ist und dass das Urkaulom hier mit allen seinen Gabelgliedern vollständig zur Bildung des Perikauloms und der Blätter verwendet wird. Wie im Blatte und in der *Luffa*-frucht, so würde also auch in dem so überaus komplizierten Cacteen-skelett selbst das feinste Bündelchen einem Gabelement des Marchantiaceen-thallus entsprechen und auch die Entstehung der sogen. polystelischen Achsen würde sich durch die Synthallientheorie in der einfachsten Weise erklären. Wir hätten uns dann den Stengel der Gefäßpflanzen durch ähnliche Wachsthumsvorgänge entstanden zu denken, wie sie in den zylindrischen Bechern von *Nepenthes*, *Sarracenia* und *Dischidia* stattfinden, mit dem Unterschiede nur, dass im Stengel die einzelnen Thalluselemente, und zwar meist radial symmetrisch, zu einem massiven Zylinder kongenital zusammenschliessen. Die Aehnlichkeit des Baues von Mark und Rinde, die Markstrahlen und die bikollateralen Gefässbündel fänden auf diese Weise gleichfalls eine befriedigende Erklärung. Auch hier würde man natürlich die Entwicklung des Gefässbündelverlaufes von den niedersten Farnen, den Hymenophyllaceen ab genau verfolgen müssen, wenn man die Anwendbarkeit der Synthallientheorie auf den Stengel näher prüfen will. Auch wäre es gewiss sehr lehrreich, die Nervatur des Blattes und ihre Maschenbildung mit dem Achsenskelett der nämlichen Art, und zwar zumal bei den niedersten Gefäßpflanzen, den Farnen, zu vergleichen. Eine solche Ausdehnung der Synthallientheorie auf die Achse fällt indessen nicht mehr in den Rahmen dieses Aufsatzes, in welchem wir uns die morphologische Deutung des Laubblattes und der Sporophylle und die Ermittlung ihrer phylogenetischen Entwicklung zur Aufgabe gemacht haben, und müsste also den Gegenstand einer besonderen Abhandlung bilden. Nur kurz will ich hier noch aufmerksam machen auf eine von POTONIE in der Naturw. Wochenschr. XIV (1897), S. 614, Anm. 1 erwähnte DELPINO'sche Theorie, die auch der Synthallientheorie schon ziemlich nahe kommt.

#### 4. Der Generationswechsel und die Stammesgeschichte der Archegoniaten.

Wiederholt habe ich im vorigen Abschnitt auf die Aehnlichkeit der Blätter von Hymenophyllaceen und gewissen Lebermoosen hingewiesen und dies auch mit als Ausdruck einer nahen Verwandtschaft beider Pflanzengruppen gedeutet. Da höre ich indessen schon den Einwand, dass ja die Blätter der Farne und der Lebermoose zwei ganz verschiedenen Generationen angehören und also nicht mit einander vergleichbar seien. Nun, der erste Theil dieser Behauptung lässt sich natürlich nicht leugnen;

wenn man indessen daraus folgert, dass die Sporophytengeneration der Farne nicht mit der Geschlechtsgeneration der Moose verglichen werden dürfe, so muss ich das als einen übereilten Schluss bezeichnen. Von denen, die einen solchen Einwand erheben, haben wohl die Wenigsten schon ernsthaft darüber nachgedacht, auf welche Weise wohl der Generationswechsel der Archegoniaten entstanden sein könne.

Eines der wichtigsten Grundgesetze der DARWIN'schen Entwicklungslehre ist dasjenige der Differenzierung und Arbeitsteilung. Wohin wir im Organismenreiche unsere Blicke wenden, überall sehen wir die Dimorphismen aus Isomorphieen, Ungleichartigem aus Gleichartigem entstehen. Bei den niederen Algen sehen wir die ersten Anfänge von Geschlechtsunterschieden aus Isogamie und diese wieder aus vollkommen gleichartigen, nicht mit einander kopulierenden Schwärmosporen entstehen. Bei den Phanerogamen lässt sich an Uebergangsformen die Entstehung männlicher, weiblicher, polygamischer und steriler Blüten aus isomorphen Zwitterblüthen verfolgen. Auch die zweierlei oder dreierlei verschiedenen Blüten der heterostylen Blütenpflanzen denken wir uns durch Differenzierung aus isostylen Blüten entstanden. Vielleicht also werden wir uns über den Ursprung des Generationswechsels der Kormophyten Aufschluss verschaffen können, wenn wir ihn und die mit ihm im Zusammenhang stehenden Dimorphismen einmal mit streng logischer Konsequenz von den Angiospermen an bis zu den Moosen hinab und darüber hinaus rückwärts verfolgen.

Bei den Angiospermen finden wir zwei Generationen, von denen die eine, die geschlechtliche, sich in ihrer weiblichen Form schon nicht mehr selbstständig zu entwickeln vermag, sondern als kümmerlicher Rest parasitisch im Inneren der anderen, sporenerzeugenden verborgen bleibt. Doch auch die männliche Pflanze ist zu einem kleinen, zwar selbstständigen, aber kurzlebigen, nicht mehr assimilierenden Wesen, einem wenigzelligen Prothallium, reduziert. Auch in der Sporengeneration finden wir hier in den Sporophyllen, den Sporangien und den Sporen, ja zuweilen sogar im Vegetationskörper<sup>1)</sup> schon einen deutlichen Dimorphismus ausgeprägt. Der höchste Grad dieses Dimorphismus ist der, dass bei den Salicineen und anderen diöcischen Pflanzen die männlichen und weiblichen Blüten sich getrennt auf verschiedenen Pflanzen befinden, und dass ausser den Sporophyllen auch die Blütenhülle, ja selbst die Brakteen, die Blütenstände (vgl. *Carex*) und die Laubblätter<sup>1)</sup> verschieden sein können. Diesem höchsten Stadium der Entwicklung geht ein solches voraus, in welchem sich die beiden Geschlechter in zweierlei Blütenständen, aber auf ein und derselben Pflanze befinden. In einem früheren Stadium entwickeln sich, wie z. B. bei *Echium*<sup>1)</sup>, die dimorphen Blüten im

<sup>1)</sup> Vgl. meine Schilderung der Gynomonoecie und Gynodioecie kanarischer *Echium*-arten in der Gartenflora LI (Juli 1902) S. 372—7.

selben Blütenstände und dieses Stadium wiederum ist aus der isomorphen Zwitterblüte hervorgegangen. Auch in der letzteren sind noch zweierlei Sporophylle vorhanden und es hat daher nichts auffälliges, wenn nunmehr auch einmal das Umgekehrte eintritt, wenn Gleichartiges aus Ungleichartigem, die isomorphe Zwitterblüte der Angiospermen aus den dimorphen, eingeschlechtigen Blüten der Gymnospermen entsteht. Erst wenn wir weiter hinabsteigen bis zu den Gefässkryptogamen, sehen wir den Dimorphismus der Sporophylle, Sporangien und Sporen mehr und mehr schwinden; bei den niederen Gefässkryptogamen sind die geschlechtlichen Verschiedenheiten auf die wirkliche Geschlechtsgeneration beschränkt. Auch die letztere ist anfangs noch dimorph, doch lässt sich auch hier beim Prothallium wieder die Dioecie auf die Monoecie älterer Formen zurückführen.

So sehen wir denn, diesen ganzen Entwicklungsgang rückwärts verfolgend, die Dimorphie dem Gesetz der Differenzierung entsprechend fast ausnahmslos aus Isomorphie hervorgehen und gelangen schliesslich zu den niederen Farnen und den Moosen, die darin übereinstimmen, dass sie eine stets oder meist monöcische, also isomorphe Geschlechtsgeneration und eine noch isospore ungeschlechtliche Generation haben. Gehen wir nun, das den ganzen bisher verfolgten Entwicklungsgang beherrschende Gesetz der Differenzierung, d. h. der Entstehung von Ungleichartigem aus Gleichartigem, auch weiterhin stets im Auge behaltend und aus ihm die logischen Konsequenzen ziehend, noch einen Schritt weiter, so gelangen wir zu dem Schluss, dass auch die so erheblich von einander abweichende geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation bei den Farnen sowohl als auch bei den Moosen aus zwei wenigstens vegetativ isomorphen Generationen hervorgegangen ist, dass also bei den Vorfahren der Farne und Moose die geschlechtliche und die ungeschlechtliche Generation einen noch vollkommen gleichartigen Vegetationskörper besaßen und sich lediglich durch die verschiedene Art der Fortpflanzung unterschieden.<sup>1)</sup> Für die weitere Frage, welche der beiden Generationen sich die ursprüngliche Gestalt ihres Vegetationskörpers noch am vollständigsten bewahrt hat, kann aber der Moossporophyt natürlich nicht in Betracht kommen, denn es ist eine physiologische Unmöglichkeit, dass bei einem Generationswechsel beide Generationen, ohne jemals eine selbstständige Entwicklung zu erreichen, auf einander vegetieren. Und das letztere ist bekanntlich beim Sporophyten der Moose der Fall; er erreicht niemals mehr eine vollkommen selbstständige Entwicklung, sondern bleibt auf der

<sup>1)</sup> Nach W. H. LANG in den *Ann. of bot.* XII (1898), S. 251 u. 255 ist übrigens diese Hypothese, für die Farne wenigstens, nicht vollständig neu; auch PRINGSHEIM hat bereits ganz ähnliche Ansichten ausgesprochen, worauf wir im Folgenden noch zurückkommen werden.



Mutterpflanze sitzen, erhält von ihr die anorganischen oder auch die organischen Nährstoffe und treibt sogar zu diesem Zwecke bei manchen Moosen einen Nährfortsatz in das Gewebe der Mutterpflanze hinein; in verschiedenen Lehr- und Handbüchern wird er daher geradezu als Parasit bezeichnet.<sup>1)</sup> Schon diese parasitische Lebensweise des Sporophyten, dann aber auch der Umstand, dass er bei manchen Moosen vor der Geschlechtsgeneration den Besitz von Spaltöffnungen voraus hat, sollte die Vermuthung nahe legen, dass wir es hier nicht mit etwas Einfachem, Ursprünglichem, sondern vielmehr mit einer Rückbildung zu thun haben. Aber nein, statt dessen müht man sich fast allgemein unter Zuhilfenahme der phantastischsten und gekünsteltesten Hypothesen vergeblich ab, unmittelbar aus der Mooskapsel mit ihrem Träger den üppigen Vegetationskörper des Farnsporophyten abzuleiten, und die BOWER'sche Schule glaubt sogar, durch diese NÄGEL'sche Theorie irre geführt, in dem in manchen Mooskapseln wahrnehmbaren Wechsel fertiler und steriler Zellschichten die ersten Spuren der reichen Gliederung der Farnpflanze zu erblicken!<sup>2)</sup>

Die oben bereits mehrfach hervorgehobene auffällige Aehnlichkeit des zarten, bis auf den Mittelnerven meist nur einschichtigen Hymenophyllaceen-blattes mit dem Ricciaceen-thallus und mit den Blättern gewisser tropischer Lebermoose, andererseits aber auch die grosse Aehnlichkeit vieler Pteridophytenprothallien mit dem Thallus der Marchantiaceen und der Landform des Vorkeimes von *Sphagnum* weisen ganz entschieden darauf hin, dass sich unsere heutigen Moose und die Farne von marchantiaceenartigen Moosen oder Algen ableiten, deren geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation noch einen gleichartigen Vegetationskörper, einen dichotom verzweigten Thallus, besaßen und deren Sporangien sich in grösserer Zahl an ähnlichen Sporangienträgern befunden haben mögen, wie diejenigen mancher Sphacelariaceen und anderer Brauntange. Während sich aber bei den Farnen der Vegetationskörper des Sporophyten immer mächtiger entwickelte, trat bei den Moosen das gerade Gegentheil ein, eine ähnliche Verkümmernng des Sporophyten, wie am Prothallium von *Selaginella*, *Isoetes* und den Phanerogamen; der Sporophyt blieb parasitisch auf der Mutterpflanze sitzen und verkümmerte mehr und mehr, bis

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. GÖBEL, Systematik und Pflanzenmorphologie (1882), S. 154; WARMING, Handbuch d. system. Botanik (1890), S. 125.

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. BOWER in Ann. of bot. VIII (1894), S. 343—65; ČELAKOVSKY in ENGL. Jahrb. XXIV (1897), S. 202—31, JUST Jahresber. XXV, 1 (1900), S. 441 und Bot. Centralbl. LXXXIX (1902), S. 183—4; CURTIS in JUST Jahresb. XXVI, 1 (1900), S. 633; COULTER ebenda XXVII, 1 (1902), S. 291; KLEBS, LANG und HARTOG in Ann. of bot. XII (1898), S. 570—594; WORSDELL ebenda XIV (1900), S. 719; GÖBEL, Organogr. (1901), S. 777—8.

schliesslich von ihm nichts mehr übrig blieb, als ein einziges Sporangium und dessen Träger. Der letztere entspricht also thatsächlich dem Vegetationskörper der Farnpflanze, hat ihn aber nicht im Laufe der Stammesgeschichte erzeugt, sondern ist vielmehr selbst aus einem solchen Vegetationskörper hervorgegangen. Und aus solch elendem, verkümmertem Parasiten, der fast nur noch aus einem seinem Zweck freilich höchst sinnreich, aber auch in einseitigster Vollkommenheit angepassten Fortpflanzungsorgan besteht, aus solchem Kümmerling also soll sich noch etwas ganz anders Geartetes, soll sich der mächtige Vegetationskörper der Marattiaceen und Cycadeen, der kalifornischen Mammutsfichten und der Eucalypten, soll sich überhaupt die ganze formenreiche Welt der Gefässpflanzen entwickelt haben? Welch' blüthenreiche Phantasie! Wer das allen Ernstes glauben kann, nun, für den wird es vielleicht auch kein Ding der Unmöglichkeit sein, dass sich aus den menschlichen Fingernägeln noch einmal Augen entwickeln könnten!

Wenn ich oben die Mooskapsel schlechthin dem Sporangium der Gefässkryptogamen gleichsetzte, so bedarf dies wohl noch einer weiteren Erklärung. Die komplizierte, dickwandige Kapsel der Laubmoose scheint zwar auf den ersten Blick nicht mit dem Farnsporangium vergleichbar zu sein und auch die einfacher gebaute, dünnwandige Kapsel der Lebermoose unterscheidet sich von denen der leptosporangiaten Hymenophyllaceen, in denen wir oben (S. 49) die einfachsten und ursprünglichsten der lebenden Farne erkannt haben, durch das Fehlen eines Annulus und durch eine andere Art des Aufspringens. Nun giebt es aber bereits in den ältesten produktiven Schichten hymenophyllaceen-artige Farne, deren Sporangien noch nicht mit Annulus und Kappe versehen waren. Von POTONIE werden sie deshalb in den Natürl. Pflanzenfam. anhangsweise zu den Marattiaceen gestellt und ohne Zweifel haben sich aus solchen Formen neben den Hymenophyllaceen und allen übrigen Gruppen der Farne auch die gleichfalls exannulaten, aber schon eusporangiaten Marattiaceen entwickelt. Schon POTONIE selbst deutet indessen a. a. O. I, 4 S. 477 an, dass es sich vielleicht einmal nöthig erweisen wird, von denjenigen Farnen, die man wegen ihrer ring- und kappenlosen Sporangien vorläufig bei den Marattialen untergebracht hat, die noch leptosporangiaten Formen als besondere Familie abzutrennen. Von solchen ältesten leptosporangiaten, hymenophyllen-artigen, aber noch mit ring- und kappenlosen Sporangien versehenen Farnen würden sich, wie eben schon angedeutet wurde, mit Leichtigkeit einerseits die gleichfalls noch ring- und kappenlosen, aber schon eusporangiaten, andererseits die mit Ring oder Kappe versehenen, aber noch leptosporangiaten Farne ableiten lassen.

Wenn es also thatsächlich hymenophyllen-artige Farne gegeben hat, deren Sporangien noch dünnwandig und ring- und kappenlos waren, gleich

denjenigen der Lebermoose, so kommen die nahen Beziehungen der letzteren zu den Hymenophyllaceen anscheinend noch viel deutlicher und augenfälliger zum Ausdruck bei zwei von POTONIE in ENGLER PRANTL I, 4 S. 449 Fig. 257 I u. II abgebildeten, gleichfalls hymenophyllen-artigen Farnen, *Calymmotheca avoldensis* STUR und *C. Frenzii* STUR, die am Ende ihrer Nerven einzeln stehende, klappig aufspringende Kapseln besitzen, welche den vierklappigen Sporangien der Jungermanniaceen überraschend ähnlich sind. Sollten hier etwa zwei mit klappigen Sporangien ausgestattete Verwandte der gemeinsamen Vorfahren von Lebermoosen und Farnen vorliegen, aus deren riccien-artigen Sporophyten sich durch hochgradige parasitische Verkümmernug der Sporophyt der Moose entwickelt hat? Oder sind die Moose jünger als die Farne, und ihre jüngsten gemeinsamen Vorfahren keine Moose oder Algen gewesen, sondern geradezu solche Farne vom *Calymmotheca*-typus, mit riccien-artiger geschlechtlicher und hymenophyllen-artiger Sporengeneration? Nur beiläufig sei hier noch erwähnt, dass nach POTONIE's Abbildungen auch mir, gleich KIDSTON und POTONIE, *Calymmotheca* aus zwei Gattungen zu bestehen scheint. *C. Stangeri* STUR und *C. asteroides* ZEILLER mögen vielleicht in die Nähe von *Crossotheca* und *Schizaea* gehören.

Auch in der Gruppe der gemeinsamen Vorfahren von Moosen und Farnen mag es übrigens vielleicht neben Formen mit ring- und kappenlosen Sporangien auch bereits solche mit Kappen gegeben haben. In dem Peristom der Kapsel der eusporangiaten Laubmoose sind so augenfällige Uebereinstimmungen des Baues mit den Kappen und Ringen vieler Farnsporangien vorhanden, dass man sich des Gedankens kaum erwehren kann, es wären hier in der That auch genetische Beziehungen zwischen beiden vorhanden und die Kapsel der Laubmoose sei durch weitere Differenzierung und Vervollkommnung aus solchen mit vielzelliger terminaler Kappe versehenen Farnsporangien entstanden, wie etwa diejenigen von *Senftenbergia* (vgl. ENGL. PRANTL I, 4 S. 371 Fig. 199 B). Von den letzteren lassen sich auch ohne Mühe alle übrigen mit Kappen oder Ringen versehenen Farnsporangien ableiten, und zwar die Ringe durch Vereinfachung und regelmässigerer Ausbildung der Kappe und die seitlichen oder schiefen Kappen und Ringe von Osmundaceen, *Klukia*, *Lygodium*, *Matonia*, den Cyatheaceen, *Loxsonia* und den Hymenophyllaceen durch eine kampylotrope Ausbildung des Sporangiums, die schliesslich an den mit vertikalem Ring versehenen Sporangien der Polypodiaceen und Parkeriaceen ihren höchsten Grad erreicht.

Zu den hervorgehobenen Beziehungen zwischen Laubmoosen und Farnen kommt noch hinzu, dass auch die Sporen in der überraschendsten Weise übereinstimmen. Bei *Sphagnum cymbifolium* (ENGL. PRANTL I, 3 Fig. 76 G und Fig. 79) öffnen sie sich genau in derselben Weise durch

einen dreistrahligen Spalt, wie diejenigen der meisten Gefässkryptogamen. Diese Moosgattung hat auch noch das Eigenthümliche, dass sie auf feuchtem Boden fadenförmige Vorkeime entwickelt, gleich denen der meisten übrigen Laubmoose und einiger *Trichomanes*-arten, auf trockeneren Standorten hingegen verzweigte, flächenförmige, ähnlich denen von *Hymenophyllum*, *Vittaria*, *Alsophila* und *Equisetum* (vgl. GÖBEL, Organogr. S. 390—421). Im Uebrigen ist ja auf die zahlreichen Uebereinstimmungen und die nahen Beziehungen der Moose und Farne schon häufig genug hingewiesen worden; ich brauche daher hier wohl nicht weiter auf dieselben einzugehen und lasse es mir genügen, dargethan zu haben, dass die geschlechtliche Moosgeneration bei phylogenetischen Erörterungen recht wohl auch mit der ungeschlechtlichen Generation der Gefässkryptogamen verglichen werden kann. Solchen Spezialisten, die mit den Moosen und Farnen besser vertraut sind, mag es überlassen bleiben, aus diesem wichtigen Ergebnis unserer Betrachtungen auch im Einzelnen die Konsequenzen zu ziehen, nachdem durch Beseitigung der irrigen Auffassung vom Generationswechsel der Archegoniaten und vom Moossporophyten die Bahn für erfolgreiche weitere Forschungen frei geworden ist.

Um übrigens diesen Generationswechsel vollständig zu erklären, müssen wir den oben an der Hand des Gesetzes der Differenzierung zurückgelegten Weg noch um einige Schritte weiter zurück verfolgen. Hat uns dieses Gesetz zu dem Schlusse geführt, dass die Moose und Farne von gemeinsamen Vorfahren abstammen, deren ungeschlechtliche sich von der geschlechtlichen Generation lediglich durch die Art der Fortpflanzung unterschied, so ergibt sich weiterhin als nächst zurückliegendes Entwicklungsstadium ein dichotom verzweigter Thallophyt ohne Generationswechsel, mit geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen auf einer und derselben Generation, und schliesslich müssen wir auch diesen letzten Grad von Dimorphismus noch auf Isomorphie zurückführen, auf einen Thallophyten mit nur einer einzigen Art von Fortpflanzung, und zwar entweder nur geschlechtlicher oder nur ungeschlechtlicher, je nachdem, ob die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Archegoniaten etwas Sekundäres oder etwas Ursprüngliches ist. Ich persönlich möchte mich für die erstere Möglichkeit entscheiden und zwar deswegen, weil 1. die geschlechtliche Fortpflanzung schon sehr tief im Stammbaum der Algen beginnt, 2. thatsächlich zuweilen, zumal an unter ungünstigen Verhältnissen verkümmern den Farnprothallien die geschlechtliche Vermehrung durch Bildung von Knospen oder gar Sporangien ersetzt wird<sup>1)</sup>, 3. die Sporangien mancher Archegoniaten eine

<sup>1)</sup> Vgl. SADEBECK in ENGL. PRANTL I, 4 S. 19, 21 und 96; LANG a. a. O. S. 251—256.

gewisse Aehnlichkeit mit Antheridien besitzen, ihre Entstehung aus verkümmerten Antheridien also recht gut denkbar wäre, und 4. in den Sporenhäufchen mancher Farne und den Blüten mancher Moose ganz ähnliche keulenförmige Paraphysen vorkommen, die aber bei ersteren offenbar als verkümmerte Sporangien, bei letzteren hingegen als verkümmerte Antheridien aufzufassen sind.<sup>1)</sup>

Auch für das System der Algen und Pilze dürfte sich übrigens die hier dargelegte Ansicht über die phylogenetische Entstehung des Generationswechsels ohne Zweifel als fruchtbar erweisen können. Denn fast will es mir scheinen, als ob die Systematik auch dieser beiden schwierigen und doch für die Erkenntnis der Stammesgeschichte der Archegoniaten zum Theil so überaus wichtigen Pflanzengruppen bisher noch sehr darunter gelitten hätte, dass man hier, wie beim Sporophyten der Moose, zu wenig mit der Möglichkeit von Hungerformen und anderen Rückbildungen gerechnet hat. Eine solche Rückbildung aber, ein verkümmerter Zellfaden, und nicht, wie POTONIÉ<sup>2)</sup> glaubt, eine Neubildung, sind z. B. die Zwergmännchen von *Oedogonium* und die bei derselben Gattung aus nicht zur Befestigung gelangten Schwärmosporen entstehenden Zwergpflänzchen, welche sofort, ohne sich zu theilen, wieder eine Schwärmospore bilden.<sup>3)</sup> Es liegt hier, bei den Zwergmännchen, offenbar ein ähnlicher Fall von Arbeitstheilung in Verbindung mit hochgradiger Verkümmern vor, wie bei jenen Spinnen, bei denen das winzige Männchen, nachdem es seine Schuldigkeit gethan, von dem um Vieles grösseren Weibchen verzehrt wird und so unter Hingabe des eigenen Lebens voll und ganz der Erzeugung und Ernährung der Nachkommenschaft dient: die Bildung der Bau- und Nährstoffe und die Ernährung des Eies wird ausschliesslich von der weiblichen Oedogonien-pflanze besorgt, während die männliche sich fast vollständig auf die Erzeugung des Spermatozoïds beschränkt. Ueberhaupt kann ich mir auch bei den niederen Pflanzen, bei denen ja vielfach der Zellenverband noch ein sehr lockerer ist und die Gliederung eines ursprünglich einheitlichen Entwicklungsvorganges in zwei ungleichwerthige Generationen noch am ersten denkbar wäre, eine plötzliche Neubildung, die Einschaltung<sup>4)</sup> von etwas vollständig Neuem, von der Hauptgeneration gänzlich Verschiedenem und nicht mit ihr Vergleichbarem, welches von kleinen Anfängen ausgehend erst allmählich bis zu den Dimensionen der ursprünglichen Hauptgeneration oder darüber hinaus

<sup>1)</sup> Siehe GÖBEL, Systematik und Pflanzenmorphologie (1882) S. 191 Fig. 127 und ENGL. PR. I, 4 Fig. 47.

<sup>2)</sup> POTONIÉ in Naturw. Wochenschr. XII (1897) S. 611 Anm.

<sup>3)</sup> ENGL. PRANTL I, 2 S. 109 Fig. 72 E und 73 A—B.

<sup>4)</sup> Ueber derartige Einschaltungen siehe auch bei LANG und KLEBS a. a. O. S. 251, 572, 586—89.



fortschreitet (CELAKOVSKY's antithetischer Generationswechsel), nicht vorstellen; vielmehr betrachte ich, in Uebereinstimmung mit den obigen Ausführungen, überhaupt in jedem Falle von Generationswechsel die einzelnen Generationen als ursprünglich einander gleichwerthig und mit einander vergleichbar, weil aus einander hervorgegangen, entweder die geschlechtliche, bei den niedersten Formen, aus der ungeschlechtlichen, oder umgekehrt, bei höheren Formen, die ungeschlechtliche durch Verkümmern der Vegetations- und Reproduktionsorgane in Folge von periodisch eintretenden ungünstigen Lebensbedingungen (Saisondimorphismus) aus der geschlechtlichen.

Diesen Ausführungen über den Generationswechsel schon sehr nahe kommende Ansichten hat übrigens bereits vor einem Vierteljahrhundert PRINGSHEIM ausgesprochen in seinem Aufsatz über den Generationswechsel der Thallophyten<sup>1)</sup>, in welchem er (S. 4) die beiden Generationen der Moose als nur relativ verschieden entwickelte Glieder gleichartiger Organisation, die Seta der Laubmoose aber (S. 4 u. 43—44) als einen blattlosen, kümmerlich entwickelten Moosstamm bezeichnet, in welchem er (S. 43) sogar das Auffinden teratologischer Moosfrüchte mit Blatt rudimenten oder ausgebildeteren Blattanlagen als möglich hinstellt, in welchem er (S. 5 u. 7) von Homologieen der neutralen Sporangien mit den sexuellen Früchten der Thallophyten und (S. 12 u. 25) von einem gemeinsamen Ursprung dieser von ihm auch als sächliche, männliche und weibliche Sporangien bezeichneten Gebilde spricht und in welchem er ferner (S. 41—43) ausführt, dass die erste neutrale Generation der Thallophyten im Allgemeinen mit geringerer oder grösserer Unterdrückung des vegetativen Theiles der Pflanze auf einem kurzen Wege zur Sporenbildung eilt, dass auch bei den Moosen die neutrale Generation, die auch hier, wie bei *Coleochaete*, im Archegonium festgehalten wird und sogleich zur Keimung gelangt, entweder nur ein Sporangium (*Riccia*) oder eine mehr oder weniger kümmerlich entwickelte Achse, die ein Sporangium trägt, bildet, und dass sich die grosse Differenz im Habitus des Moosporogoniums und der Moospflanze reduziert auf die kümmerliche Ausbildung des vegetativen Theiles, d. h. der Achse, die mit der frühzeitigen Bildung des Sporangiums an derselben zusammenhängt. Spricht PRINGSHEIM hier also einerseits schon klar und deutlich von einer Verkümmern und Unterdrückung des vegetativen Theiles der Sporenbildenden Generation, so geht doch andererseits aus seiner Annahme, dass die gegenwärtigen Moose offenbar in der Entwicklung der vegetabilischen Organismen eine jüngere Geschichte hätten, als die Farnkräuter, und in der Sporengeneration erst auf dem halben Wege ihrer Ent-

<sup>1)</sup> PRINGSHEIM, Jahrb. XI (1878) S. 1—46.

wicklung angelangt seien (S. 45), anscheinend hervor, dass auch PRINGSHEIM das Wesen und die stammesgeschichtliche Entwicklung des Generationswechsels der Archegoniaten noch nicht vollständig klar geworden ist<sup>1)</sup> und dass er im Besonderen, in erwähntem Aufsätze wenigstens, noch nicht zu der Erkenntnis durchgedungen ist, dass es sich bei der von ihm hervorgehobenen kümmerlichen Entwicklung des vegetativen Theiles der Sporengeneration nicht etwa lediglich um die unvollständige Reduplikation eines ursprünglich einfachen Entwicklungsganges, um die Einschaltung einer aus kleinen Anfängen nur allmählich der ersten Generation vegetativ gleichkommenden zweiten Generation handelt, sondern um wirkliche Verkümmierungen und Unterdrückungen im phylogenetischen Sinne, um die thatsächliche Rückbildung der einen von zwei ursprünglich selbstständigen und vollständig gleichartigen Generationen. Wäre er von den in erwähntem Aufsatz dargelegten Ansichten aus nur einen Schritt weiter gegangen, und die Erkenntnis, dass die Archegoniaten von den Thallophyten abstammen und dass die verschiedenen Generationen der letzteren überall freie, selbstständige Pflanzen darstellen (S. 7, 24, 27, 41 u. 45), hätte ihn nothwendiger Weise zu der weiteren Schlussfolgerung führen müssen, dass der Moossporophyt durch parasitäre Rückbildung aus einer selbstständigen, der Geschlechts-pflanze vegetativ gleichartigen Sporengeneration entstanden ist. Streifte PRINGSHEIM in seinen Anschauungen vom Generationswechsel der Archegoniaten demnach schon sehr nahe an die Wahrheit heran, so ist es um so weniger begreiflich, dass dieselben anscheinend recht wenig Beachtung gefunden haben und dass man von ihnen aus wieder auf so gesuchte und unwahrscheinliche Ideen, wie BOWER's Strobilus-*theorie*, zurückverfallen konnte.

Prüfen wir nun, in wie weit sich die Ergebnisse dieser unserer mehr allgemeinen Betrachtungen mit den einzelnen Thatsachen in Einklang bringen lassen! Schon recht häufig sind Versuche gemacht worden, für die Moose einen Anschluss an die Algen zu finden. Wenn dieselben indessen bisher von keinem wesentlichen Erfolg gekrönt waren, so ist dies bei der bisherigen irrigen Auffassung des Generationswechsels der Archegoniaten<sup>2)</sup> kaum verwunderlich. Doch auch wenn nach nunmehr erfolgter Berichtigung dieses Irrthums unter den Algen kein engerer Anschluss für die Moose gefunden werden sollte, dürfte dies bei ihrer vergänglichen Beschaffenheit nicht Wunder nehmen. Hatten wir doch

<sup>1)</sup> Dahingegen beruht die im ersten Satze des letzten Absatzes von S. 26 vorhandene Unklarheit wohl weniger auf einer unrichtigen Anschauung als auf einer fehlerhaften Ausdrucksweise. Statt „sexuelle Pflanze“ ist hier offenbar zu lesen „neutrale Generation“.

<sup>2)</sup> Vgl. auch ENGL. PRANTL I, 2 S. 26 Absatz 2 und S. 114.

oben (S. 49) gesehen, dass auch von den ältesten, zarten, *hymenophyllum*-artigen Farnen nur sehr spärliche Reste auf uns überkommen sind, und dass daher POTONIE die schon in den untersten Schichten ungleich häufiger aufgefundenen, aber in der Nervatur und in der Form der Sporangienträger schon sehr hoch entwickelten Archaeopteriden für die ältesten uns erhalten gebliebenen Farntypen gehalten hat! Und ist doch die Thatsache, dass in den ältesten produktiven Schichten bereits so hoch entwickelte Formen, wie die von Baumfarnen abstammenden Lepidophyten, in üppigster Entfaltung vorgefunden werden, ein Beweis dafür, dass uns die Floren ungemessener Zeiträume und mit ihnen auch die wirklichen Stammeltern der Archegoniaten vollständig verloren gegangen sind!') Ja nicht einmal diesen Stammeltern in der Sporengeneration besonders ähnlich gebliebene lebende Nachkommen, die dem Phylogenetiker für die wirklichen Stammeltern einigen Ersatz bieten könnten, scheinen vorhanden zu sein, wenn nicht etwa unter den tropischen Lebermoosen noch solche mit sich frei und selbstständig entwickelndem, polysporangiatem Sporophyten aufgefunden werden sollten.

Unter den Algen aber stehen den Archegoniaten ohne Zweifel am nächsten, mag auch WILLE das nicht zugeben wollen, die Characeen. Ist der Sprossaufbau der letzteren schon ohnehin sehr hoch entwickelt und demjenigen der Laubmoose schon einigermaßen vergleichbar, so finden sich in den Ausschachtungen der Moore von Hamburg's Umgebung häufig untergetauchte *Sphagnum*-pflanzen, die durch ihren zarten Bau ganz besonders stark an Characeen erinnern. Auch die Spermatozoïden der Characeen sind denen der Moose schon sehr ähnlich. Ferner sind die Eiknospen und Antheridien den entsprechenden Gebilden der Archegoniaten in Form und Entstehungsweise schon ziemlich ähnlich und es scheint mir nichts im Wege zu stehen, die letzteren von den ersteren abzuleiten. Wie bei den Antheridien der Characeen durch Längs- und Quertheilungen, so werden bei denen der Moose zunächst durch schiefe Querwände und sodann durch Längswände vier Längsreihen von Zellen gebildet und dann durch Tangentialwände nach innen zu das sporogene Gewebe abgeschnitten, aus dem in den komplizierter gebauten Characeen-antheridien auch noch die Stielzellen der Antheridienfäden hervorgehen. Demnach liesse sich das Antheridium der Moose durch reichere Zelltheilung im Rindengewebe und Vereinfachung in den inneren Parthieen aus dem Characeen-antheridium entstanden denken und auch die zur Bildung des Archegoniums der Laubmoose führenden Zelltheilungen scheinen mir die Deutung zuzulassen, dass dasselbe durch kongenitale Verwachsung und zahlreichere Zelltheilungen

1) Siehe auch POTONIE in ENGL. PR. I, 4 S. 473.

der das Characeen-archegonium zusammensetzenden Zellfäden aus letzterem entstanden sei. Auch bei *Sphagnum* ist der Archegonienhals gedreht wie bei den Characeen. Wenn aber bei letzteren die oberste, bei den Laubmoosen hingegen eine der untersten Zellen des zentralen Zellfadens zur Eizelle wird, so dürfte das wohl für unsere Frage nicht viel zu bedeuten haben. Wie bei den Moosen und Hymenophyllaceen, so ist auch bei den Characeen bereits ein freilich wesentlich anders gestalteter Vorkeim vorhanden und ihre vegetative Vermehrung durch Knöllchen erinnert an die durch SADEBECK beschriebenen Brutknöllchen von *Anogramme*.<sup>1)</sup>

Von einem Generationswechsel ist bei den Characeen keine Spur vorhanden und im Zusammenhang mit den soeben hervorgehobenen Uebereinstimmungen könnte dies zu dem Schlusse verleiten, dass dieselben die oben postulierten, noch nicht zum Generationswechsel vorgeschrittenen Vorfahren der Archegoniaten seien. In ihrer wirteligen Verzweigung haben sie jedoch bereits eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, als sogar die Laubmoose, oder doch wenigstens eine andere Richtung eingeschlagen, als die älteren Archegoniaten; demnach kann man nicht die einen von den anderen, sondern nur beide, Characeen und Archegoniaten, von gemeinsamen Vorfahren ableiten. Der Generationswechsel aber mag vielleicht bei diesen Vorfahren bereits vorhanden gewesen, bei den Characeen jedoch, wie auch PRINGSHEIM (a. a. O. S. 28 u. 35) annahm, wieder spurlos verloren gegangen sein.

Am häufigsten werden gegenwärtig als solche, die für die Abstammung der Archegoniaten in Frage kommen könnten, die Algengattungen *Coleochaete* und *Oedogonium* genannt, indem man dabei hauptsächlich von der Anschauung ausgeht, da die Archegoniaten der für die Braun- und Rothalgen charakteristischen Farbstoffe entbehren, könnten sie nur von grünen Algen abstammen.<sup>2)</sup> Es will mir indessen scheinen, als ob man sich hier zu einseitig auf ein einzelnes Merkmal von mehr allgemeiner physiologischer, als von spezieller systematischer Bedeutung stütze. Nehmen die Braun- und Rothalgen im Allgemeinen eine schon viel höhere Entwicklungsstufe ein, als die Grünalgen, so zeigen doch einzelne von ihnen deutliche Beziehungen zu den letzteren. Die abweichende Farbe ihrer Chromatophoren scheint mir daher kein Hindernis zu sein, beide Gruppen von den Grünalgen abzuleiten, und es könnte somit durchaus nicht befremden, wenn

<sup>1)</sup> Siehe WILLE in ENGL. PR. I, 2 S. 161—172; RUHLAND ebenda I, 3 S. 212—6; SADEBECK ebenda I, 4 S. 20—28.

<sup>2)</sup> Siehe BLACKMAN in Ann. of bot. XIV (1900) S. 684; ROSEN in COHN'S Beitr. z. Biol. d. Pfl. VIII, 2 (1901) S. 141; K. BOHLIN Utkast till de gröna algernas och arkegoniaternas fylogeni. Upsala 1901. S. III—IV; J. MASSART in Bot. Centralbl. LXXXIX (1902) S. 688.

sich bei den Characeen und Archegoniaten Beziehungen sowohl zu den Grünalgen als auch zu den Braunalgen, von welchen POTONIÉ die Pteridophyten ableiten möchte, nachweisen liessen.

Auch BOHLIN's Behauptung, dass diejenigen Archegoniaten, deren Spermatozoïden zahlreiche Cilien haben, nur von Algen mit ebenfalls zahlreichen Cilien, also Oedogoniaceen, abgeleitet werden könnten, scheint mir einer hinreichenden Begründung zu entbehren. Und wenn er nun gar die drei Reihen der Bryophyten, Lycopodialen und der übrigen Pteridophyten nebst den Cycadeen einzig und allein wegen ihrer verschiedenartigen Spermatozoïden unabhängig neben einander bis auf die Flagellaten zurückführen will, dann ist das doch ein einseitiges, an LINNÉ und VAN TIEGHEM heranreichendes Herausgreifen eines einzelnen Merkmales, von dem man eben nicht mehr als die grössten Trugschlüsse, auf keinen Fall aber einen natürlichen Stammbaum erwarten kann.

Durch ihren Generationswechsel, ihre schon weit vorgeschrittene geschlechtliche Differenzierung, ihre Spermatozoïden und unbeweglich im Oogonium eingeschlossen bleibenden Eizellen, sowie durch den flächenförmigen, gabelig verzweigten, zuweilen schon aufrechte Aeste emporsendenden Thallus von *Coleochaete* scheinen sich zwar die Oedogoniaceen und *Coleochaete* in der That den Archegoniaten schon einigermaassen zu nähern und auch das berindete Oogonium von *Coleochaete* macht schon sehr den Eindruck eines Vorläufers der Eiknospe der Characeen und des Archegoniums.<sup>1)</sup> Durch ihren fadenförmigen Thallus und ihre noch nicht lokalisierten Fortpflanzungsorgane aber nehmen die Oedogoniaceen und durch ihre nur ein oder zwei Spermatozoïden entwickelnden Antheridien, ihre aus je einer gewöhnlichen vegetativen Zelle hervorgehenden Sporen und ihre grossen Chromatophoren<sup>2)</sup> sie und *Coleochaete* eine noch sehr niedrige Stellung tief unter den Archegoniaten ein. Auch unterscheiden sie sich von den letzteren sehr wesentlich durch ihren doppelten Generationswechsel. Trotz ihres scheibenförmigen, dichotomen Thallus und ihres archegonienartigen Oogons kann man also an *Coleochaete* die Characeen und Archegoniaten zum mindesten nicht unmittelbar anschliessen, und wir werden uns daher, da die scheibenförmigen Mycoïdeen noch schwärmende Gameten besitzen und also noch viel tiefer stehen, als die Oedogoniaceen und *Coleochaete*, in anderen Algengruppen nach einem näheren Anschluss der Archegoniaten umsehen müssen.

Wie schon oben mehrfach erwähnt wurde, sucht POTONIÉ, die Moose fast vollständig unberücksichtigt lassend, die Farne von den Phaeophyceen abzuleiten, indem er sich hierbei, von seiner Uebergipfelungs-

<sup>1)</sup> Vgl. auch PRINGSHEIM a. a. O., S. 8—9.

<sup>2)</sup> Solche grossen, in jeder Zelle nur in Einzahl vorhandenen Chromatophoren kommen freilich ganz vereinzelt auch noch bei den Moosen vor, nämlich bei *Anthoceros*.



theorie ausgehend, hauptsächlich auf das in dieser Algengruppe häufige Vorkommen von gabelig verzweigten Thallomen und von blattartigen Gebilden stützt. Nachdem wir nun oben zu dem Schlusse gelangt sind, dass sich Pteridophyten, Moose und Characeen nicht von einander, sondern nur von gemeinsamen Vorfahren ableiten lassen, scheint es fast, als ob POTONIÉ unbewusst das Richtige getroffen hätte, unbewusst insofern, als er das Wesen und die phylogenetische Entstehung des Generationswechsels der Archegoniaten noch nicht erkannt hat und daher auch die Moose noch nicht mit stichhaltigen Gründen aus der Vorfahrenreihe der Farnpflanzen ausschalten konnte. Schon bei POTONIÉ's Paradigma, bei *Fucus*, sehen wir in Folge seiner Lebensweise auf den Felsen der brandenden Küste den Thallus flach und dichotom werden; doch giebt es einige Gruppen von auf Steinen wachsenden Phaeophyceen, deren krustenförmiger Thallus mit dem der Marchantiaceen und Ricciaceen und den Prothallien vieler Pteridophyten schon viel mehr übereinstimmt, und unter ihnen kommt *Lithoderma* sogar auch schon im süßen Wasser vor. Ferner hebt KJELLMAN in ENGLER PRANTL I, 2 S. 176 hervor, dass bei manchen Phaeophyceen der Vegetationskörper aus einem protonema-ähnlichen Körper hervorsprosst. Die Fortpflanzungsorgane sind hier schon auf besondere Theile des Thallus beschränkt. Die Chromatophoren haben meist schon die Form kleiner Scheiben, wie das bei den Archegoniaten fast allgemein der Fall ist. Zeigen schon diese allgemeiner verbreiteten Merkmale solche deutlichen Anklänge an die Archegoniaten, so dürfte es sich vielleicht, trotz der abweichenden Farbe der Chromatophoren, lohnen, in denjenigen Gruppen der Phaeophyceen, die wegen ihres flächenförmig auf Steinen ausgebreiteten Thallus noch am ehesten für einen Anschluss der Archegoniaten in Betracht kommen, nach weiteren Uebereinstimmungen zu suchen.

Zu diesen krustenförmigen Braunalgen gehören zunächst die Ralfsiaceen, kleine, scheibenförmige, aus mehreren Zellschichten bestehende, zuweilen mit Wurzelfäden versehene, noch nicht durch lokalisierte Scheitelzellen, sondern durch Theilung der Randzellen wachsende Gebilde, aus deren Oberflächenzellen dicht gedrängte Gliederfäden entstehen, an denen sich seitlich je ein umgekehrt eiförmiges, einfächeriges Sporangium entwickelt. In dem letzteren werden bereits zahlreiche Sporen gebildet; in den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen also schon eine viel grössere Annäherung an die Archegoniaten, als bei *Coleochaete* und den Oedogoniaceen, während die Chromatophoren noch plattenförmig sind und in jeder Zelle nur eine einzige vorhanden ist. Von einer geschlechtlichen Fortpflanzung ist leider noch nichts bekannt.

Ganz ähnlich verhält sich *Lithoderma*, nur sind hier auch Individuen mit mehrfächerigen Gametangien bekannt. Die letzteren stehen zu

mehreren seitlich an Gliederfäden in ganz derselben Weise, wie die Sporangien von *Ralfsia*, während die auf anderen Individuen vorkommenden Sporangien von *Lithoderma* nicht als seitliche Auswüchse, sondern schon aus der Endzelle der sehr kurzen Gliederfäden entstehen, möglicher Weise also ein Hinweis darauf, dass die Sporangien durch Verkümmern aus Gametangien entstanden sind und dass also die letzteren vielleicht auch bei den Ralfsiaceen noch aufgefunden werden können. Damit würde aber unsere oben auf S. 65 allein auf theoretischem Wege gewonnene Vermuthung, dass die Sporangien verkümmerte Geschlechtsorgane seien, ihre thatsächliche Bestätigung finden. Eine dankenswerthe Aufgabe würde es übrigens sein, den experimentellen Nachweis zu liefern, dass die in diesen Ausführungen als verkümmerte Geschlechtsorgane angesprochenen Gebilde, wie Sporangien, Brutknospen, Paraphysen u. s. w., sich thatsächlich durch Herstellung ungünstiger Lebensbedingungen an Stelle von Geschlechtsorganen erzeugen lassen. Die Chromatophoren sind bei *Lithoderma* schon klein, scheibenförmig und in jeder Zelle zu mehreren vorhanden. Wurzelfäden fehlen.

Einige weitere Entwicklungsstufen finden wir bei den Cutleriaceen. Bei *Zanardinia* ist der Thallus noch krustenförmig und in beiden Generationen noch gleichartig; bei *Cutleria* hingegen ist er nur in der ungeschlechtlichen Generation noch horizontal ausgebreitet, dorsiventral, bandförmig und durch Theilung der Randzellen wachsend, in der geschlechtlichen hingegen schon aufrecht, bilateral, wiederholt gabeltheilig und mit bereits strangartig verlängerten Markzellen versehen. Schon C. MÜLLER vergleicht übrigens in ENGL. PR. I, 3 S. 162 den reich gabelzweigigen Thallus von *Cutleria multifida* mit dem Vorkeim von *Sphagnum*. Die Befestigung geschieht auch in dieser Gruppe durch Wurzelfäden. Ferner haben die Gametangien auch hier ungefähr dieselbe Form und Stellung wie bei *Lithoderma*, haben sich aber bereits in grössere, weibliche, mit grossen Gameten, die erst nach beendigter Bewegung befruchtet werden, versehene und kleinere, reicher gegliederte, in jeder Zelle zwei vielfach kleinere Spermatozoöden entwickelnde differenziert. Bei *Zanardinia* sind dieselben noch monoecisch, bei *Cutleria* hingegen schon dioecisch, sodass also bei letzterer schon dreierlei Individuen vorkommen. Die Sporangien entwickeln sich in derselben Anordnung wie bei *Lithoderma*, aber unmittelbar aus Oberhautzellen; sie sind schlauchförmig, einfächerig und enthalten nur wenige Schwärmsporen. Die letzteren sind in einer Längsreihe angeordnet, ganz ähnlich, wie die in mehreren Reihen angeordneten Gametenzellen, auch hier also anscheinend ein Hinweis darauf, dass die Sporangien nur verkümmerte Gametangien sind<sup>1)</sup>, jedenfalls aber mit

<sup>1)</sup> Vgl. auch A. H. CHURCH'S Bemerkungen über die Parthenogenesis von *Cutleria*. — Ann. of bot. XII (1898) S. 79—84, 102—3.

letzteren gleichen Ursprung haben. Wie bei den Moosen, so findet auch bei *Zanardinia* bereits eine vegetative Vermehrung in der Weise statt, dass die jüngeren Thallusglieder durch Vermodern der älteren von einander getrennt werden.

Sehr eigenartig sind die Antheridien. Vergleicht man diese verzweigten, hauptsächlich durch zahlreiche Quertheilungen gefächerten, seitlich an längeren sterilen Fäden stehenden Zellfäden mit den Antheridienfäden der Characeen, dann möchte man fast glauben, die eigenthümlichen Antheridien der letzteren seien aus denen von cutleriaceen-artigen Algen in der Weise entstanden, dass vier sterile Hauptfäden derartig kongenital mit einander verwachsen, dass sie um ihre fertilen Seitenzweige eine kugelige Hülle bilden. Jedenfalls gehört ein solcher Vorgang durchaus nicht zu den Unmöglichkeiten; denn oben auf S. 54 haben wir ja gesehen, dass solche kongenitale (phylogenetische) Verwachsungen schon bei den Archegoniaten, besonders aber bei den Algen durchaus nichts seltenes sind, sondern vielmehr eine anscheinend fast allgemein verbreitete Erscheinung. Auch die komplizierten Zelltheilungsvorgänge im Antheridium und Archegonium der Moose würden sich dann als eine Erinnerung an ihre stammesgeschichtliche Entstehung auffassen lassen, denn auch für das Archegonium der Characeen und der Moose hatten wir ja oben auf S. 68—69 bereits eine ähnliche Vermuthung aufgestellt. Einen ganz ähnlichen Bau, wie die vorwiegend quer getheilten Gametangien der Cutleriaceen und die mit sogen. Manubrien versehenen Antheridienfäden der Characeen haben übrigens auch die auf Sterigmen stehenden Brutknospen von *Vittaria*, *Trichomanes* (ENGL. PR. I, 4 Fig. 13 u. 65) und manchen Laubmoosen (ENGL. PR. I, 3 Fig. 145), die ihrer Stellung nach anscheinend gleichfalls als verkümmerte Geschlechtsorgane und Sporangien aufzufassen sind; sollte also auch hier vielleicht noch eine Erinnerung an die Geschlechtsorgane der Vorfahren erhalten geblieben sein?

In mancher Hinsicht noch komplizierter und höher entwickelt als die drei vorausgehenden Gruppen sind die Sphacelariaceen, die sich nach REINKE von *Lithoderma* ableiten.<sup>1)</sup> Ihre niedrigste Form, *Battersia*, ist in der That von *Lithoderma* und *Ralfsia* noch nicht wesentlich verschieden, ein flächenförmiger Thallus also, aus dessen Oberseite sich kurze, dicht gedrängte, einfache oder schwach verzweigte, Sporangien tragende Gliederfäden erheben. Bei den übrigen Sphacelariaceen hingegen erreichen die Sporangien- und Gametangienstände stufenweise eine immer höhere und kompliziertere Ausbildung, während die Basalscheibe ihnen gegenüber mehr und mehr zurücktritt. Bei *Sphacelaria*

<sup>1)</sup> REINKE in Ber. deutsch. bot. Ges. VIII (1890) S. 202 u. 214.

*olivacea* (ENGL. PR. I, 2 Fig. 135 B) gleicht dieselbe zwar noch einigermaßen dem Thallus von *Marchantia* oder dem Flächenvorkeim von *Sphagnum* und auf ihrer Oberseite trägt sie zerstreute, gleich den Conidienträgern von *Phytophthora* bäumchenartig verzweigte Gametangien- oder Sporangienstände, die sich gleichfalls mit den entsprechenden Organen von *Marchantia*, den freilich unterseits entspringenden und unverzweigten Archegonien- und Antheridienträgern, vergleichen lassen. Nach KJELLMAN in ENGL. PR. I, 2 S. 194 kommen bei den Sphacelariaceen die Gametangien und Sporangien „in der Regel“, also anscheinend nicht immer, auf verschiedenen Individuen vor. Darnach hätten wir also hier etwas ähnliches, wie die oben supponierten Verfahren der Archegoniaten, nämlich erstlich zwei gleiche, sich nur durch die Art der Fortpflanzung unterscheidende Generationen mit marchantiaceenartigem Thallus und auf der nächst zurückliegenden Entwicklungsstufe überhaupt noch keinen Generationswechsel, sondern geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung auf einem und demselben marchantiaceenartigen Individuum. Die Uebereinstimmung wird noch dadurch vermehrt, dass sich die Fuss Scheibe der Sphacelariaceen gleich dem Vorkeim von *Sphagnum* in hyphenartige Stränge auflösen kann. Viel komplizierter als bei *Sphacelaria* sind die aufrechten Sprosse bei *Cladostephus* gebaut, echte zylindrische Achsenorgane nämlich mit wirtelständigen Kurztrieben oder Blättern, einer kleinzelligen, den Fuss der letzteren überwallenden Rinde und grosszelligem Mark, ganz ähnlich also wie die Laubmoose und zumal die Characeen. Wie bei den letzteren, so stehen auch bei *Cladostephus* die Fortpflanzungsorgane an Kurztrieben, jedoch nicht an den wirtelständigen Blättern, sondern an besonderen, unregelmässig zerstreuten Adventivsprossen. Lässt sich demnach der Vegetationskörper der Lebermoose im Wesentlichen aus der Basalscheibe von Sphacelariaceen mit Generationswechsel herleiten, so könnte man sich die Characeen durch Umbildung der Basalscheibe in den axilen Vorkeim und durch völliges Schwinden der Fortpflanzung durch Sporen aus *Cladostephus*-artigen Formen ohne Generationswechsel entstanden denken. Unmittelbar von ähnlichen, aber schon mit Generationswechsel begabten Formen oder auch von den Lebermoosen wären dann weiterhin die Laubmoose abzuleiten. Die Chromatophoren der Sphacelariaceen sind schon mehr oder weniger zahlreiche kleine, ovale Scheiben, wie diejenigen der Archegoniaten, und die Bildung von Brutknospen erinnert gleichfalls an die Characeen, Moose und Pteridophyten. Von den Gameten hat KJELLMAN a. a. O. nichts erwähnt; es scheint also, als ob hier noch nicht so auffällige Geschlechtsunterschiede vorhanden wären, wie bei den Cutleriaceen, und in dieser Hinsicht also die letzteren den Archegoniaten näher ständen.

Durch Vermittelung der Ectocarpeen<sup>1)</sup> scheinen sich die Sphacelariaceen *Coleochaete* und den Oedogoniaceen zu nähern. Mit Rücksicht also auf die angeblichen Beziehungen der letzteren zu den Archegoniaten werden wir vielleicht gut thun, uns diese und die Characeen vorläufig, bis weitere Untersuchungen neue Aufschlüsse gebracht haben, in der Nähe des Berührungspunktes der Brauntange und Grünalgen entstanden zu denken.

Haben wir somit den allgemeinen Entwicklungsgang der Angiospermen bis zu den Algen hinab zurückverfolgt, so liegt uns nunmehr die Aufgabe ob, auf dem gefundenen Ausgangspunkt an der Hand der oben dargelegten Gesichtspunkte den Stammbaum der Hauptgruppen der Archegoniaten im Einzelnen aufzubauen.

Zuvor aber muss ich hier um Nachsicht bitten, wenn ich mich in den obigen Spekulationen auf ein mir weniger vertrautes Gebiet gewagt habe. Hauptsächlich glaubte ich mich dabei auf die auch von ROSEN a. a. O. S. 133—5 hervorgehobene Thatsache berufen zu können, dass zuweilen von den Vertretern anderer Disziplinen in die einzelnen Zweige der Wissenschaft neue Gesichtspunkte hineingetragen werden können. Sollte sich also diese oder jene meiner sich auf dem schlüpfrigen Boden der Hypothese bewegenden Darlegungen durch weitere Forschungen als irrig erweisen, dann darf es vielleicht immerhin als ein wenn auch nur kleiner Gewinn angesehen werden, wenn dieselben wenigstens einige neue Anregung gebracht haben sollten. Zugleich darf ich mich dabei vielleicht der Hoffnung hingeben, hier wenigstens keine abenteuerlicheren Ideen vorgetragen zu haben, als z. B. BOWER's phantastische Strobilustheorie, die doch ziemlich allgemein Anklang, ja sogar hie und da Bewunderer gefunden hat, obgleich vielleicht auch ihre Veröffentlichung nach der Ansicht mancher engherzigen Kritiker, die nur auf dem festen Boden der Thatsachen Ruhendes veröffentlicht sehen wollen, hätte unterbleiben sollen. Ich meine doch, es ist zumal für solche, die nicht zu jenen Bevorzugten gehören, welche den blinden Autoritätsglauben der Fachgenossen gelegentlich auch einmal auf falsche Bahnen zu leiten vermögen, besser, bei möglichst gewissenhafter Prüfung der zugänglichen Hilfsmittel auch einmal einen Irrthum oder die unbewusste Wiederholung bereits bekannter Thatsachen zu riskieren, als in übertriebener ängstlicher Schen vor Fehlgriffen neue Gedanken, die sich möglicher Weise als fruchtbar erweisen könnten, der Allgemeinheit vorzuenthalten. Wie in so vielen anderen Dingen, so giebt es eben auch hier, zwischen gewissenloser Leichtfertigkeit und übertrieben peinlicher Gewissenhaftigkeit, eine goldene Mittelstrasse.

Nachdem es durch die obigen Deduktionen zur Wahrscheinlichkeit geworden ist, dass sich die Characeen, Lebermoose und Farne neben

<sup>1)</sup> Siehe auch CHURCH a. a. O. S. 103—4.



einander und nahe dem Berührungspunkt der Grün- und Braunalgen aus den letzteren entwickelt haben, bilden den nächsthöheren festen Punkt, von dem wir bei der Rekonstruktion des Stammbaumes der Blütenpflanzen auszugehen haben, die niedersten Farne. Es sind das, wie wir oben auf S. 49 u. 62 gesehen haben, *Hymenophyllaceen*-artige Farne mit zarten, reich verzweigten, aber in allen ihren Theilstücken schmal bandförmigen und einnervigen Wedeln und mit theils noch ring- und kappenlosen, theils vielleicht klappig aufspringenden, theils auch schon mit Ring oder Kappe versehenen Sporangien. Die hierher zu rechnenden Gattungen sind vornehmlich *Rhodea*, *Palmatopteris*, *Sphenopteris*, *Renaultia*, *Dactylothea*, *Sphyropteris*, *Calymmothea* (s. strict.), *Oligocarpia*, *Hymenophyllites* und die heutigen *Hymenophyllaceen* (ENGL. PR. I, 4 Fig. 275, 278, 289, 247—9, 257<sup>I—II</sup>, 190, 73—76). Von dieser alten, bis in die untersten produktiven Schichten zurückreichenden Gruppe hymenophyllenartiger Farne aus sind die übrigen Gruppen offenbar fächerförmig ausgestrahlt; es führen nämlich solche Formen, wie *Loxsonia* (Fig. 77), hinüber zu den *Cyatheaceen* und *Davallieen*; auch *Discopteris* (Fig. 250), *Polythea* (Fig. 251), sowie die *Sphenopteriden*, *Pecopteriden* und *Neuropteriden* zu den *Polypodiaceen*; *Urnatopteris*, *Crossothea*, *Calymmothea asteroides*, *Cal. Stangeri* und *Archaeopteris* (Fig. 252, 253, 257<sup>III—IV</sup> u. 286) vielleicht zu *Schizaeae*; *Urnatopteris* und *Archaeopteris* vielleicht auch zu den *Osmundaceen*; *Aphlebiocarpus* (Fig. 254) möglicher Weise zu *Lygodium* und *Mohria*; *Adiantites* (Fig. 285) zu *Aneimia*; *Rhacopteris* (Fig. 288) zu *Botrychium*; *Taeniopteris* (Fig. 302) zu den *Marattiaceen* u. s. w. Wie sich diese strahlenförmige Entwicklung der verschiedenen rezenten Farngruppen aus den *rhodea*-artigen Urfarnen im Einzelnen vollzog, das kann, wenn überhaupt, nur sehr allmählich durch eingehende vergleichende Untersuchung der rezenten und fossilen Formen ermittelt werden. Ich beschränke mich auf einige wenige Andeutungen.

Es mag richtig sein, dass, wie POTONIÉ in ENGL. PR. I, 4 S. 372 ausführt, die palaeozoische Gattung *Senftenbergia* durch Vermittelung von *Klukia* zu den rezenten *Schizaeaceen* hinleitet. Nach ihrer vielzelligen Sporangienkappe und ihren *Pecopteris*-wedeln mit, wie bei *Leptopteris*, längs der Mittelnerven letzter Ordnung zweireihig stehenden Sporangien (Fig. 199, 203 u. 204C) scheint sie jedoch, gleich *Kidstonia* (S. 478), auch der Vorfahrenreihe der *Osmundaceen* nahe gestanden zu haben. Beide Farngruppen sind ja einander nahe verwandt; in beiden findet häufig eine hochgradige Differenzierung der Wedel in fertile und sterile Abschnitte statt; bei *Aneimia* kann man die *Adiantites*-nervatur an einer und derselben Pflanze in die *Taeniopteris*-nervatur von *Osmunda* übergehen sehen; aus dem annähernd orthotropen Sporangium von *Senftenbergia* lässt sich leicht das stark gekrümmte der *Osmundaceen* ableiten und letzteres mag vielleicht

zu dem zuweilen gleichfalls mit noch schwach entwickeltem seitlichem Annulus versehenen Sporangium der Marattiaceen und Cycadaceen hinüberleiten. Auch in ihrer *Taeniopteris*-nervatur und dem baumartigen Wuchs von *Todea*-arten nähern sich ja die Osmundaceen den Marattiaceen.

Neben den letzteren mögen wohl auch die Ophioglossaceen, die mit ihnen die Gruppe der eusporangiaten Filicalen bilden, aus osmundaceen- und schizaeaceen-artigen Vorfahren hervorgegangen sein. Sind bei *Aneimia* die beiden untersten Seitenfiedern steil aufgerichtet, lang gestielt, fertil, reicher gegliedert und meist auch länger, als der sterile obere Theil der Spreite, so findet etwas ganz ähnliches auch bei der einzigen untersten Fieder der meisten Ophioglossaceen statt, nur ist dieselbe dem sterilen Theil der Spreite vollständig opponiert und ihr Stiel wird von dem der Hauptspreite umfasst. Nach unserer Parasynthallientheorie braucht diese Antithese der beiden Blattabschnitte durchaus nicht im Verlaufe der Stammesgeschichte sekundär aus der Parathese von *Aneimia* hervorgegangen zu sein, sondern kann direkt durch Aenderung der Theilungsrichtung entstanden sein: die zweite und alle folgenden Gabelungen des Wedels finden statt in einer Ebene senkrecht zur ersten Theilungsebene. Auch die Aderung des Blattes ist bei den Ophioglossaceen ähnlich wie bei den Schizaeaceen und Osmundaceen, bei *Botrychium archaopteris*-artig, bei *Helminthostachys* vom *Taeniopteris*-typus.

Ein wichtiges Zwischenglied zwischen den Marattiaceen und den Ophioglossaceen mag übrigens vielleicht die palaeozoische Gattung *Chorionopteris* sein (ENGL. PR. I, 4 Fig. 269). Ihre Sporangien sind lang, schnabelförmig und zu vieren anscheinend an einem verhältnismässig langen, kurz säulenförmigen Retinakel befestigt, wie bei der gleichfalls palaeozoischen Gattung *Scolecopteris*, aber von Parenchym umgeben und in einer vierklappig aufspringenden, anscheinend aus einem Fiederchen letzter Ordnung gebildeten Kapsel verborgen. Auch bei *Scolecopteris* ist der Blattrand bereits stark nach unten eingebogen. Sowohl auf den Längsschliffen wie auf den Querschliffen durch die Kapseln von *Chorionopteris* zeigt sich nun, wenn die letzteren wirklich genau quer und nicht etwa schief gerichtet sind, dass zwei oder drei der vier Sporangien kleiner sind und zu verkümmern scheinen, ein Uebergang also zu den einzeln eingesenkten, wie bei den Marattiaceen mit Längsspalt aufspringenden Sporangien der Ophioglossaceen. Auch die Umwallung der Syngangien von *Danaea* ist übrigens vielleicht schon als eine Anfangsstufe der Kapselbildung von *Chorionopteris* und *Ophioglossum* aufzufassen. Schliesslich mag es vielleicht auch ein Ausdruck natürlicher Verwandtschaft sein, wenn in beiden Gruppen neben der *Taeniopteris*-nervatur auch bereits hochgradige Anastomosenbildung (*Kaulfussia* und *Ophioglossum*) vorkommt.

Schon unsere Parasynthallientheorie, nach welcher das Blatt der höheren Achsenpflanzen durch Verschmelzung der Fiedern aus *Trichomanes*-blättern entstanden ist, macht es nun wahrscheinlich, dass nicht nur alle Filicalen, sondern auch alle übrigen Pteridophyten, nämlich die Sphenophyllaceen, Equisetalen und Lycopodialen, da hauptsächlich die älteren noch mehrnervige Blätter besitzen, durch Vereinfachung und Reduktion des Blattes aus *trichomanes*-artigen Farnen entstanden sind, und zwar die letzteren drei Gruppen, wie wir gleich sehen werden, durch Vermittelung der Marattiaceen.

Die letzteren sind, abgesehen von den durch eingesenkte Sporangien ausgezeichneten Ophioglossean und den Hydropteriden, deren Sporangien in einem Sporokarp eingeschlossen sind, die einzigen Farne, deren Sporangien es bis heutigen Tags noch nicht oder doch nur in sehr unvollkommener Weise zur Bildung von Ringen oder Kappen gebracht haben, obgleich sie mehr oder weniger frei auf der offenen Blattfläche stehen. Weist dieses schon deutlich darauf hin, dass die Marattiaceen der Ausgangspunkt für sämtliche Gruppen der zapfenblüthigen Pteridophyten und Gymnospermen gewesen sind, die man kurz als Strobiliferen zusammenfassen kann, so geht dasselbe auch aus der Anordnung der Sporangien bei den noch weniger reduzierten Gruppen hervor; bei den Psilotaceen und Cycadaceen finden wir noch mehrere meist ring- und kappenlose Sporangien strahlig in kleinen Soris oder Synangien zusammenstehen, und auch das gefächerte sog. Sporangium von *Isoëtes* scheint mir eher einem strichförmigen Synangium von *Danaea* zu entsprechen, während ja die Angiospermentheka, wie wir oben auf S. 36 u. 37 sahen, der fertilen Blattfieder von *Ophioglossum* vergleichbar ist. Kein blosser Zufall ist es offenbar auch, dass, mit Ausnahme höchstens der Sphenophyllaceen, sämtliche Strobiliferen gleich den Marattiaceen und Ophioglossaceen eusporangiat sind. Solche stattlichen Gewächse, wie *Angiopteris* und *Marattia*, nähern sich mit ihren zwar noch kurzen, aber kräftigen Stämmen schon einigermassen der Baumform und zumal dem niedrigen und einfacheren Cycadeen-typus. Auch wegen ihrer schon sehr vereinfachten, kräftigen Blätter können sie daher viel eher als die Vorläufer der baumartigen Strobiliferen, der Calamarien, Lepidophyten und Gymnospermen, gelten, als etwa die baumartigen, leptosporangiaten Cyatheaceen mit ihrem zarten, fein zertheilten Laube und ihren schon mit deutlichem Annulus versehenen Sporangien.

Am meisten nähern sich ihnen die Cycadaceen, obgleich diese unter den Strobiliferen im System wegen ihrer grossen Samen (ob rechtmässiger Weise?) schon fast die höchste Stelle einnehmen; demnach haben sich die Equisetalen und Lycopodialen neben den Cycadaceen aus marattiaceen-artigen Farnen entwickelt, sind also die Endglieder zweier seitlicher Entwicklungsreihen, die keiner einzigen Phanerogamen-

gruppe, am allerwenigsten aber den auf cycadeen-artige Formen zurückzuführenden Angiospermen den Ursprung gegeben haben dürften. Durch ihre kurzen, dicken Stämme und durch Aufbau und Gliederung ihrer mächtigen Wedel kommen manche Cycadaceen, wie z. B. *Bowenia spectabilis* (ENGL. PR. II, 1 S. 21 Fig. 13), solchen Marattiaceen, wie etwa *Angiopteris Teysmanniana* (ebenda I, 4 S. 437 Fig. 240), noch sehr nahe und bei *Stangeria* findet sich auch die für die meisten Marattiaceen charakteristische *Taeniopteris*-nervatur (ENGL. PR. I, 4 Fig. 238 u. 240; II, 1 Fig. 2 D). Vor allem aber weisen die Pollensäcke der Cycadaceen auf's Deutlichste auf eine Abstammung dieser Familie von den Marattiaceen hin. Sie springen nämlich durch einen ventralen Längsspalt auf und stehen zu 2 bis 6 strahlig in kleinen Häufchen, ähnlich wie in den Synangien von *Kaulfussia*, aber unter einander frei an einem kurzen Retinakel, wie die der fossilen Marattiaceen *Asterotheca* und *Scolecopteris* (ENGL. PR. I, 4 Fig. 241—3) und diejenigen der strichförmigen Sori von *Angiopteris* und *Archangiopteris* (Fig. 239 A—D); ferner sind sie, wie bei den letzteren, so auch bei *Cycas circinalis* (II, 1 Fig. 5 b—c) von einem aus Haaren gebildeten Indusium gestützt. Wie bei manchen Marattiaceen (I, 4 S. 424 u. 435), so findet sich nach WARMING auch bei *Ceratozamia mexicana* (II, 1 S. 14) am distalen Ende des Sporangenschlitzes ein kleiner Annulus. Uebrigens werden die Staubblätter der Cycadaceen an letzterwähnter Stelle auch bereits durch EICHLER mit den Sporophyllen der Marattiaceen verglichen.

Den Cycadaceen stehen die Coniferen ohne Zweifel weit näher als irgend einer anderen Pflanzengruppe. Schon oben im 1. und 2. Abschnitt haben wir gesehen, dass im Fruchtblatt von *Voltzia*, *Palissya* und zahlreichen lebenden Coniferen noch deutliche Erinnerungszeichen an das Fiederblatt der Cycadaceen vorhanden sind und dass auch das männliche Sporophyll in beiden Familien eine sehr ähnliche Entwicklung genommen hat. Offenbar haben sich die Coniferen durch weiteres Fortschreiten des Vorganges der Anpassung an xerophile Lebensweise, durch eine weitere Rückbildung der Blattspreite unter gleichzeitiger Vervollkommnung der Verzweignungsverhältnisse u. s. w. aus Cycadaceen (siehe auch oben S. 16 u. 33) oder unmittelbar neben ihnen aus marattiaceen-artigen Farnen entwickelt. Von allen übrigen weicht zwar *Gingko* durch seine dichotom gebauten Blätter ab, sodass man für ihn beinahe einen besonderen Ursprung annehmen könnte, doch lassen sich solche fossilen Salisburieen-blätter, wie die von *Rhipidopsis* und *Psymmophyllum*<sup>1)</sup>, noch recht gut durch Unterdrückung des Mittellappens aus dem Fiederblatt der Cycadaceen und Marattiaceen entstanden denken. Ferner sind ja auch die Sporophylle der echten Coniferen und der Cycadaceen

<sup>1)</sup> Siehe R. ZEILLER, *Éléments de paléobotanique* (Paris 1900) Fig. 177 u. 178.

recht häufig durch sekundäre Unterdrückung des Mittellappens oder, nach der Parasyntallientheorie, durch primäres Unterbleiben einer ungleichen Ausbildung der beiden terminalen Gabeläste, zweilappig, besonders deutlich z. B. bei *Zamiostrobus stenorrhachis* (ZEILLER a. a. O. Fig. 171), dessen Fruchtblätter denen von *Gingko biloba* und *G. pseudo-Huttoni* (ZEILLER Fig. 174) schon recht ähnlich sind; und bei *Macrozamia heteromera* sind sogar auch die Fiedern des gewöhnlichen Laubblattes mehrmals gabelspaltig, mit schmal linealischen Abschnitten (ENGL. PR. II, 1 Fig. 2 G), ganz ähnlich solchen fossilen Salisburieen, wie *Gingkophyllum*, *Baiera*, *Czekanowskia*, *Trichopitys* und *Dicranophyllum* (ZEILLER a. a. O. Fig. 179—183). Ja selbst in den zugespitzten Fruchtblättern von *Stangeria* (Ann. of bot. XIV Taf. 17 Fig. 5), in denen man fiederige Nervatur vermuthen sollte, findet sich die charakteristische Cyclopteriden-nervatur von *Gingko*. Da aber die Cycadeen nach ihren durchwachsenden Blüten und ihren gefiederten, mehrnervigen Fruchtblättern zweifellos älter sind, als die Zamieen, so wird man die gabelige Aderung im Fruchtblatt der letzteren und im Laubblatt der Salisburieen und der älteren Equisetalen vielleicht als Rückschlag zu den ältesten Farnen aufzufassen haben, der sich bei der Verkleinerung der Spreite als nützlich erwies, und würde dann trotzdem die Coniferen und Equisetalen von cycadeen-artigen, fiederblättrigen Marattiaceen ableiten können. Im Gegensatz zu den übrigen Coniferen gabelt sich die Blattspur bei *Gingko* sowohl wie auch bei den Cycadaceen bereits im Stamm (ENGL. PR. II, 1 S. 10 u. 34), ein weiteres Anzeichen einer engen Verwandtschaft der Salisburieen mit den Cycadaceen. Wenn andererseits schon unser lebender *Gingko* sich in der Form seiner Kurztriebe sehr den Gattungen *Cedrus*, *Larix* und *Pseudolarix* nähert, so stimmen die mit zahlreichen Knospenschuppen besetzten fünfblättrigen Kurztriebe von *Czekanowskia* (ZEILLER Fig. 181) noch viel auffälliger mit den Kurztrieben von *Pinus* und *Larix* überein. Auch im Bau des Holzes schliesst sich *Gingko* mehr an die Coniferen als an die Cycadaceen. Ist es also immerhin gerechtfertigt, die Salisburieen wegen ihrer abweichenden Blattform und der Spermatozoiden von *Gingko* den übrigen Coniferen als eigene Tribus gegenüber zu stellen, zu der vielleicht auch noch *Phyllocladus*<sup>1)</sup> hinzutreten wird, so geht man doch offenbar zu weit, wenn man sie als besondere Familie gänzlich von den Coniferen trennt. Durch die schraubigen, am Aussenrande mit zahlreichen Cilien besetzten Spermatozoiden von *Gingko*<sup>2)</sup> aber

<sup>1)</sup> ENGLER PRANTL II, 1 Fig. 67.

<sup>2)</sup> Eine kleine Monographie der Salisburieen nebst umfangreichem Literaturverzeichnis geben A. C. SEWARD und J. GOWAN in den Ann. of bot. XIV (1900) S. 109—154 Taf. 8—10.



ist ein weiterer wichtiger Anhaltspunkt für die Annahme einer engen Verwandtschaft der Coniferen mit den Cycadaceen gegeben, und die gefiederten Kurztriebe von *Phyllocladus*, die anscheinend nicht aus Blattachsen hervorgehen, sondern selbst die Stelle von Blättern einnehmen, eine ähnliche Zwischenform also vielleicht zwischen Spross und Blatt, wie die Wedel von *Gleichenia* und *Lygodium*, sind möglicher Weise auch noch eine Reminiszenz an das Fiederblatt cycadeen- oder marattiaceen-artiger Vorfahren. In gewisser Hinsicht kann vielleicht auch die schon oben auf S. 10 u. 15 erwähnte, den Cycadaceen sehr nahe stehende Gattung *Noeggerathia* aus dem Oberkarbon (ENGL. PR. I, 4 Fig. 481; ZEILLER Fig. 162—3) als ein Zwischenglied zwischen den Cycadaceen und Coniferen gelten; denn wie wir oben sahen, scheint auch bei ihr bereits eine ähnliche Verwachsung fertiler Fiederchen oberhalb der Hauptspindel des Wedels stattgefunden zu haben, wie an dem Fruchtblatt der Abietineen, mit dem Unterschiede nur, dass ihre Mikrosporangien tragenden Fiederchen sich anscheinend nicht nach der Hauptspindel hin gedreht haben, sondern in ihrer ursprünglichen Stellung, von ihr abgewandt, blieben, und dass sie die Sporangien nicht, wie bei den Cycadaceen und Coniferen, auf der morphologischen Unterseite, sondern, wie es bei Hydropteriden und gelegentlich auch bei Landfarne vorkommt<sup>1)</sup>, auf der Oberseite tragen. Als eine Seitenlinie der Cycadaceen, aus der sich die Angiospermen nicht entwickelt haben, verrathen sich die Coniferen unter Anderem auch dadurch, dass ihnen, auch *Gingko*, die für die Cycadaceen und Farne charakteristischen, als Gefäße aber auch noch bei den Magnoliaceen und anderen Angiospermen vorkommenden Tracheiden mit Treppenhofdüpfeln bereits fehlen.

Nur beiläufig sei hier auf die Aehnlichkeit des von ZEILLER (Fig. 148) als *Samaropsis moravica* abgebildeten Sameus mit den Samen von *Thuja* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 55a) hingewiesen.

In ENGL. PR. I, 4 S. 753 leitet POTONIE die Coniferen ab von den Lepidodendraceen. Von den lebenden Pteridophyten aber stehen ihnen die Equisetalen ganz entschieden viel näher, als die Lycopodiales. Es geht das schon aus der Aehnlichkeit der Spermatozoiden von *Equisetum*, *Cycas*, *Zamia*<sup>2)</sup> und *Gingko* hervor; die nur noch mit zwei Cilien ausgerüsteten Spermatozoiden der eigentlichen lebenden Lycopodiales — die durch zahlreiche Cilien abweichenden Isoëtaceen

<sup>1)</sup> MASTERS a. a. O. S. 218.

<sup>2)</sup> Vgl. H. J. WEBBER, Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*. — U. S. Dep. Agr., Bureau of pl. industry, bulletin no. 2 (Washington 1901). 92 S., 7 Taf.; Bot. Centralbl. LXXXIX (1902), S. 295; Flora XC (1902), S. 479; Bot. Gaz. XXIV (1897), S. 16—22, 225—235, Taf. 10.

dürften wohl kaum mit den Lycopodiaceen und Selaginellaceen näher verwandt sein und wurden schon durch POTONIÉ a. a. O. von ihnen entfernt — sind offenbar durch Reduktion von solchen vielwimperigen Spermatozoiden der Farne, Equisetalen und Gymnospermen abzuleiten. Auch die wirtelige Verzweigung der Coniferen erinnert ja sehr an die Equisetaceen, und bei vielen Cupressineen, wie z. B. *Actinostrobus*, *Callitris*, *Libocedrus* u. a. (ENGL. PR. II, 1 Fig. 48—54) geht diese Aehnlichkeit sogar bis in die Zweige letzter Ordnung und die Blätter hinein. Ferner zeigen die schildförmigen Sporophylle von *Equisetum* und die Staubblätter von *Taxus*, *Torreya*, *Libocedrus*, *Thujaopsis* und *Araucaria* (ENGL. PR. II, 1 Fig. 27, 53, 54, 70 u. 71) einen ziemlich übereinstimmenden Bau. Die eigenartige Stellung der Sporangien kommt bei *Equisetum* durch ähnliche Wachstumsvorgänge zu Stande, wie an den Fruchtblättern der Zamieen<sup>1)</sup>. Auch die im Gegensatz zu denen von Moosen, Farnen und *Selaginella* schon ziemlich kompliziert und ähulich, wie bei den Angiospermen, gebauten Spaltöffnungen von *Equisetum*<sup>2)</sup> weisen auf eine nahe Verwandtschaft mit Vorfahren der Angiospermen hin.

Verfolgen wir nun die Stammesgeschichte der Equisetalen nach rückwärts, so können wir bei ihnen am Blatte leicht einen ähnlichen Reduktionsvorgang feststellen, wie er auch bei den Coniferen stattgehabt hat. Schon bei der triassischen Gattung *Schizoneura* sind die Blattscheiden meist aufgelöst in zwei gegenständige, lanzettliche, aus mehreren zusammengesetzte Blätter, die sich zuweilen auch schon in ihre einzelnen Bestandtheile spalten. Noch weiter zurück, bei *Annularia* und *Asterophyllites*, sind die wirtelständigen, nadelförmigen, einnervigen Blätter im erwachsenen Zustande nur erst am Grunde zu einer sehr kurzen Scheide verbunden oder noch vollkommen frei, und bei den Protocalamarien endlich begegnet uns in *Asterocalamites* eine Form mit schmalleinialischen, gabelspaltigen Blättern, ganz ähnlich denen mancher älteren Salisburieen, wie z. B. *Baiera*, *Gingkophyllum*, *Czekanowskia*, *Trichopitys* und *Dicranophyllum*. Während bei den Equisetaceen und Calamarien die Blattwirtel alternieren, stehen sie bei den Protocalamarien genau über einander und damit gelangen wir zu den Sphenophyllaceen. Auch bei diesen stehen die Blattwirtel über einander, womit freilich die schematische Fig. 320 in ENGL. PR. I, 4 S. 517 nicht ganz in Einklang zu bringen ist, da hier über einem intakten Sporangium ein längs durchschnittenen steht und umgekehrt.

Hauptsächlich wegen der eigenartigen Stellung ihrer Sporangien und ihrer einschichtigen Sporangienwand hält POTONIÉ die Sphenophyl-

<sup>1)</sup> Vgl. SADEBECK in ENGL. PR. I, 4, S. 533 u. Fig. 334 E; WORSDELL in Ann. of bot. XIV (1900), Taf. XVII—XVIII, Fig. 5 u. 17.

<sup>2)</sup> ENGL. PR. I, 3 Fig. 144; I, 4 Fig. 43, 44, 328, 329 u. 397 A u. D.

laceen für Verwandte der Salviniaceen und Marsiliaceen, indem er dabei auch auf die dreigliedrigen Blattwirtel von *Salvinia* hinweist<sup>1)</sup>. Nach ihrer ganzen Tracht, ihrem aufrechten, kanellierten Stengel, ihren wirtelständigen, gabelnervigen Blättern und ihren zapfenförmigen Blüten gehören aber die Sphenophyllaceen zweifellos zu den Equisetalen, und von ihnen solche kleinen, niederliegenden, auf dem Wasser schwimmenden, zum Theil wechselständig beblätterten, noch nicht mit Blüten versehenen Kräuter, wie *Salvinia* und *Azolla*, abzuleiten, das will mir doch bedenklich erscheinen. Ist bei *Equisetum* zwar die Wand des reifen Sporangiums einschichtig, die Entwicklung des letzteren aber genau wie bei den eusporangiaten Farnen, so dürfte dasselbe wohl auch bei *Sphenophyllum* der Fall gewesen sein. Ueberhaupt scheint mir die Aehnlichkeit der nur ein einziges Sporangium enthaltenden fertilen Blattabschnitte oder Blätter von *Sphenophyllum* mit der einen ganzen Sorus umschliessenden Frucht von *Salvinia* oder gar der 4 Sori enthaltenden Frucht der Marsiliaceen nur äusserst gering zu sein.<sup>2)</sup>

Nicht nur nach ihrer einschichtigen Sporangienwand, sondern auch nach deren Entwicklungsgeschichte sind die Salviniaceen und Marsiliaceen typisch leptosporangiat und also nicht mit Equisetalen verwandt. Die Gliederung des Blattes der Marsiliaceen erinnert an *Aneimia* und die Ophioglossaceen; nach ihren zahlreiche Sporangien tragenden Retinakeln aber dürften die Hydropteriden kaum mit diesen verwandt sein, sondern vielmehr mit den Hymenophyllaceen und Polypodiaceen. Phylogenetisch dürfte also wohl die eigenartige Stellung der fertilen Blattabschnitte von *Sphenophyllum* weit eher mit dem ähnlichen Verhalten der eusporangiaten Ophioglossaceen vergleichbar sein, als mit den Marsiliaceen. Die dünnen, fadenförmigen, kriechenden Stengel der letzteren erinnern ganz an viele Polypodiaceen, die gabelige Aderung von *Marsilia* an die Hymenophyllaceen, das Blatt von *Salvinia* an *Drymoglossum*. Nach alledem haben sich die Hydropteriden wahrscheinlich neben den Hymenophyllaceen und Polypodiaceen unmittelbar aus *rhodea*-artigen, leptosporangiaten Urfarnen mit ring- und kappenlosen Sporangien entwickelt, also tief unterhalb der Sphenophyllaceen und übrigen Equisetalen.

Da der Stengel von *Sphenophyllum* ein triarches Gefässbündel enthält, so sind offenbar auch in jedem Blattwirtel nur drei Blätter vorhanden, die aber in ähnlicher Weise gespalten sind, wie bei *Galium* und *Asperula*. Es gehören also in den 6-, 9- und mehrgliedrigen Wirteln stets 2, 3 oder mehr Spreiten zu je einem Blatte zusammen. In dieser Weise gedeutet

<sup>1)</sup> Siehe Ber. deutsch bot. Gesellsch. XII (1894), S. 97 u. 100 u. ENGL. PR. I, 4, S. 518—9 u. 561.

<sup>2)</sup> Vgl. auch R. ZEILLER, *Éléments de paléobotanique* (Paris 1900), S. 144.

zeigen auch die Blätter der *Sphenophyllaceen* grosse Uebereinstimmung mit denen der *Salisburieen*. In den 6-gliedrigen Wirteln von *Trizygia speciosa* und *Sph. verticillatum* z. B. zeigen sie eine ganz ähnliche Gabelung in zwei Abschnitte und gabelige Aderung der einzelnen Abschnitte, wie das Blatt von *Gingko* und *Rhipidopsis* (ZEILLER Fig. 177). Die 9-gliedrigen Wirtel von *Sph. cuneifolium* hingegen müssen wir uns aus dreispaltigen Blättern zusammengesetzt denken; auch die Neigung, aus der echten Gabelung zu solchen dreispaltigen Formen überzugehen, ist bei den *Salisburieen* sehr verbreitet, man vgl. z. B. ZEILLER a. a. O. Fig. 180—182 und Ann. of bot. XIV (1900) Taf. 9 Fig. 46 u. Taf. 10 Fig. 54 u. 68. Das einzelne Theilblättchen von *Sph. cuneifolium* erinnert einigermaßen an die *Salisburiee Whittleseya* (ZEILLER Fig. 176). Die fein gabelig zerschlitzen Blätter von *Sph. tenerrimum* endlich nähern sich wieder sehr denen von *Asterocalamites*, *Baiera*, *Czekanowskia*, *Trichopitys* und *Dicranophyllum*. Zeigen also schon die lebenden *Equisetalen* und *Coniferen* mancherlei Uebereinstimmungen, so konvergieren sie nach dem palaeozoischen Zeitalter hin noch viel mehr, und zwar ganz in Uebereinstimmung mit der Parasyntallientheorie bis zu Formen mit schmal linealischen, wiederholt gabelspaltigen, *trichomanes*-artigen Blättern. Auch diese rückwärts gerichtete Konvergenz ist offenbar ein Anzeichen dafür, dass beide Gruppen einen gemeinsamen Ursprung haben.

Bei einigen *Sphenophyllum*-arten kommen ausser isophyllen, abstehenden Quirlen auch in der Richtung der Achse ausgebreitete mit ein oder zwei kleineren Blattpaaren vor. Man hat diese anisophyllen Sprosse für schwimmende gehalten. Dann müssen aber die Saurier jener Zeiten am Pegel eine ungewöhnliche Gleichmässigkeit des Wasserstandes vorgefunden haben, denn im Allgemeinen finden sich Schwimmblätter nicht an solchen steifen Stengeln, wie diejenigen von *Sphenophyllum*, sondern an langen, nachgiebigen, taartigen Achsen, wie z. B. bei *Nymphaeaceen*, *Potamogeton*, *Villarsia* u. s. w. Die anisophyllen Sprosse waren offenbar abstehende Seitenzweige und schon ZEILLER verglich sie daher a. a. O. S. 140 mit den horizontal übergeneigten Zweigen schattenständiger Exemplare von *Gentiana asclepiadea*; die Anisophyllie und Dorsiventralität stand offenbar in Beziehung zu Licht und Schwerkraft, und davon, ob das mediane Blattpaar nach oben oder nach unten gerichtet war, hing es ab, ob sich zwei oder nur ein Blattpaar stärker entwickelte.

Die eigenartige Stellung der Sporangien von *Sphenophyllum* scheint mir kein Hindernis zu sein, die Gattung zu den *Equisetalen* zu stellen. Mag ihre Wand immerhin nur einschichtig sein, so deutet doch das Gefässbündel des Stieles darauf hin, dass zum mindesten der letztere einem ganzen Blatte oder wenigstens einem Blattabschnitt entspricht. Entweder sind hier fertile Blattwirtel in ähnlicher Weise wie bei *Palaeostachya* und

*Cheirostrobos* (vgl. ZEILLER Fig. 105 u. 120) mit sterilen verschmolzen oder die Funikeln der Sporangien sind nach innen gebogene Blattfiedern, wie im Fruchtblatt von *Aquilegia*, *Trichopitys* (ZEILLER Fig. 182) und *Gingko* (Ann. of bot. XIV, Taf. 9 Fig. 2 u. 3).

Auch der Bau des Holzkörpers der Equisetalen ist dem der Coniferen schon recht ähnlich. Ausser mehrreihigen, runden Hoftüpfeln finden sich indessen an den Tracheiden auch noch die bei Farnen, Cycadaceen und Angiospermen vorkommenden, den Coniferen aber schon fehlenden Treppenhoftüpfel. Der Verlauf der Blattspuren ist bei den Calamarien und Equisetaceen bereits ein ähnlicher, wie bei den Cupressineen (ENGL. PRANTL II, 1 Fig. 16 u. S. 35); bei den Sphenophyllaceen und Protocalamarien hingegen stehen die Blattwirtel noch ohne Alternanz genau über einander. Beides ist, wie sich aus der gelegentlich sowohl bei *Equisetum* als auch bei Calamarien vorkommenden spiraligen Auflösung der Blattwirtel ergibt (a. a. O. I, 4 S. 553), durch extrem horizontale Umlagerung der Plagiostichen aus einer *Rhytidolepis*-artigen Skulptur hervorgegangen (a. a. O. I, 4 Fig. 442 u. 446); ja vielleicht stammen die Equisetalen geradezu von rhytidolepen Lepidophyten ab, die aber noch Blätter von *Cyclopteris*- oder *Asterocalamiten*-typus hatten und die Sporangien noch auf der Unterseite der Sporophylle und in grosser Zahl trugen. Beide Eigenschaften scheinen sich noch bei der Lepidophyten-gattung *Pleuromeia* vereinigt zu finden, doch ist dieselbe weit jüngeren Datums, als die ältesten Equisetalen, und hat auch sonst, zumal in der Schuppenbildung, nicht viel mit ihnen gemein. Die Form des Laubblattes und der Sporophylle der Equisetalen weist jedenfalls mehr auf die Vorfahrenreihe von *Gingko* hin.

Wenn übrigens die lebenden Lycopodien den Coniferen anscheinend nicht so nahe stehen, wie *Equisetum*, so gilt dasselbe nicht auch für alle fossilen Formen, vielmehr erinnern die Schuppen von *Lepidodendron* mit ihrer rhombischen Blattnarbe sehr stark einerseits noch an die Blattfüsse der Marattiaceen und anderer Farne<sup>1)</sup>, andererseits schon an diejenigen von *Dicranophyllum* (ZEILLER Fig. 183 u. 184) und manchen Abietineen (ENGLER PRANTL II, 1 Fig. 15). Kann man also die Coniferen wegen ihrer zuweilen noch mehrnervigen Laubblätter und ihrer gefiederten, meist pleiosporangiaten Sporophylle nicht von den hierin bereits stärker reduzierten Lepidophyten ableiten, so haben die letzteren doch den Verbindungsgliedern zwischen Cycadaceen und Coniferen noch sehr nahe gestanden, ja fast will es mir sogar scheinen, als ob sie mit den durch eine ganz andere Richtung der Sporangien ausgezeichneten lebenden Lycopodien, *Isöetes* ausgenommen, gar nicht näher verwandt

<sup>1)</sup> ENGL. PR. I, 4 Fig. 306—308; RACIBORSKI in Naturw. Wochenschr. XVII (1902), S. 536.



wären, sondern vielleicht schon alle, gleich *Lepidocarpon*, gymnosperm waren und sich geradezu von uralten Zwischengliedern der Cycadaceen und Coniferen ableiten. Sowohl in der Tracht, als auch in der Reduktion der Laub- und Sporenblätter stehen sie ja den letzteren schon weit näher als den ersteren, die meist noch ganz unverzweigte, seltener schwach gabelig verästelte Farnstämme haben. Im Gegensatz zu dieser ärmlichen Verzweigung müssen die reich gabelig verästelten *Lepidodendren* schon einen ganz pinienartigen Wuchs gehabt haben (vgl. ENGL. PR. I, 4 Fig. 409) und vielleicht mag es noch eine Erinnerung an solche gabelig verästelten Vorfahren sein, wenn bei den *Abietineen* ein verstümmelter Gipfeltrieb so leicht durch einen Seitentrieb, den übergipfelten Schwesterast der ursprünglichen Gabel, ersetzt wird, oder wenn bei den Gabel- und Harfenfichten auch ohne Verstümmelung des Gipfels einer oder mehrere Seitenäste zu aufrechten Gipfeln werden. Zumal auf meinen Streifzügen durch die Fichtenwälder des Oberharzes mit ihren im Gegensatz zum jüngeren Laubwalde äusserst steifen, aufrechten Stämmen und ihrem dem Boden nur ziemlich oberflächlich aufgelagerten, scheibenförmigen, dem Sturme nur erst wenig Widerstand leistenden, stigmarien-artigen Wurzelsystem drängte sich mir im September dieses Jahres immer und immer wieder der Vergleich derselben mit den steifen, immergrünen *Lepidophyten*- und *Calamiten*-wäldern der Steinkohlenzeit auf. Wenn ferner nach den Ausführungen von SCOTT (Ann. of. bot. XIV, 1900, S. 716—7) bei *Lepidocarpon* das Fruchtblatt schon vor der Archegonienbildung und Befruchtung abgefallen zu sein scheint, so erinnert das an *Gingko*, bei welchem sich der Keimling angeblich erst in der zu Boden gefallenen Frucht entwickelt (ENGL. PR. II, 1 S. 49 und 51; vgl. auch IKENO in ENGL. Jahrb. XXXI, 1902, Litt. S. 4).

Wie übrigens SCOTT a. a. O. S. 717 schon ganz leise andeutet und wie auch aus der gleichartigen Reduktion des weiblichen Prothalliums zweier einander so entfernt stehender Gattungen wie *Isoëtes* und *Selaginella* hervorgeht, mögen vielleicht mehrere *Strobiliferen*-gruppen von einander unabhängig zur Samenbildung vorgeschritten sein, in derselben Weise, wie der Uebergang von der Porogamie zur Chalazogamie sich mehrmals und in verschiedenen Verwandtschaftskreisen vollzogen hat, und ähnlich, wie sich vielleicht die Plazentalier polyphyletisch aus den einzelnen Gruppen der Beuteltiere entwickelt haben. Auch die Gymnospermen wären dann, auf die *Lepidophyten* ausgedehnt, keine ganz einheitliche, natürliche Verwandtschaftsgruppe, sondern polyphyletisch, gleich den Chalazogamen. Zuvor aber wäre wohl erst noch zu beweisen, dass *Lepidocarpon* überhaupt eine Gymnosperme gewesen ist. Was SCOTT a. a. O. als samenartiges Organ beschreibt, entspricht nicht dem reifen Samen, sondern nur der Samenanlage der Phanerogamen, verdient also die Bezeichnung Same ebensowenig, wie das Makrosporangium von *Isoëtes* und *Selaginella*.

Sehr lehrreich für diese Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Lepidophyten ist, wie ich bereits andeutete, der Bau der Blattfüsse und zumal ein Vergleich derselben mit denjenigen von *Angiopteris*, die erst kürzlich von RACIBORSKI genauer beschrieben worden sind.<sup>1)</sup> Die mächtigen Blattfüsse von *A. Teysmanniana* bleiben nach RACIBORSKI viele Jahre lebend am Stamm stehen, lösen sich aber schliesslich ab, sich im Grunde von Bodenvertiefungen an den Abhängen der javanischen Vulkane ansammelnd. In ähnlicher Weise lösen sich schliesslich auch die Blattfüsse bei *Isoëtes*<sup>2)</sup> und manchen Cycadaceen ab und dasselbe mag vielleicht auch noch bei den ältesten Lepidodendraceen, z. B. *Lepidophloios*, stattgefunden haben; bei den meisten Lepidophyten und den Coniferen aber verschmelzen sie mehr und mehr mit der sie tragenden Achse. Zumal für die in verschiedener Hinsicht anscheinend noch lückenhafte und unrichtige Deutung der einzelnen Theile der Lepidophyten-blattfüsse dürfte sich vielleicht manches aus einem Vergleich mit *Angiopteris* ergeben. Zunächst scheint mir die bisherige Deutung der über der Ligulargrube zwischen den oberen Wangen befindlichen, in POTONIÉ's Figur<sup>3)</sup> als *y* bezeichneten Narbe der *Lepidodendron*-schuppe als Aequivalent der Ansatzstelle des Sporangiums etwas gesucht zu sein. Ein Vergleich mit *Angiopteris* führt vielmehr zu der Vermuthung, dass das obere Wangenpaar den beiden zusammenneigenden und vielleicht verwachsenen Hälften einer Blattscheide entspricht. Noch bestärkt wird man in dieser Vermuthung durch einen Blick auf POTONIÉ's Längsschnitt durch einen Blattfuss von *Lepidophloios*. Dieser Blattfuss war offenbar vor seiner Einbettung bereits stark vermodert und in seinem dickeren, der Scheide entsprechenden Theil vollständig hohl. Ein Theil dieser Höhlung mag nun vielleicht auch vor dem Vermodern schon als Wasserspeicher<sup>4)</sup> vorhanden gewesen sein, oder aber die Scheidenflügel waren vollständig zu einem fleischigen, massiven Gebilde verwachsen. Die in der Höhlung wuchernden Wurzelfäden erinnern an die Wurzelbekleidung von Farnstämmen.

In der Figur dieses Längsschnittes hat übrigens POTONIÉ die Lage des Ligularbündels unrichtig angegeben; nach den Abständen von der Oberfläche ist das, was er als *sr* bezeichnet, nicht das Ligularbündel, sondern das Blattbündel, und ersteres befindet sich weiter oben, rechts von dem Buchstaben *t*. In Uebereinstimmung damit ist auch in der Querschnittsfigur die Richtung des Längsschnittes anders anzugeben.

<sup>1)</sup> RACIBORSKI a. a. O. S. 536—37.

<sup>2)</sup> ENGL. PR. I, 4 S. 762.

<sup>3)</sup> POTONIÉ in Ber. deutsch. bot. Ges. XI (1893) S. 319—326 Taf. 14, Naturw. Wochenschr. XI (1896) S. 115 Fig. 4 u. in ENGL. PR. I, 4 S. 724—25 Fig. 416, 417, 426, 427.

<sup>4)</sup> Bei *Angiopteris Teysmanniana* sind allerdings nach RACIBORSKI die Nebenblätter vergänglich und das Parenchym des Blattfusses selbst dient hier als Wasserspeicher.

In der Mediane der Blattnarbe der Lepidodendraceen findet sich das kleine Nerbchen des Blattbündels, welches durch seine V- oder Y-förmige Gestalt noch sehr an die hufeisenförmige Gefässbündelnarbe mancher Baumfarne erinnert (ENGL. PR. I, 4 Fig. 306 u. 308). Rechts und links von diesem Nerbchen finden sich jedoch bei allen Lepidophyten noch zwei weitere Nerbchen, die, wie POTONIÉ nachgewiesen hat, in zwei innerhalb des unteren Wangenpaares herablaufende Kanäle hineinführen, welche durch je eine kleine auf diesen Wangen unterhalb der Blattnarbe befindliche Oeffnung mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Noch im Blattpolster vereinigen sich diese beiden auch im Blatte nachgewiesenen Kanäle zu einem einzigen, der sich auch im Stamm noch ausserhalb der ganzen Blattspur verfolgen lässt. Wegen der beiden Aussenöffnungen und einer gewissen Aehnlichkeit dieser Kanäle mit den beiden Luftgängen der Grasgranne hat POTONIÉ dieselben für Luftgänge erklärt, und EICHLER'S Angabe in ENGL. PR. II, 1 S. 37, dass auch auf den Blattnarben von *Abies pectinata* Rindenporen vorkommen, scheint ihm fast Recht zu geben. Aus einem Vergleich mit den übrigen Strobiliferen und den Marattiaceen ergibt sich jedoch, dass auch noch andere Deutungen möglich sind. Aehnliche Kanäle sind bei den Strobiliferen und Marattiaceen ganz allgemein verbreitet<sup>1)</sup>, doch ist ihre physiologische Bedeutung in den einzelnen Gruppen eine ganz verschiedene; bei *Isoëtes* und den Equisetalen sind es Luftgänge, in anderen Gruppen Schleimgänge, bei den Coniferen endlich Harzgänge.

Auch mit den Rindenporen an den Blattfüssen von Baumfarne hat POTONIÉ diese Kanäle der Lepidophyten verglichen. Dagegen ist jedoch einzuwenden, dass diese Rindenporen bei *Marattia* z. B. (vgl. ENGL. PR. I, 4 S. 429 u. Fig. 237 C u. D) nur ganz kleine Grübchen sind, aber nicht mit Kanälen in Verbindung stehen. Auch sind sie hier in viel grösserer Zahl und an anderer Stelle vorhanden, als bei den Lepidophyten; sie befinden sich nämlich auf den Nebenblättern und am Blattstiel.

Schon die im Gegensatz zu diesen kleinen Grübchen beträchtliche Längenausdehnung der Kanäle spricht bei solchen stattlichen Landpflanzen, wie es die Lepidophyten gewesen sind, gegen ihre Deutung als Transpirations- oder Athmungsorgane. Im Allgemeinen finden sich derartige Luftkanäle nur bei Wasserpflanzen, und in der That sind auch diejenigen Strobiliferen, bei denen diese Kanäle als Pneumathoden fungieren, nämlich die Equisetalen und *Isoëtes*, meist typische Wasserpflanzen. Auch ist bei ihnen die Anordnung der Kanäle eine andere, als bei den Lepidophyten. Im Blattfleisch von *Isoëtes* finden sich ihrer vier, die aber nur bis hinab zur Ligula verlaufen, und ausserdem eine

<sup>1)</sup> Siehe DE BARY, *Vergl. Anat.* (1877) S. 455—458.

grössere Anzahl lysigener Gänge, die angeblich Wasser führen, im Gefässbündel. Bei den Equisetalen hingegen kommen diese Luftgänge, in ihrer lysigenen Entstehungsweise mit denen der Lepidophyten übereinstimmend, in der Anordnung aber ganz abweichend, nur in der Achse vor.

Auch die Möglichkeit, dass die Kanäle der Schuppenbäume den in den Laub- und Sporenblättern mancher *Lycopodium*-arten beobachteten Schleimkanälen entsprächen, ist bereits von POTONIÉ mit in Frage gezogen worden. Nach DE BARY ist indessen in jedem Lycopodien-Blatte nur ein solcher Gang unterhalb des Gefässbündels vorhanden, der nur ein kurzes Stück in die Rinde eindringt.

Im Gegensatz zu *Lycopodium* sind bei den Marattiaceen und Cycadaceen die Schleimgänge<sup>1)</sup> noch viel reichlicher entwickelt, als bei den Lepidophyten, daher auch noch weniger regelmässig angeordnet und Anastomosen bildend. Ausser im Blatte und der Rinde finden sie sich hier auch noch im Marke. Auch im Blattstiel einer Keimpflanze von *Zamia longifolia* fand DE BARY übrigens nur erst zwei solcher Schleimgänge, also die für die Lepidophyten charakteristische Zahl.

In Verlauf und Anordnung scheinen mit den Kanälen der Lepidophyten noch am ehesten die Harzkanäle der meisten Abietineen übereinzustimmen. Im Blatte findet sich auch bei letzteren je einer zu beiden Seiten des Mittelnerven<sup>2)</sup> und auch in der Rinde scheinen sie hier, wie bei den Lepidophyten, den Blattspursträngen zu folgen<sup>3)</sup>. Somit könnte man also fast glauben, dass auch die Kanäle der Lepidophyten Harzkanäle gewesen seien, und dass die beiden Narben des unteren Wangenpaares des Lepidophyten-Blattpolsters vielleicht Harzblasen sind, ähnlich denen der Anastomosen von Abietineen-harzgängen<sup>4)</sup>, deren dünne Oberhaut aber, vielleicht erst nach der Einbettung des Lepidophyten-stammes, eingedrückt und zerstört worden ist. Ziehen wir jedoch in Betracht, dass die Coniferen wegen des Vorkommens noch mehrnerviger Blätter (*Gingko*, *Araucaria*, *Dammara*) und mehrsamiger, gefiederter Fruchtblätter nicht, wie es POTONIÉ in ENGL. PR. I, 4 S. 753 thut, von Lepidophyten, sondern nur neben diesen von Marattiaceen abgeleitet werden können, dass aber die Sigillariaceen möglicher Weise ein Uebergangsglied von den Marattiaceen zu den Psilotaceen, Lycopodiaceen und *Selaginella* darstellen, dann liegt die Wahrscheinlichkeit näher, dass gleich denen von

<sup>1)</sup> Diejenigen von *Angiopteris* bezeichnet RACIBORSKI a. a. O. als den Milchröhren homologe Gebilde.

<sup>2)</sup> DE BARY a. a. O. S. 456; EICHLER in ENGL. PR. II, 1 Fig. 18 u. S. 39.

<sup>3)</sup> DE BARY S. 457; EICHLER a. a. O. S. 37; GODFRIN in Bot. Centralbl. Beih. V (1895) S. 29.

<sup>4)</sup> DE BARY S. 457; GODFRIN a. a. O. S. 30.

Marattiaceen und *Lycopodium*-arten auch die Kanäle der Lepidophyten Schleimgänge gewesen sind. Die Narben des unteren Wangenpaares mögen dann vielleicht Drüsen gewesen sein, die um die jugendlichen Sprossgipfel eine ähnliche Schleimhülle bildeten, wie sie an den jungen Wedeln mancher Farne vorkommt, die bei den malaisischen Völkern als Gemüse genossen werden. Auch die von POTONIE beschriebenen und abgebildeten dunklen Inhaltsbestandtheile<sup>1)</sup> deuten möglicher Weise darauf hin, dass hier organische Stoffe vorhanden waren, in denen mineralische, später allein zurückbleibende Bestandtheile eingelagert und festgehalten worden sind. Schon RENAULT glaubt im Parenchym der Seitennärbchen von *Sigillaria Brardii* Gummikanäle beobachtet zu haben<sup>2)</sup>. Mag es sich also vorläufig nicht mit voller Sicherheit erweisen lassen, ob diese Kanäle der Lepidophyten Luft, Schleim oder Harz enthalten haben, so steht doch das zweifellos fest, dass sie den Kanälen der übrigen Strobiliferen und der Marattiaceen entsprechen.

Wie bei manchen Arten der letzteren und der Cycadaceen, so verläuft auch in den mehrnervigen Blättern mancher Coniferen, wie *Ginkgo*, *Araucaria*-arten und *Dammara*, ein Sekretgang als eine Art Scheinnerv zwischen je zwei wirklichen Nerven, ein weiterer Beweis für die nahe Verwandtschaft der drei Familien.

Ausser diesen Kanälen kommen für die Verwandtschaftsverhältnisse der Lepidophyten hauptsächlich noch die Verzweigung, der Bau des Holzkörpers, die Stellung und Umgrenzung der Blattpolster, sowie die Zahl und Stellung der Sporangien in Betracht.

Nach ihren unverzweigten Stämmen, ihren abweichenden Blattnarben, ihren breiten, umgekehrt nierenförmigen, keine Ligula besitzenden Sporophyllen, ihren anscheinend zahlreichen, noch unterseits stehenden Sporangien und den eigenartigen subepidermalen Längsfurchen des Stammes kann man zunächst *Plewomeia*<sup>3)</sup> trotz ihres geringeren Alters als Seitenlinie abtrennen, ja bei unserer mangelhaften Kenntnis dieser eigenartigen Gattung will es mir noch höchst fraglich erscheinen, ob sie überhaupt zu den Lepidophyten im engeren Sinne gehört. Sollte das eigenartige, dicke, längs gestreifte Gebilde auf der Unterseite der Sporophylle etwa eine Gruppe paralleler, cyclopteridisch angeordneter, strichförmiger *Danaea*-synangien sein und *Plewomeia* trotz ihres späten geologischen Auftretens einer der ursprünglichsten Strobiliferen-typen, ein altes Uebergangsglied zwischen Marattiaceen, *Dolerophyllum* und Cycadaceen?

<sup>1)</sup> POTONIE in Ber. deutsch. bot. Ges. XI S. 324 und b in Taf. 14 Fig. 7 u. 8.

<sup>2)</sup> ENGL. PR. I, 4 S. 745.

<sup>3)</sup> Siehe SOLMS in Bot. Zeit. LVII (1899) Abth. I S. 227—43 Taf. 8; POTONIE in ENGL. PR. I, 4 S. 754—6.



Bei den übrigen Lepidophyten trägt angeblich jedes Fruchtblatt nur ein einziges Sporangium und zwar steht dasselbe stets auf der Oberseite, für gewöhnlich genau in der Mitte, an der schildförmigen Lamina des Sporophylls von *Spencerites* jedoch an der anadromen Seite. Diese schiefe Stellung legt die bereits im ersten Abschnitte (S. 17) ausgesprochene Vermuthung nahe, dass die von einem Gefässbündel gestützte Ligula der meisten Lycopodialen gleich der Fruchtschuppe der Coniferen einem oder zwei nach innen geschlagenen rudimentären Fiederlappen des Sporophylls entspricht. Bei *Spencerites* würde dann nur das anadrome Fiederchen fertil, das katadrome hingegen steril sein, wenn hier nicht etwa, wie am Fruchtblatt von *Cryptomeria* und am Staubblatt von *Taxus*, eine grössere Zahl von Fiedern vorhanden ist. Durch seine schildförmigen Sporophylle und seine mit äquatorialem, ringförmigem Luftsack versehenen Sporen erinnert *Spencerites* überhaupt sehr an Coniferen, und wenn er wirklich zu den Lepidophyten gehört, so scheint er doch auf eine enge Verwandtschaft derselben mit den Coniferen hinzudeuten.

In Fig. 138 bildet ZEILLER a. a. O. S. 198 einen Theil des Zapfens von *Sigillariostrobus Tieghemi* ab, dessen locker stehende Sporophylle mit ihrem keilförmigen Nagel und ihrer spitzen Spreite denen mancher Cycadaceen auffallend ähnlich sind. Sie sind indessen angeblich nicht unterseits, sondern auf der Oberseite fertil und zwar stehen auf derselben zahlreiche kleine, kugelige, bis 2 mm dicke, oberseits mit dreistrahligem Spalt versehene Gebilde, die man für Makrosporen gehalten hat. Bei dieser Deutung bleibt es indessen höchst räthselhaft, weshalb die Sporangienwand spurlos geschwunden ist, die hierdurch frei gewordenen Sporen aber trotzdem in ziemlich regelmässiger Anordnung auf dem Sporophyll liegen geblieben sind. Sollte es sich hier nicht vielmehr um dreifächerige oder auch durch Schwinden der Scheidewände einfächerig gewordene Synangien handeln, ähnlich denen von Marattiaceen, Psilotaceen und Cycadaceen? Die Sigillariaceen würden sich dann in dieser Hinsicht sowohl wie auch durch ihre ärmere oder völlig fehlende Verzweigung den Lepidodendraceen und Equisetalen gegenüber als ursprünglichere, den Marattiaceen noch näher stehende Typen zu erkennen geben, während im Bau des Holzkörpers die Lepidodendraceen und *Pleuromeia* eine tiefere Stufe einnehmen, als die Sigillariaceen. Durch ihren zentralen Holzkörper nähern sie sich nämlich noch sehr den älteren Farnen, wie *Hymenophyllum*, *Gleichenia*, *Lygodium*, *Schizaea*, *Mesoneuron*, *Solenochlaena*, *Asterochlaena*, *Asteropteris* u. s. w. (ENGL. PR. I, 4, S. 44, 474 u. 510), sowie den ältesten Equisetalen, nämlich den Protocalamariaceen und den Sphenophyllaceen. Bei den Sigillariaceen hingegen findet sich bereits ein mächtiger Markkörper, wie bei den jüngeren Baumfarnen und Equisetalen, den Marattiaceen und den Gymno-

spermen. Demnach werden wir wahrscheinlich die *Lepidodendraceen*, *Favularia* und *Clathraria* neben einander von *favularia*-artigen Formen mit Blüten wie *Sigillariostrobus* und zentralem, marklosem Gefässbündel ableiten müssen. Aus *Favularia* haben sich dann weiter durch immer innigeres Verschmelzen der Blattfüsse mit der Stammrinde *Bothrodendron* und die *Sigillariaceen* mit Tesselaten-, Rhytidolepen-, *Polle-riana*- und *Leiodermen*-skulptur entwickelt. Es stimmt diese morphogenetische Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse zwar nicht ganz mit POTONIE'S hauptsächlich auf das relative geologische Auftreten der einzelnen Formen gegründetem Stammbaum überein (ENGL. PR. I, 4, S. 753), doch dürfen wir nicht vergessen, dass ja die dürftigen auf uns überkommenen Reste durchaus kein richtiges Bild von der wirklichen, stammesgeschichtlichen Aufeinanderfolge geben können, zumal wenn es sich um Kryptogamen handelt, von denen neben einfachen, *hymenophyllum*-artigen Farnen auch mächtige Baumfarne, Equisetalen und *Lepidophyten* bereits im Devon und Kulm vorhanden sind. Die Vorfahrenreihe dieser schon sehr hoch stehenden Archegoniaten ist uns also nicht in den Originaltypen erhalten geblieben, sondern höchstens in weniger abgeänderten Abkömmlingen der letzteren.

Durch ihre treppen- oder netzförmig verdickten Tracheiden weichen die *Lepidophyten* von den Coniferen ab und stimmen darin noch mit den Farnen und *Cycadaceen* überein.

Hauptsächlich auf Grund habitueller Aehnlichkeiten glaubt POTONIE in ENGL. PR. I, 4 S. 752—3 *Isoëtes* durch Vermittelung von *Pleuromeia* von den *Sigillariaceen* ableiten zu können. Nach ihren nicht mit der Rinde verschmelzenden, sondern sich allmählich ablösenden Blattfüssen <sup>1)</sup> steht diese Gattung jedoch den ältesten Formen der Gruppe noch sehr nahe. Durch ihre Zwitterblüthen, in denen im Gegensatz zu den Angiospermen die männlichen Sporophylle über den weiblichen stehen, sowie in der Form und Stellung des Sporangiums (oder Synangiums?) stimmt *Isoëtes* mit *Lepidostrobus*, in der Form des Indusiums auch ziemlich mit *Lepidocarpum* überein. Auch durch ihr in der Rinde stattfindendes Dickenwachsthum und das Vorkommen von Sekundärholz (ENGL. PR. I, 4 S. 722), sowie durch ihre langen, pfriemlichen, einnervigen, mit Lignula versehenen Blätter schliesst sich *Isoëtes* gut an die *Lepidodendraceen* und man wird sie vielleicht besser von diesen als von den im Bau des Holzkörpers und der Sporophylle abweichenden *Sigillariaceen* ableiten. Auch die zuweilen noch sehr geringen Formverschiedenheiten zwischen Sporophyll und Trophophyll deuten, wie auch bei *Lycopodium*, auf ein verhältnismässig hohes Alter der Gattung. Die ersten Anfänge des Integumentes von *Lepidocarpum* und *Isoëtes* finden sich bereits bei der

<sup>1)</sup> Ann. of bot. XIV (1900) Taf. 24 Fig. 28.

Marattiacee *Danaea*. Im Gegensatz zu *Selaginella* und *Lepidocarpum* enthält das Makrosporangium von *Isoëtes* mehr als vier Sporen und auch die sogenannten „Trabeculae“ scheinen darauf hinzudeuten, dass wir es hier möglicher Weise nicht mit einem einfachen, sekundär gefächerten Sporangium, sondern mit einem Syngangium gleich denen von *Danaea* zu thun haben. Die Bewurzelung der Stigmarien, d. h. der für die Lepidophyten, *Pleuromeia*, *Isoëtes* und die Psilotaceen charakteristischen Wurzelstöcke, ist ähnlich wie bei vielen Ranunculaceen und Monokotylen, und die Wurzelnarben wurden auch von POTONIE in ENGL. PR. I, 4 S. 741 bereits mit denen der Wurzelstöcke von Nymphaeaceen verglichen. Die noch mit zahlreichen Wimpern versehenen Spermatozoïden von *Isoëtes* gleichen einigermaßen denen der Equisetaceen und Gymnospermen; ähnlich mögen also wohl auch diejenigen der übrigen Lepidophyten ausgesehen haben. Auch lassen sich vielleicht die vier Haute der Makrospore mit denen der Equiseten-spore vergleichen (ENGL. PR. I, 4, S. 534—5 u. S. 758).

Mit *Isoëtes* durften die ubrigen lebenden Lycopodialen kaum naher verwandt sein; sie unterscheiden sich ausnahmslos durch eine andere Stellung und Form der Sporangien, die Lycopodiaceen und *Selaginella* auch durch ihre nur noch mit zwei Cilien ausgerusteten Spermatozoïden. Auch sie stehen offenbar den altesten Formen der Lycopodialen noch sehr nahe, haben sich aber in anderer Richtung, wie *Isoëtes*, entwickelt. Auch bei ihnen sind haufig die Sporophylle noch nicht wesentlich von den Trophophyllen verschieden, auch bei ihnen das Gefassbundel meist noch zentral; echte, nach dem Abfallen der Spreite zuruckbleibende Blattfusse kommen hier nicht vor, wengleich freilich auch bei manchen Lycopodien die Blatter schon in ahnlicher Weise am Stengel herablaufen, wie bei den Equisetalen und gewissen Coniferen (vgl. ENGL. PR. I, 4 Fig 349 u. 368; II, 1 Fig. 15 u. 52—65).

Die alteste der drei Gruppen sind offenbar die Psilotaceen. Bei ihnen finden wir noch stigmarien-artige Wurzelstocke, zwei- bis dreifacherige Marattiaceen-syngangien, nur einerlei Sporen, gabelspaltige, an die fossilen Salisburieen und die Laubblatter der alteren Equisetalen erinnernde Sporophylle, bei ihnen und *Lycopodium* noch die wiederholt gabelig verzweigte Lepidodendraceen-tracht.

Im Gegensatz zu allen ubrigen Lycopodialen steht bei den Lycopodiaceen und *Selaginella* das Sporangium quer, sodass man es sich fast aus zweien verschmolzen denken konnte. Dem widerspricht jedoch die Thatsache, dass das Makrosporangium von *Selaginella* gleich demjenigen von *Lepidocarpum* nur vier Sporen enthalt<sup>1)</sup>. Die Sporen

<sup>1)</sup> SCOTT a. a. O. S. 715; ENGL. PR. I, 4 S. 626; GOBEL in Flora LXXXVIII (1901) S. 207—222.

von *Lycopodium* und die Makrosporen von *Selaginella* und *Lepidostrobus* öffnen sich durch einen dreistrahligen Spalt, gleich denen von *Isoëtes*, *Botrychium*, *Osmunda*, *Salvinia*, *Azolla* und überhaupt den meisten leptosporangiaten Farnen, sowie *Sphagnum* (ENGL. PR. I, 4 Fig. 430, 466, 258 B, 203, 212 B, 213; I, 3 Fig. 79), diejenigen von *Psilotum* durch einen Längsspalt, gleich denen von *Polypodium vulgare* (I, 4 Fig. 382 u. 10).

Sind die Gebilde auf dem Sporophyll von *Sigillariostrobus* wirklich trisporangiate Synangien und keine Sporen, dann könnte man sich fast verleiten lassen, die Psilotaceen von den Sigillariaceen abzuleiten. Dem widerspricht jedoch das Fehlen echter Blattfüsse und das zentrale Gefässbündel, und zumal durch ihre gleichartigen Sporen stehen die Psilotaceen und Lycopodiaceen hinter den bereits heterosporen Lepidophyten zurück. Demnach wird man also die lebenden Lycopodialen wohl besser mit POTONIE als Seitenlinie neben den Lepidodendraceen unmittelbar auf unbekannte Urlycopodialen zurückführen. Gegenüber *Psilotum* sind *Lycopodium* und *Selaginella* insofern weiter vorgeschritten, als bei ihnen nur noch ein Sporangium und zwar wahrscheinlich das vordere erhalten geblieben ist. Einen weiteren Fortschritt macht *Selaginella* durch ihren Uebergang zur Heterosporie; auch zeichnet sie sich vor den Psilotaceen und Lycopodiaceen aus durch das Vorhandensein der auch für *Isoëtes* und die Lepidophyten charakteristischen Ligula. Somit kann man sich die Psilotaceen, Lycopodiaceen und Selaginellaceen als eine fortlaufende Entwicklungsreihe vorstellen, die sich aus favularien-artigen, aber noch mit zentralem Gefässbündel und getrennten, abfallenden Blattpolstern versehenen, auf jedem Sporophyll noch zahlreiche Sporangien tragenden, isosporen Lepidophyten entwickelt hat. Das Fehlen echter Blattfüsse ist wohl etwas sekundäres und beruht zum Theil auf Verschmelzung derselben mit der Rinde der Zweige, zum Theil vielleicht auch auf völligem Schwinden derselben in Folge der hochgradigen Reduktion des ganzen Vegetationskörpers. Auch die den Psilotaceen und Lycopodiaceen fehlende Ligula mag vielleicht bei ihren Vorfahren noch vorhanden gewesen und erst sekundär wieder verloren gegangen sein.

Die Lycopodialen sind das Endglied einer Entwicklungsreihe, aus dem sich keine weiteren Strobiliferen-gruppen entwickelt haben. Um also die Stammeltern der Angiospermen zu finden, müssen wir nochmals auf die Cycadaceen zurückkommen. Unmittelbar von ihnen glaubte ich bisher die Magnoliaceen ableiten zu können, aus denen sämtliche übrigen Angiospermen ihren Ursprung genommen haben, doch giebt es eine Gymnospermenfamilie, die den Magnoliaceen noch um ein gutes Stück näher steht, ein äusserst wichtiges Zwischenglied

zwischen den Cycadaceen und den Magnoliaceen, ich meine die Bennettitaceen.<sup>1)</sup>

An der nahen Verwandtschaft der letzteren mit den Cycadaceen dürfte wohl kaum irgend Jemand ernsthaft zweifeln, ja von ZEILLER (S. 245) werden sie sogar als blosse Unterabtheilung der Cycadaceen betrachtet. Andererseits wird man aber auch durch einen Blick auf ZEILLER's Abbildung des NATHORST'schen Exemplars von *Anomozamites minor* BRONGN. (Fig. 167) sofort auf das Lebhafteste an die Magnoliaceen erinnert. Die schmalen, linealischen, abgestutzt fiederlappigen Blätter haben zwar noch die parallelfiederige, einfach gegabelte Nervatur gewisser Cycadaceen (ENGL. PR. II, 1 Fig. 2 C u. D). Dagegen ist die Verzweigung bereits eine viel reichlichere, als bei letzteren; die Zweige sind bereits viel schlanker und zumal die terminal in den Zweigabeln<sup>2)</sup> stehenden, aus einem keulenförmigen, von zahlreichen lineal-lanzettlichen Hüllblättern eingeschlossenen Kolben bestehenden Blüten haben in Form und Stellung eine überraschende Aehnlichkeit mit denen von *Magnolia* selbst und anderen Magnolien. Von denen des genannten Fossils unterscheiden sich die Verzweungsverhältnisse der meisten Magnolien nur dadurch, dass sich, bei den winterharten Formen des Hamburgischen Botanischen Gartens wenigstens, die beiden Gabelzweige erst nach der Blüthe, während der Fruchtbildung, entwickeln, und dass sich zwischen ihnen und der Frucht keine eigentlichen Laubblätter mehr befinden. Die Verzweigung geschieht also aus den Achseln der beiden obersten Laubblätter. Es ist das offenbar eine Anpassung an den Wechsel der Jahreszeiten, der bei diesen alten, schwerfälligen, ihre grossen Früchte noch verhältnismässig langsam reifenden Formen nach Ueberstehung der winterlichen Ruheperiode die sofortige Entwicklung der Blüten erforderlich machte. Demgegenüber war *Anomozamites* offenbar noch ein immergrüner Bewohner eines gleichmässig feuchtwarmen Tropenklimas. Nach ZEILLER haben seine Blüten den Bau derer von *Williamsonia*, und *Anomozamites* gehört demnach zweifellos zu den Bennettitaceen. Von *Bennettites* selbst (ZEILLER Fig. 172) unterscheidet sich *Williamsonia* hauptsächlich nur durch ihre gestreckte, kolbige Blütenachse; in den übrigen Einzelheiten scheint sie vollkommen mit *Bennettites* übereinzustimmen, doch ist es nur bei letzterem an geeigneten Exemplaren geglückt, dieselben einigermaßen klar zu legen. Auch bei *Bennettites* findet sich eine aus zahlreichen langen Blättern gebildete Blütenhülle, welche den inneren Theilen eng angeschmiegt ist, und wenn

<sup>1)</sup> Vgl. POTONIÉ in ENGL. PR. I, 4 S. 474, Nachtrag (1897) S. 14—17, Ergänzungsheft I (1900) S. 1; WORSDELL in Ann. of bot. XIV (1900) S. 717—21; ZEILLER a. a. O. S. 237—46.

<sup>2)</sup> Diese gabelige Verzweigung erinnert auch stark an *Terminalia Catappa*.



sie hier auch thatsächlich vielleicht noch Vorblattnatur haben mag, so ist sie doch ohne Zweifel der Vorläufer des Perigons der Magnoliaceen. Auf der hier schon sehr verkürzten, breit knopfförmig gewölbten Blütenachse stehen dicht gedrängt und in ihrer Gesamtheit einen ellipsoidischen, klein gefelderten Körper bildend, die weiblichen Organe, ganz ähnlich, wie bei vielen Anonaceen, im Einzelnen aber von denen der Magnoliaceen und Anonaceen noch sehr verschieden. Die Samen oder Samenanlagen stehen nämlich einzeln oder seltener zu zweien auf langen, dünnen Stielen und ein jeder ist umgeben von einer Anzahl eng an einander schliessender, am Ende keulig verdickter, abgestutzter, nur eine kleine mikropyleartige Oeffnung zwischen sich lassender, paraphysenartiger Gebilde. Man hat bisher diese zweierlei Gebilde, die Samenträger und die Paraphysen, in der verschiedensten Weise zu deuten gesucht. Der Wahrheit am nächsten kommt wohl die Ansicht, dass beides, in Homologie mit der Cycadeen- und Magnoliaceen-blüthe, Blattorgane seien, und zwar möchte ich nach dem, was uns oben auf S. 9—17 die Fruchtschuppe der Coniferen und zumal diejenige von *Cryptomeria* gelehrt hat, glauben, dass eine der Paraphysen vielleicht die Endfieder, die übrigen aber sterile Seitenfedern und der Samenträger eine fertile Funikularfieder des Fruchtblattes seien. Man braucht sich nämlich nur vorzustellen, dass bei *Cryptomeria* nur eine der Seitenfedern des Fruchtblattes fertil ist und den Samen scheidelständig statt auf der morphogenetischen Unterseite trägt, und dass sich der Mittel- und sämtliche sterilen Seitenlappen des Fruchtblattes am Scheitel schildförmig abflachen, so gelangt man von *Cryptomeria* ohne viele Schwierigkeiten zu den eigenartigen Bauverhältnissen der Bennettitaceen-blüthe. Sehr lehrreich ist ferner ein Vergleich der holzigen Frucht von *Manglietia glauca* BL. (Mus. Hamburg.). Auch in dieser springen die aufgesprungenen Fruchtblätter in Folge des gegenseitigen Druckes in eine Anzahl scharfe Längskanten vor und endigen in je ein eckiges, breit V-förmiges, abgeflachtes Schild. Denkt man sich nun von jedem Fruchtblatt eine Anzahl Fiederlappen abgespalten, so hat man genau dieselben Verhältnisse, wie bei den Bennettitaceen, nur ist bei den Magnolieen der Funikulus weit kürzer und verlängert sich erst durch Abrollen des Rhapheebündels (ENGL. PR. III, 2 S. 15, Fig. 14). Zumal durch den dichten, grauen Haarfilz der Fruchtblätter erinnern auch die holzigen Zapfen von *Magnolia grandiflora* L. sehr an diejenigen von Cycadeen. Im Gegensatz zu *Anomozamites* sitzen die Blüten bei *Bennettites* am Stamm, von einem Kranze kleiner Blätter umgeben (ZEILLER Fig. 169), ganz ähnlich, wie bei den Sigillariaceen und manchen Lepidodendraceen (ENGL. PR. I, 4 S. 735, 738, 752 u. Fig. 428). Gleich den Cycadaceen haben auch die Bennettitaceen nur zwei Keimblätter.

Wenn der letzteren Familie die bei den Marattiaceen, Cycadaceen und Magnoliaceen vorkommende scheidenartige Verbreiterung des Blattstieles fehlt, so beruht das wohl darauf, dass überhaupt das ganze Blatt ziemlich reduziert ist.

Als weitere Stütze meiner Ansicht, dass die Polycarpicae die älteste, ursprünglichste Gruppe der Angiospermen sind, sei hier auch noch die Thatsache erwähnt, dass die Blütenstaubkörner bei den Magnoliaceen, *Anona* und *Calycanthus* (ENGL. PR. III, 2 S. 14, 27 u. 92) nur eine Keimpore haben, gleich denen der Cycadaceen und den Sporen der meisten Pteridophyten, während sonst bei den Dikotylen ellipsoide, mit drei Längsfalten versehene Pollenkörner, RADLKOFER's „Dosenpollen“, vorherrschen. Auch die grossen Samen vieler Polycarpicae und ihnen nahe stehender Formen, wie z. B. *Anona*, *Paeonia*, Sapotaceen, Ebenaceen, Leguminosen, Sapindaceen (einschliessl. Hippocastaneen) u. s. w., erinnern durch ihre grosse Ansatzfläche und ihre harte, glatte, glänzende, braune oder schwarze Schale noch sehr an diejenigen der Cycadaceen und Taxaceen, und zumal diejenigen von *Myristica fragrans* sind denen der Cycadaceen trotz der abweichenden Zahl der Integumente noch ziemlich ähnlich.

Erinnert die parallele Nervatur des Blattes von *Gingko* einigermaßen an die Monokotylen, so kann hier doch nicht von einer Verwandtschaft die Rede sein. Die Monokotylen stammen nicht unmittelbar von Gymnospermen oder gar Pteridophyten ab, sondern nur durch Vermittelung der Polycarpicae. Erst aus dem fiedernervigen Blatte der Magnoliaceen ist das Monokotylenblatt sekundär durch Zusammendrängung der Seitennerven nach dem Blattgrunde hin entstanden, wie es sich zumal in der Gattung *Ranunculus* sehr schön verfolgen lässt. Auch die Magnoliacee *Tetracentron* und die Hamamelidacee *Cercidiphyllum* haben bereits deutliche Monokotylenervatur. Amerikaner haben in letzter Zeit wiederholt die Nymphaeaceen zu den Monokotylen überführen wollen.<sup>1)</sup> Eine Verwandtschaft ist zweifellos vorhanden, nur muss sie anders gedeutet werden: Die Nymphaeaceen gehören nicht zu den Monokotylen, vielmehr sind die letzteren, wie ich am Schlusse meiner vorjährigen Abhandlung über die Tubifloren und Ebenalen (S. 97—100) darlegte, in der Nähe der Nymphaeaceen, Ceratophyllaceen und Ranunculaceen aus Polycarpicae entstanden.<sup>2)</sup> Nach KIRCHNER's Flora von Stuttgart

<sup>1)</sup> LYON in *Minnesota Bot. Stud.*, ser. 2, part V (20. VII. 1901) S. 643—651 Taf. 48—50; COOK in *Bot. Centralbl.* XC (1902) S. 6.

<sup>2)</sup> Ueber die Beziehungen zwischen Mono- und Dikotylen und die Keimblätter der Nymphaeaceen vgl. auch CH. E. BESSEY in *Bot. Gaz.* XXIV (1897) S. 145—77; F. GIDON in *Bot. Centr.* LXXXIX (1902) S. 115; CAMPBELL ebenda S. 251; LEAVITT ebenda S. 263; CONARD ebenda S. 682; POTONIE in *Naturw. Wochenschr.* XVII (1902) S. 457—63 u. 510.

(1888) S. 269 ist auch bei *Ficaria* bereits eines der beiden Keimblätter verkümmert und diese wird man deshalb doch gewiss nicht zu den Monokotylen versetzen wollen, ebenso wenig, wie *Corydalis*. Gleich den Butomaceen und Alismaceen besitzen auch die Nymphaeaceen Milchsaftorgane. Im Bau der Blüthe, in der verlängerten Fruchtspindel und den einsamigen, lang geschnäbelten Theilfrüchten erinnert die Alismaceengattung *Ranalisma* STAPF in HOOK. Ic. XXVII (1900) Taf. 2652 stark an *Adonis*- und *Ranunculus*-arten. In Fruchtknoten und Narben gleicht *Tulipa* in hohem Grade der Papaveracee *Dendromecon* (ENGL. PR. III, 2 Fig. 86). In der Pollenbildung hat GUIGNARD eine gewisse Uebereinstimmung zwischen *Magnolia* und den Monokotylen gefunden.<sup>1)</sup> Gegenüber CAMPBELL und BALFOUR betont ferner POTONIÉ in der Nat. Wochenschr. XVII (1902) S. 459 u. 463, dass der einfache Gefässzylinder der meisten Dikotylen ein älterer Typus ist, als die zahlreichen konzentrischen Gefässbündelringe der Monokotylen. Es lässt sich das auch schon aus POTONIÉ's Perikaulomtheorie recht gut verstehen. Erst mit der immer mehr fortschreitenden Perikaulombildung, d. h. der Verwachsung der Blattstielbasen mit der Abstammungsachse, hat sich aus dem bis zu den Baumfarne, *Lycopodiales*, *Equisetales* und *Gymnospermen* des Palaeozoïcums zurückreichenden Dikotylientypus der Monokotylientypus entwickelt, daher wir denn auch bei letzterem auf dem Querschnitt eine weit grössere Zahl von Blattspuren vorfinden, als bei ersterem, in welchem sich die Blattspuren im Stamme oft nur längs eines einzigen Stengelgliedes verfolgen lassen. Eine ganze Anzahl weiterer Vergleichspunkte zwischen Mono- und Dikotylen zählt POTONIÉ auf in seinem soeben (S. 97 Anm. 2) erwähnten Sammelreferat.

Bei dieser Gelegenheit mag auch eine ungenügend durchdachte Bemerkung ihre Berichtigung finden, die mir auf S. 98 meiner Abhandlung über die Tubifloren und Ebenalen mit untergelaufen ist. Wenn sich die Polycarpicae sowohl als auch die Monokotylen durch einen ungemainen Reichthum an Wasserformen auszeichnen, so mag derselbe sich allerdings aus einer Zeit vererbt haben, in welcher die Scheidung zwischen Wasser und Land noch nicht so weit vorgeschritten war, als heutzutage. Dagegen bin ich entschieden zu weit gegangen, wenn ich die Entstehung der Monokotylen aus Polycarpicae in eine Zeit zurückverlegte, zu welcher sich „in dem Urmeere eben erst feste Kontinente zu bilden begannen.“ Denn wenn im Devon, im Kulm und in der Steinkohlenzeit, als von echten Angiospermen, abgesehen von analogen Bildungen, wie es z. B. die Fruchtkapsel der Hydropteriden ist, noch nicht die geringsten Anfänge vorhanden waren, wenn also im älteren Palaeozoïcum bereits so hoch entwickelte Formen, wie die Baumfarne, Schuppen- und

<sup>1)</sup> GUIGNARD im Bot. Centr. LXXIX (1899) S. 95—96.

Siegelbäume, Calamiten und Gymnospermen, vorhanden waren, dann muss es zu jener Zeit auch schon zusammenhängende Landmassen gegeben haben.

In seinem Aufsatz über die Eintheilung der Zweikeimblättrler scheint übrigens HÖCK meine Anwendung des Ausdruckes Polycarpicae missverstanden zu haben<sup>1)</sup>. Es liegt mir vollständig fern, unter Polycarpicae eine grössere Klasse zu verstehen, zu welcher eine andere Klasse der Syncarpicae den Gegensatz bildet. Vielmehr fallen die Polycarpicae meiner Auffassung durchaus zusammen mit den Ranalen; sie sind also weiter nichts als eine Ordnung, die den zahlreichen übrigen Ordnungen der Dikotylen und Monokotylen ungefähr gleichwerthig ist, für die aber die Bezeichnung Polycarpicae insofern sehr treffend ist, weil sich die meisten Angehörigen dieser Ordnung von den meisten, aber bei weitem nicht allen übrigen Dikotylen (man vergl. z. B. die Sterculieen, Connaraceen, Leguminosen, Spiraeen und Potentilleen, Saxifrageen, Crassulaceen u. s. w.) durch noch getrennte Fruchtblätter unterscheiden. Ueberhaupt giebt sich HÖCK offenbar einer grossen, noch aus vordarwinistischer Zeit vererbten Täuschung hin, wenn er glaubt, ein natürliches System mit durchgreifenden Unterscheidungsmerkmalen der einzelnen Gruppen finden zu können. Das Wesen eines natürlichen Systems besteht gerade darin, dass es die natürliche Verwandtschaft, die allmähliche, meist noch in der Ontogenie und in Uebergangsformen erhalten gebliebene Entwicklung in Form eines Stammbaumes zum Ausdruck bringt. Alle in der bisher üblich gewesenen linearen Anordnung dargestellten und durchaus auf eine scharfe, durchgreifende Unterscheidung einzelner Gruppen kaprizierten Systeme, auch die sogen. natürlichen Systeme, konnten daher nur einen mehr oder weniger künstlichen Charakter tragen, zumal bezüglich der jüngeren, höheren Pflanzenklassen, in welchen die das Halbe und Minderwerthige vernichtende Selektion wohl nur verhältnismässig selten schon so scharf umschriebene Gruppen, wie es z. B. die palaeozoischen Trilobiten sind, herausgemisselt hat. Wenn also ENGLER in den gesperrt gedruckten Sätzen auf S. 364 u. 365 des Nachtrages von 1897 zu den Natürl. Pflanzenfamilien die durch ihn theils übernommenen, theils neu aufgestellten Gruppen als selbstständige, scharf getrennte, nicht mit einander in genetischem Zusammenhang stehende Reihen hinstellt, so drückt er damit seinem System selbst den Stempel des Künstlichen, Unnatürlichen auf<sup>2)</sup>. Was im Besonderen die Polykarpie der Ranalen anlangt, so ist auch sie kein durchgreifendes

<sup>1)</sup> Natur und Schule I, 3 (B. G. TEUBNER 1902) S. 139 Anm. 1.

<sup>2)</sup> Vgl. auch die Einleitung zu meinem kleinen Aufsatz „Ueber eine Zwischenform zwischen Apfel und Pflaume“, in den Verh. naturw. Vereins Hamburg. 3. Folge, X (1903).

Unterscheidungsmerkmal, sondern lediglich eine niedrigere Entwicklungsstufe, die sich naturgemäss in den ursprünglichsten Ordnungen der Angiospermen, nämlich bei den Ranalen und den Helobien, also den polykarpischen Di- und Monokotylen, noch am häufigsten erhalten hat.

Ein zweiter äusserst wichtiger Punkt, durch welchen das Wesen des natürlichen Systems mit bestimmt wird, ist die Art und Weise, die Summe von Hilfsmitteln, durch welche man zu einem solchen System gelangt. Das einzig denkbare natürliche System, der natürliche Stammbaum, wird sich nur dadurch der thatsächlich stattgehabten stammesgeschichtlichen Entwicklung mehr oder weniger nahe kommend rekonstruieren lassen, dass der Systematiker, mit einer möglichst umfangreichen und gründlichen Formenkenntnis ausgerüstet, sich möglichst auf alle übrigen Zweige der botanischen Wissenschaft und verwandter Wissensgebiete stützt und die Einheiten, die er in ein System zu bringen hat, möglichst in jeder Richtung mit einander vergleicht. Dem Umstande, dass es theils noch an den für eine solche einigermaßen erschöpfende vergleichende Betrachtungsweise unumgänglich nothwendigen Einzelbeobachtungen gebricht, theils aber selbst da, wo schon ausreichende Spezialuntersuchungen vorliegen, diese universelle Richtung der Systematik noch zu wenig zur Geltung kommt, haben wir es hauptsächlich zuzuschreiben, dass wir heutzutage von einer phylogenetischen, die Pflanzen nach ihrer natürlichen Verwandtschaft anordnenden Systematik noch weit entfernt sind.

So soll einmal in Buitenzorg die Aeusserung gefallen sein, solche entwicklungsgeschichtlichen und embryologischen Studien, wie sie TREUB über die Casuarinen und wie sie VAN TIEGHEM über die verschiedensten Gruppen der Angiospermen geliefert hat, das erst wäre die wahre und echte Systematik. Nun, das Schicksal von TREUB's Klasse der Chalazogamen und von VAN TIEGHEM's System spricht nicht gerade für die Richtigkeit dieses Ausspruches. Durch Entdeckung eines neuen und thatsächlich höchst eigenartigen Befruchtungsvorganges bei *Casuarina* hatte TREUB sich verleiten lassen, diese Gattung zum Vertreter einer eigenen Klasse der Chalazogamen zu erheben. Durch diese an sich bedeutsame Entdeckung zu weiteren Untersuchungen angeregt, zeigten andere Forscher aber bald, dass die Chalazogamie eine auch in anderen Familien der Kätzchenblüthler vorkommende Erscheinung ist, dass sie kein ursprünglicher, sondern ein sekundärer, abgeleiteter Vorgang ist, ja dass sie, wie MURBECK sich ausdrückt, überhaupt nur als eine allgemeiner verbreitete „physiologische Eigenthümlichkeit zu bezeichnen ist, welcher vom phylogenetischen Standpunkte aus keine Bedeutung beizulegen ist.“<sup>1)</sup> An anderer Stelle denke ich zeigen zu können, dass die Casuarineen

<sup>1)</sup> Siehe auch H. HALLIER, Tubifloren und Ebenalen (1901) S. 86—87.



nicht einmal als selbstständige Familie weiterbestehen können, sondern vielmehr, hauptsächlich durch Vermittelung der eigenartigen Gattung *Myrothamnus*, auf's Engste mit den Altingieen, einer Abtheilung der Hamamelidaceen, verknüpft sind.

Nicht viel anders dürfte es wohl dem VAN TIEGHEM'schen System der Angiospermen ergehen, an welches eigentlich, obgleich man ihm aus persönlicher Rücksichtnahme noch vielfach eine milde Beurtheilung angedeihen lässt, schon jetzt kein ernsthafter Forscher mehr glaubt.<sup>1)</sup> Einseitig und fast ausschliesslich auf den Bau der Wurzeln, die Zahl der Integumente und die sonstige Beschaffenheit der Samenanlagen gegründet, hat dieses System zu einer Annäherung der Nymphaeaceen, also eines uralten Uebergangsgliedes zwischen den Polycarpicae und den Helobien, an die Gramineen, ein weit vorgeschrittenes Reduktionsprodukt der Liliaceen, geführt, zu ähnlichen Ungereimtheiten also, wie LINNÉ's schematisches und künstliches Zahlensystem<sup>1)</sup>, in welchem z. B. die Gattung *Salvia* weit von ihren natürlichen Blutsverwandten hinweggerissen wird.

Mögen VAN TIEGHEM's ontogenetische Studien immerhin ebenso anregend und befruchtend auf die Embryologie und Entwicklungslehre eingewirkt haben, wie TREUB's Entdeckungen an *Casuarina*; in der einseitigen und schematischen Art und Weise, wie sie von VAN TIEGHEM verwendet werden, können sie nur zu einem System führen, welches hinter LINNÉ's Zahlensystem in Bezug auf Unnatürlichkeit und Schematismus in keiner Weise zurückbleibt. In sich selbst überhebender „splendid isolation“ herausgelöst aus dem Verbande der übrigen Zweige der Botanik wird auch die Befruchtungslehre und Embryologie keineswegs mehr zur Erkenntnis des natürlichen Stammbaums der Pflanzen beitragen, als die ältere, rein morphologische Systematik, ja fast möchte ich nach den Ergebnissen der vorliegenden Abhandlung sogar glauben, dass ein sich vorwiegend auf die Morphologie und Anatomie stützender Systematiker immer noch mehr erreichen wird, als der reine Embryologe. Nur dadurch, dass der letztere mit dem Systematiker Hand in Hand geht, oder, noch besser, dadurch, dass der Systematiker von Fach, der ja in erster Linie dazu berufen sein sollte, in seiner Fachwissenschaft eine erspriessliche und erfolgreiche Thätigkeit zu entfalten, und von dem der Florist und der reine Deskriptor wohl zu unterscheiden sind, die die bestehenden Systeme kritiklos als unantastbares Heiligthum hinnehmen und sich lediglich darauf beschränken müssen, neu eingehendes Material mit Hilfe der vorhandenen Bestimmungsschlüssel mechanisch in das vorliegende System einzureihen. — nur dadurch also, dass die theoretische Systematik möglichst mit allen übrigen Zweigen

<sup>1)</sup> Vgl. auch POTONIÉ in Naturw. Wochenschr. XVII (1902) S. 461.

der Botanik Fühlung hält und sie sich möglichst alle nutzbar zu machen sucht, indem sie die Pflanzen möglichst in jeder Hinsicht mit einander vergleicht, wird man zu einem natürlichen System gelangen können. Solange aber der Embryologe nicht für eine solche einzig und allein Erfolg versprechende und zeitgemässere universelle Richtung der Systematik, wie ich sie in der Einleitung zu meiner vorjährigen Abhandlung über den Stammbaum der Blütenpflanzen skizziert habe<sup>1)</sup>, gewonnen werden kann, wird er immer und immer wieder vergeblich bei den angeblich zu den Gymnospermen gehörenden Gnetaceen, die nach ihrem gefässhaltigen Dikotylenholz, ihren hoch entwickelten Blütenständen, ihren stark reduzierten Blüten u. s. w. zweifellos zu den Dikotylen gehören, nach Anschlüssen an die Pteridophyten, Cycadaceen und Coniferen, vergeblich, durch den Vergleich inkomparabler Dinge, wie es Amentaceen-blütenstände und Coniferen-blüten sind, irre geführt, bei den im Blütenstande ebenfalls schon hoch entwickelten, in der einzelnen Blüte aber schon stark reduzierten Kätzchenblütlern nach Anschlüssen an die noch verhältnismässig einfach gebauten Gymnospermen suchen. Mit mehr Aussicht auf Erfolg wird, nachdem ihm der vergleichende Morphologe den Weg gewiesen, gewiss auch der Embryologe bei *Liriodendron* und *Magnolia*, die ja in Europa, Nordamerika und Japan für entwicklungsgeschichtliche Studien reichliches Material zu liefern im Stande sind, nach Anschlüssen der Angiospermen an die Gymnospermen suchen, noch besser aber bei den Schizandreen und am erfolgreichsten vielleicht bei denjenigen Illiciengattungen, die sich durch ihr gefässloses Holz an die Coniferen anschliessen und zu denen auch *Tetracentron*<sup>2)</sup> und *Trochodendron* gehören, während ausser *Cercidiphyllum* und *Eucommia*<sup>3)</sup> auch *Euptelea* schon besser zu den Hamamelidaceen gerechnet wird. Die Entwicklungsgeschichte von *Gnetum* und *Welwitschia* aber wird man noch genauer, als es oben auf S. 10—12 geschehen konnte, mit derjenigen der Loranthaceen und Santalaceen zu vergleichen haben.

Ist es uns in den obigen Ausführungen einigermaassen geglückt, die stammesgeschichtliche Entwicklung der Archegoniaten von den Algen an bis hinauf zu den Dikotylen und Monokotylen in ununterbrochenem Zusammenhange zu verfolgen, so mögen nunmehr die Ergebnisse dieser unserer vergleichenden Betrachtungen in dem auf S. 106 u. 107 folgenden natürlichen Stammbaum ihren kurzen, zusammenfassenden Ausdruck finden. Dabei hebe ich indessen ausdrücklich hervor, dass auch hier die Bezeichnung „natürlicher

<sup>1)</sup> Vgl. auch POTOXIE a. a. O. (1902) S. 461.

<sup>2)</sup> Siehe HARMS in Ber. deutsch. bot. Ges. XV (1897), S. 350—60.

<sup>3)</sup> Siehe H. SOLEREDER, Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Cercidiphyllum* S. et Z., mit Berücksichtigung der Gattung *Eucommia* OLIV. — Ber. deutsch. bot. Ges. XVII (1899) S. 387—406, Taf. 28.

Stammbaum“ selbstverständlich, wie POTONIÉ in der Natnrw. Wochenschrift XVII (1902) S. 461 mit Bezug auf die bisherigen „natürlichen“ Systeme sagt, „cum grano salis“ zu nehmen ist. In den Einzelheiten dieses Stammbaumes werden weitere Spezialuntersuchungen zumal bei den mir weniger vertrauten Algen, Bryophyten und Pteridophyten zweifellos noch mancherlei Aenderungen nöthig machen. Immerhin darf ich mich vielleicht der Hoffnung hingeben, dass dieser Stammbaum wenigstens ein ungefähres Bild von dem stammesgeschichtlichen Entwicklungsgange und den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Archegoniaten giebt.

### 5. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.<sup>1)</sup>

1. Funiculus und Integumente entsprechen einer Blattfieder (Foliolartheorie), auf deren Oberseite sich als Emergenz der einem Makrosporangium gleichwerthige Nucellus entwickelt (S. 8—9).

2. Das Fruchtblatt der Angiospermen entspricht im Allgemeinen dem einfach gefiederten Fruchtblatt von *Cycas*, doch können die Ovularfiedern auch, wie verlaubte Blüten von *Aquilegia* lehren, längs der Aussenränder zweier subterminaler, steriler, mit der Endfieder kongenital verwachsener Fiedern hinaufrücken (S. 17—21, 23—24).

3. Bei den Coniferen sind 1, 2 oder mehr Ovularfiedern vorhanden (Foliolartheorie), nach innen umgeschlagen und längs der Ränder mit einander kongenital verwachsen: sie bilden auf diese Weise die Ligula von *Araucaria*-arten, die Fruchtschuppe der Abietineen, oder mit der Deckschuppe ein trichter- (*Cryptomeria*) oder schildförmiges (*Taxodium*) Gebilde, den ersten Vorläufer der noch weiter, nämlich bis zu den Plazentarrändern der Hauptspreite eingerollten geschlossenen Magnoliaceen- und Helleboreen-balgfrucht (S. 9—17).

4. Auch die Ligula der Lycopodialen und der Blumenblätter von Sileneen, Resedaceen, Sapindaceen, *Narcissus* u. s. w., sowie das Sporangiphor von *Sphenophyllum* sind Blattfiedern, den antithetischen fertilen Fiedern von *Ancimiu* und den Ophioglossean vergleichbar (S. 17 u. 42).

5. Die häufig keilförmigen Staub- und Fruchtblätter der Gymnospermen und die Staubblätter der Anonaceen und Ceratophyllaceen zeigen mancherlei Uebereinstimmungen unter einander (S. 32—35).

6. Die Staubblätter der Gymnospermen und der Angiospermen setzen sich zusammen aus zwei, selten (Laurineen, Monimiaceen, Fumariaceen, Malvaceen u. s. w.) mehr fertilen Fiedern (Foliolartheorie) und einem sterilen Mittellappen, welcher letzterer aber auch häufig unterdrückt ist (S. 36—45).

<sup>1)</sup> Siehe auch Ber. Deutsch. bot. Ges. XX (1902), S. 476—478.

7. Bei den Cycadaceen sind die beiden fertilen Fiedern mit der Oberseite des anadromen Randes der Unterseite der Blattspindel kongenital angewachsen und tragen auf der offenen, extrorsen Unterseite eine grosse Anzahl Sori (S. 43).

8. Bei den Angiospermen (und Coniferen?) sind die fertilen Fiedern (Theken) dem fertilen Blattabschnitt von *Ophioglossum* vergleichbar; sie sind mit der oberen oder unteren Fläche einander oder dem sterilen Mittellappen angewachsen und tragen an den beiden freien, aber eingerollten Rändern je eine Längsreihe eingesenkter, getremter (viele Anonaceen, Mimoseen u. s. w.) oder mit einander zu Pollenfächern verschmolzener Mikrosporangien (S. 36—45).

9. Die extrorsen, die seitlich aufspringenden und die introrsen Antheren sind nur geringe, durch Drehung der fertilen Fiedern um die Blattachse herum entstandene Modifikationen (S. 43).

10. Erst aus dem äusserlich ungegliederten, keil- oder bandförmigen Staubblatt der Gymnospermen, Anonaceen, Magnoliaceen, Nymphaeaceen u. s. w. hat sich durch allmähliche Ausgliederung von Filament und Anthere das typische Angiospermen-staubblatt entwickelt (S. 45).

11. Das Laubblatt der höheren Achsenpflanzen ist ein Kurztrieb, ein Parasynthallium, d. h. ein durch Uebergipfelung eines Gabelastes durch seinen Schwesterast zur Seite geworfenes und abgegliedertes, flächenförmiges, dem Synklonium von Florideen vergleichbares System kongenital mit einander verschmolzener Zweige des dichotomen Marchantiaceenthallus. Auch das kleinste Aederchen entspricht dem Mittelnerven eines Abschnittes des Hymenophylaceenwedels und des Marchantiaceenthallus (S. 46—57).

12. Auch die Achse der höheren Achsenpflanzen ist ein derartiges Synthallium und entspricht meist einem Hohlzylinder ohne Zentralbündel, in welchem sämmtliche Gabelglieder des Thallus zur Bildung von Perikaulom und Blättern verwendet werden und durch kongenitale Verwachsung der konvergenten Rindenparthien der Perikaulomglieder ein Mark gebildet wird (S. 57—58).

13. Die Sporengeneration der Archegoniaten ist der Geschlechts- generation gleichwerthig und durch Verkümmern der Geschlechtsorgane aus einer Geschlechts- generation hervorgegangen. Die Archegoniaten stammen also ab von Lebermoosen oder Algen, deren Geschlechts- und Sporengeneration noch vegetativ gleichartig waren und beide noch einen dichotomen Thallus besaßen. Während aber bei den Farnen der Sporophyt sich fortschreitend entwickelte, verkümmerte er im Gegentheil bei den Moosen zu einem unselbstständigen, fast nur noch aus einem

einzigem Fortpflanzungsorgan bestehenden Parasiten, in ähnlicher Weise, wie das Prothallium bei den heterosporen Lycopodialen und den Phanerogamen (S. 58—68).

14. Die Characeen und Archegoniaten sind wahrscheinlich neben einander nahe dem Berührungspunkt von Grünalgen und Brauntangen (Sphaclariaceen, Cutleriaceen u. s. w.) aus letzteren entstanden (S. 68—75).

15. Die verschiedenen Gruppen der Filicalen haben sich, nach verschiedenen Richtungen aus einander strahlend, aus einer Gruppe hymenophyllaceen-artiger Urfarne mit theils noch ring- und kappenlosen, theils schon Ring oder Kappe besitzenden, theils (*Calymmotheca*) vielleicht auch klappig aufspringenden Sporangien entwickelt (S. 76—78, 83).

16. Sämmtliche Strobiliferen, d. h. die zapfentragenden Pteridophyten und Gymnospermen, stammen ab von marattiaceen-artigen Baumfarne (S. 78—94).

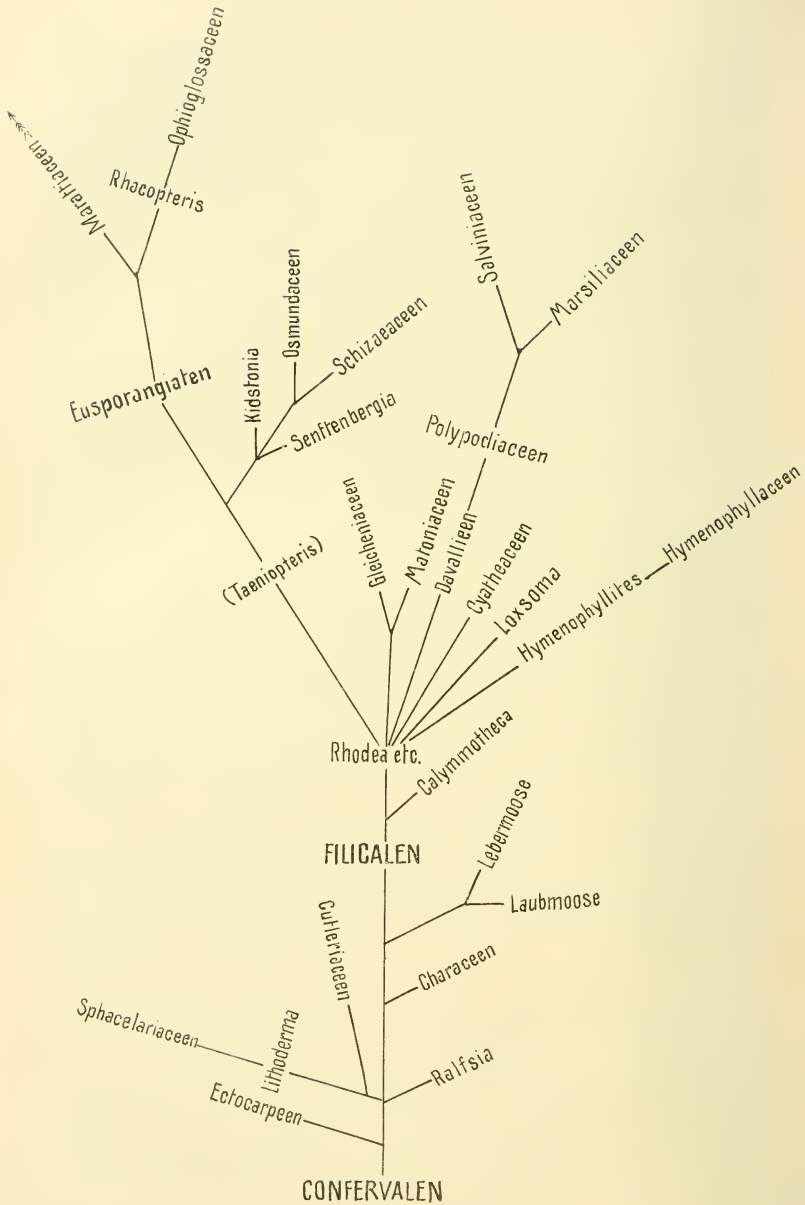
17. Die Gnetaeaceen sind wegen ihres gefäßhaltigen Dikotylenholzes, der fünf zu einem gemeinsamen Plazentanhöcker verschmolzenen Samenanlagen von *Gnetum* u. s. w. verwandt mit den Loranthaceen und Santalaceen, *Ephedra* jedoch vielleicht mit den Hamamelidaceengattungen *Casuarina* und *Myrothamnus* (S. 10—12, 100—102).

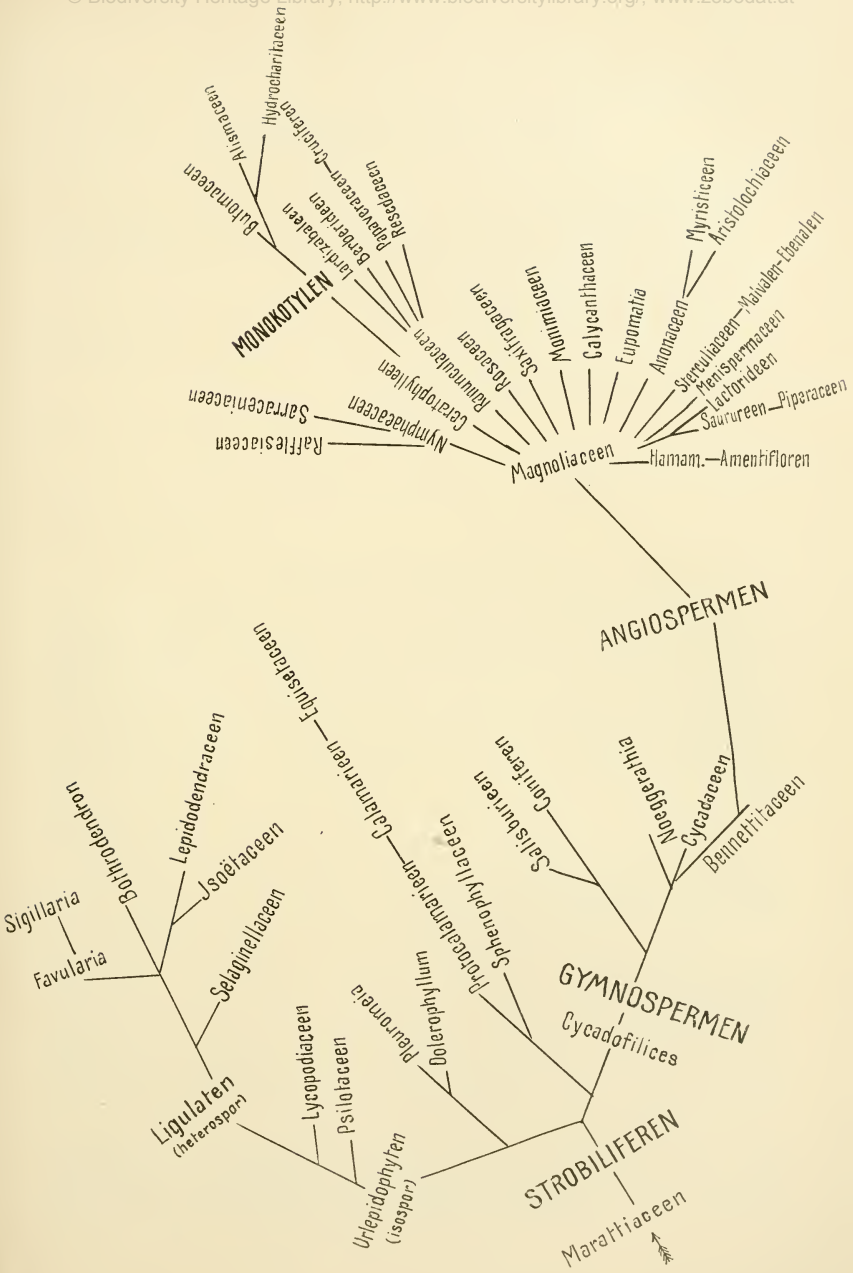
18. Die Bennettitaceen sind ein ausgestorbenes Verbindungsglied zwischen Cycadaceen und Magnoliaceen (S. 95—97).

19. Von den Magnoliaceen leiten sich ab die Anonaceen, Nymphaeaceen, Helleboreen, Sterculiaceen, Hamamelidaceen und theils unmittelbar, theils mittelbar überhaupt sämmtliche übrigen Angiospermen, auch die Monokotylen, von den Helleboreen die Lardizabaleen, Berberidaceen, Papaveraceen und Resedaceen (vergl. *Cimicifuga*), von Papaveraceen die Cruciferen (S. 21—25, 32—35, 94—102, 107).

20. PRANTL'S Gruppe der Anemoneen ist unnatürlich; sie ist triphyletisch aus den Helleboreen entstanden. *Thalictrum* ist verwandt mit *Aquilegia* und *Isopyrum*; *Ranunculus* und *Alonis* mit *Caltha*, *Trollius* und *Eranthis*; *Clematis* und *Anemone* vielleicht mit *Xanthorrhiza* (S. 21—22).







## Zusätze und Berichtigungen.

Zu S. 9 Anm. 2 füge hinzu: K. SCHUM. in Verh. bot. Vereins Brandenburg, 1902.

S. 36 Zeile 2 lies metamorphischer statt metamorphotischer.

S. 41 Zeile 9 von unten lies 23 statt 20.

S. 48 Zeile 8 lies nicht statt nieht.

S. 51 Anm. lies 1899 statt 1897.

Zu S. 57 Anm. füge hinzu: Ber. Deutsch. bot. Ges. XX, 8 (26. Nov. 1902) S. 502—520.

S. 58 Abs. 1 drittletzte Zeile lies XII statt XIV.

---

## Erklärung der Tafel.<sup>1)</sup>

Verlaubte Blüten von *Aquilegia canadensis*.

Fig. 1. Im ersten Stadium der Verlaubung befindliche Endblüthe, mässig vergrössert. Kelch- und Staubblätter noch wenig verändert; der Sporn der Kronblätter stark nach aussen aufwärts gebogen; die 5 Fruchtblätter im unteren Theil steril, zu einer Säule verwachsen, durch Querrisse geborsten, im fertilen Theil stark aus einander gebogen, nach unten zu längs aufgeschlitzt und die Samenanlagen erkennen lassend (siehe auch S. 2—3).

Fig. 1a. Die untere, längs aufgeschlitzte Parthie des fertilen Theiles eines Fruchtblattes aus Fig. 1; stark vergrössert und im Schlitz die in zwei Längsreihen randständige, schwach verlaubten, lang gestielten, handgelenkartig gebogenen Samenanlagen erkennen lassend (siehe S. 3—4).

Fig. 2. Im zweiten Umwandlungsstadium angelangte Endblüthe eines anderen Blütenstandes, ungefähr in natürlicher Grösse. Die lanzettlichen Kelchblätter schon stärker verlaubt; von den Kronblättern nur drei deutlich sichtbar (eines vorne, unten in der Mitte), mit schon stark verkürztem, sackartigem Sporn; die fünf Fruchtblätter schon vollkommen verlaubt, auf langen, rinnigen, fast vollständig freien Stielen und krauskohlartiger, gefiederter, schneckenförmig zurückgebogener Spreite; die Samenanlagen zu

---

<sup>1)</sup> Siehe auch S. 2—8. Fig. 2 u. 2b nach Photographieen von W. WEIMAR; Fig. 5a nach einer Zeichnung von E. BEGEROW und die übrigen Figuren nach Originalentwürfen von O. SCHWINDRAZHEIM gezeichnet von W. LANGE.

dreilappigen, den Abschnitten des Laubblattes gleichenden Fiederblättchen umgewandelt, davon eines besonders deutlich über dem rechten Kelchblatt (S. 5).

Fig. 2 a. Einzelnes Fruchtblatt aus der in Fig. 2 dargestellten Blüthe, stark vergrössert, mit dem unteren Theil der Stiele der vier übrigen Fruchtblätter, von denen zwei höher hinauf, als die übrigen, mit einander verwachsen sind. Die spatel- oder löffelförmige Endspreite mit drei Mittel- und zwei randständigen Plazentarnerven; die zahlreichen, zumeist gelappten Ovularblättchen entspringen beiderseits aus dem oberen Theil des Stieles und dem unteren Theil des Endlappens (S. 5—6).

Fig. 2 b. Eine in der Verlaubung noch etwas weiter vorgeschrittene Blüthe des zweiten Stadiums, ungefähr in nat. Gr. (S. 6).

Fig. 3. Die ausnahmsweise siebenzähligen Fruchtblätter einer Blüthe des dritten Stadiums; links eines der gestielten Kronblätter, der Sporn nur noch durch eine kahnförmige Aussackung angedeutet; alles ziemlich stark vergrössert (S. 6).

Fig. 3 a. Einzelnes Fruchtblatt aus Fig. 3, stark vergrössert; die Ovularfiedern in Zahl und Grösse schon stark reduziert, ungetheilt oder nur noch schwach gelappt, der Endlappen auf ihre Kosten stark vergrössert, deutlich fünfnervig, von den Plazentarnerven aus in die Ovularfiedern je einen Fiedernerven hineinsendend (S. 6).

Fig. 4. Zweig mit einer im vierten Stadium angelangten Endblüthe, ungefähr in nat. Gr. Die Fruchtblätter den Kronblättern schon fast völlig gleichend, mit ungetheilte, spatel- oder herzeiförmiger, dreinerviger Spreite, die beiden Seiten-(Plazentar-)nerven nach aussen zu einseitig gefiedert (S. 7).

Fig. 4 a. Eine ebensolche Blüthe von der Seite gesehen.

Fig. 4 b. Eine ebensolche Blüthe aus der Vogelschau gesehen. Die Fruchtblattstiele zeigen bereits Neigung zur Scheidenbildung; ausserdem in der Mitte bereits eine kleine Durchwachsung (S. 7).

Fig. 5. Eine Blüthe des fünften Stadiums, mässig vergrössert. Die Fruchtblattspreite hat sich, diesmal aber zwischen Plazentarnerven und Mittelnerv, auf's Neue gespalten und die dreilappige Form des Endblättchens der Laubblätter angenommen (S. 7—8).

Fig. 5 a. Eine ebensolche Blüthe aus der Vogelschau gesehen, stark vergrössert. Die Kelchblätter haben die Form der Kronblätter angenommen; auch die Antheren beginnen laubartig zu werden; Kelch- und Fruchtblätter zeigen deutliche Scheidenbildung; am Durchwachsungsspross hat sich bereits ein dreilappiges Blättchen entwickelt (S. 7—8).

Fig. 6. Röschenartige Blüte des sechsten Stadiums, mässig vergrößert. Die Kelchblätter sind kleiner geworden, die Staub- und Fruchtblätter und die Blätter des Durchwachsungssprosses zu kleinen, spathelförmigen Blättchen geworden und schon kaum mehr von einander unterscheidbar (S. 8).

Fig. 6 a. Eine ebensolche Blüte aus der Vogelschau.

---

## Inhalt.<sup>1)</sup>

	Seite:
Einleitung .....	1
1. Verlaubte Blüten von <i>Aquilegia</i> und die Morphogenie des Fruchtblattes .....	2— 30
2 Die Morphogenie des Staubblattes .....	30— 45
3. Die Morphogenie des Laubblattes .....	45— 58
4. Der Generationswechsel und die Stammesgeschichte der Archegoniaten...	58—103
5. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse .....	103—105
Stammbaum der Archegoniaten .....	106—107
Zusätze und Berichtigungen .....	108
Erklärung der Tafel .....	108—110

---

<sup>1)</sup> Siehe auch S. 103—105.







H. Hallier, Morphogenie der Sporophylle.

