

und da, freilich nicht gesetzmäßig, der Hermaphroditismus auf. So sind in der Literatur einige Fälle von Zwittertum bei Anuren beschrieben.

Auch die Cyclostomenfamilie der Myxinoiden pflanzt sich hermaphroditisch fort.

Die Untersuchungen von J. Schapiro haben gezeigt, daß Zwittertum und Rückbildung in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnisse zu einander stehen, demzufolge die verschiedensten Organe reduziert werden können. Bei den Termitoxeniiden sind es die Komplexaugen, die Ocellen und der Flugapparat.

Um einem möglichen Mißverständnis vorzubeugen, sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß speziell bei den Termitoxeniiden der Hermaphroditismus zum Teil seinen guten Grund auch in der Anpassung an ektoparasitische Lebensweise findet. Ähnliche Verhältnisse weisen auch die zwittrigen Trematoden und Cestoden auf. Da diese beiden Scoleciden-Ordines Parasiten sind, so wird auch mit gewisser Berechtigung deren Hermaphroditismus auf den Parasitismus zurückgeführt und, wenn man auch ohne Vorbehalt die rückbildende Wirkung des Schmarotzertums anerkennt, so ist damit noch nicht der Beweis erbracht, daß nicht auch der Hermaphroditismus in noch unerkannter Weise bei Rückbildungen als Agens und Movens eine Rolle spielt. Jedenfalls sei die Tatsache hervorgehoben, daß zum Beispiel bei phylogenetisch relativ höher stehenden Formen der Trematoden trotz des Entoparasitismus die Arterhaltung durch digene Fortpflanzung gegeben ist, so bei *Didymozoon thynni* O. Taschbg. (= *Monostomum bipartitum* Wedl.), *Schistosomum haematobium* Bilharz., *Koellikeria filicollis* Rud. (= *Distomum Okenii* Köll.). (Schluß folgt.)

Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der Pteridophyten.

Von ERWIN JANCHEN.

(Schluß.¹⁾)

Versuchen wir nun, ob eine Ableitung der Farne von den Lycopodiophyten leichter gelingt.

¹⁾ Vgl. Nr. 3, pag. 33—51.

Bei Berücksichtigung der wesentlichen Unterschiede, welche zwischen dem Lycoblatt und dem Farnblatt bestehen, können wir, wie schon früher kurz gezeigt worden ist, letzteres nicht direkt auf das erstere zurückführen, wir müssen vielmehr eine viel tiefgreifendere Umwandlung in der Organisation annehmen. Denken wir uns eine einfach organisierte, noch mit Scheitelzellenwachstum begabte, aber bereits reichlich dichotom verzweigte lycopodiophytische Pflanze, bei welcher eine Differenzierung zwischen den Sprossen in dem Sinne stattfindet, daß ein Teil der Sprosse, und zwar nicht einzelne Sprosse, sondern zusammenhängende, in einer Ebene verzweigte Sproßsysteme, sich abflachen und in den Dienst der Assimilation treten, während andere Sprosse die reinen Sproßcharaktere beibehalten, also nur der Leitung, sowie der Stütze und Verbindung der abgeflachten Sproßsysteme dienen, so erhalten wir eine einfache Farnpflanze mit Stamm und mehrfach dichotom verzweigten Blättern. Gleichzeitig mit der Abflachung des Stammes mußten die ursprünglichen Blätter, die Lycoblätter, die ja jetzt für die Assimilation überflüssig waren, rückgebildet werden, und sie bedeckten nunmehr als Spreuschuppen sowohl Stamm als auch Blätter der neu entstandenen Farnpflanze. Die Sporangien, die bei der lycopodiophytischen Pflanze an den Endteilen der Sprosse saßen, kamen nunmehr bei Abflachung dieser Sprosse auf Abschnitte des Blattes zu stehen; ob sie dabei an den Rand oder auf eine Fläche des Blattes gelangten, ist eine sekundäre Frage und prinzipiell gleichgültig. Die Tragblätter der einzelnen Sporangien mögen anfänglich noch als Spreuschuppen unter jedem Sporangium gestanden sein, dann aber ihre klaren Beziehungen zu diesen verloren haben oder ganz rückgebildet worden sein. Trugen bei der lycopodiophytischen Pflanze alle Zweige des Sproßsystemes Sporangien, so waren auch bei dem daraus entstandenen Farnblatt alle Abschnitte zur Sporangienproduktion befähigt. War aber innerhalb der einzelnen Zweige des zum Farnblatt sich umbildenden Sproßsystemes bezüglich der Sporangienenerzeugung bereits eine Differenzierung eingetreten, so mußte diese bei dem Farnblatt in erhöhtem Maße zum Ausdruck kommen. Die der Sporenproduktion dienenden Sprosse des Sproßsystemes konnten eine mehr minder orthotrope Lage beibehalten, da bei ihnen die Assimilation keine oder

doch nur eine untergeordnete Rolle spielte (Analogien, die aber nicht auf besonders naher Verwandtschaft mit den ursprünglichsten Typen zu beruhen brauchen, sehen wir zum Beispiel bei *Ophioglossum*, *Botrychium*, *Aneimia*). Die anderen, ausschließlich oder vorwiegend der Assimilation dienenden Teile des Sproßsystemes werden von allem Anfang an in einer Ebene ausgebreitet gewesen sein (analog wie die Zweige zahlreicher tropischer Selaginellen, die ja manchmal mit Farnblättern auffällige Ähnlichkeit zeigen), und zwar in einer Ebene, die gegen die Vertikale mehr minder stark geneigt war. Auf diese Weise können Formen zustande gekommen sein, die eine Differenzierung in einen flachen assimilatorischen und in einen oder mehrere, mit diesem nicht in derselben Ebene liegende fertile Blattabschnitte aufwiesen. Die direkten Deszendenten solcher Formen mögen die heutigen *Ophioglossales* sein, deren vielfach recht geringe Blatteilung danach eine Rückbildungserscheinung wäre. Daß bei den *Marattiales*, denen ein wohlentwickelter fertiler Blattabschnitt fehlt, der assimilatorische auch die Sporangienbildung besorgt, ist verständlich, da ja beide Blattabschnitte ursprünglich gleicher Herkunft sind. Die Teilung des Farnblattes war ursprünglich jedenfalls durchwegs die dichotome und erst aus dieser hat sich später durch „Übergipfelung“ nach und nach die monopodiale herausgebildet, die jetzt vorherrscht. Die Leitbündel in Blatt und Stamm der Farne mußten ursprünglich weitgehende Übereinstimmung aufweisen; daß späterhin das Leitungssystem des bilateral gebauten, vom Stamm zur Seite gedrängten Blattes von dem des (mit Ausnahme abgeleiteter Fälle) radiär gebauten Stammes allmählich immer differenter werden mußte, ist selbstverständlich.

Die vorstehend gemachten Annahmen würden uns manches im Baue des Farnblattes verständlich erscheinen lassen, so die Stammähnlichkeit der Blätter, verbunden mit reicher Verzweigung und Spitzenwachstum, die Häufigkeit blattähnlicher Spreuschuppen oder spreuschuppenartiger Bildungen, die Stellung der Sporangien auf den Blättern, die Differenzierung des Ophioglossaceenblattes in einen sterilen und in einen ähnlich gebauten und verzweigten fertilen Abschnitt. Was das phylogenetische Alter der Grundorgane bei dieser Auffassung betrifft, so wären Blatt und Stamm der Farne als gleichaltrig anzusehen, weil sie zu gleicher Zeit

aus Differenzierung aus etwas drittem, dem Lycopodiophytenstamm beziehungsweise Lycopodiophyten sproß entstanden sind. Wurzel und Sporangien sind phylogenetisch ältere Bildungen. Das hohe phylogenetische Alter des Sporangiums ist insbesondere deshalb wichtig zu betonen, weil daraus erhellt, daß es eigentlich unberechtigt ist, Sporangien oder Homologa solcher (Pollensäcke, Samenanlagen) als Teile von Blättern zu bezeichnen.

Unverständlich ist bei dem im vorstehenden wiedergegebenen Erklärungsversuch aber noch das eine, wie die postulierte Abflachung eines Lycopodiophyten sproßsystemes überhaupt zustande kommen konnte und was die Ursachen derselben gewesen sein mögen, da doch Assimilationsblätter schon einmal vorhanden waren. Bei den Blütenpflanzen sehen wir aber überall Abflachung von Sprossen im Dienste der Assimilation, also Phyllocladienbildung, als Folge sehr starker xerophiler Anpassung eintreten. An eine xerophile Anpassung ist aber bei Entstehung der Farne nicht zu denken, da wir in ihnen ihrem ganzen Baue nach typisch hygrophile Gewächse vor uns haben, dagegen gerade unter den heutigen Lycopodiophyten, also unter jenen Deszendenten der Ur-Lycopodiophyten, die keine Abflachung ihrer Sprosse durchmachten, ausgesprochene Xerophyten, oder doch Pflanzen, die in ihrem anatomischen Verhalten oft noch deutlich die Herkunft von xerophytischen Vorfahren zu erkennen geben¹⁾. Wir haben es also ziemlich sicher bei der Entstehung des Farnblattes mit einer hygrophilen Anpassung zu tun, also mit Faktoren, welche bei den Blütenpflanzen nicht Verkleinerung, sondern im Gegenteil Vergrößerung der Blattfläche hervorrufen. Das Blatt der Blütenpflanzen ist nun sehr wohl zu solcher Vergrößerung befähigt, das ursprünglich kleine Lycoblatt war aber wahrscheinlich dazu untauglich, es konnte seiner Organisation nach nicht über eine gewisse Größe hinauskommen; zur Ausbildung großer Blattflächen mußte also der Umweg über die Abflachung von Sprossen beziehungsweise Sproßsystemen eingeschlagen werden.

Eine Analogie bezüglich der Abflachung von Sprossen als Folge hygrophiler Anpassung finden wir aber doch irgendwo im

¹⁾ Wie Dr. O. Porsch in der an den Vortrag sich knüpfenden Debatte als mutmaßliche Bestätigung zu der im nachfolgenden gegebenen Entstehungshypothese mitteilte.

Pflanzenreich, nämlich bei den Bryophyten, in der abgeflachten Frons der Lebermoose; auf gewisse Ähnlichkeit in Stamm und Blatt bei der haploiden Generation der Bryophyten und der diploiden Generation der ursprünglichsten Lycopodiophyten wurde ja schon früher hingewiesen. Nun liegt freilich die Frons der Lebermoose dem Substrate ziemlich dicht an, während wir uns das Farnblatt frei in die dunstgesättigte Luft des tropischen Regenwaldes hineinragend vorstellen. Zur Zeit der Umbildung von Ur-Lycopodiophyten in Farne gab es aber noch keinen tropischen Regenwald, gab es überhaupt noch keine baumförmigen Typen; die Mehrzahl dieser sind ja erst nähere oder fernere Deszendenten der Urfarne und die einzigen baumförmigen Lycopodiophyten, die *Lepidodendrales*, sind zweifellos auch erst bedeutend später aufgetreten. Zu jener Zeit waren vielmehr die Bryophyten und krautigen Lycopodiophyten die höchstwüchsigen Pflanzen, die es überhaupt gab. Hygrophile Lycopodiophyten können also vielleicht ihre Zweige zwischen den Moosen ausgebreitet oder, wenn sie etwas höherwüchsig waren, flach über die feuchten Moosrasen hinübergelegt haben. Besonders bei letzterer Lage hatten sie einerseits günstiges Licht von oben, andererseits ausreichende Feuchtigkeit von unten aus; sie befanden sich aber zugleich, etwas verändert und ins größere übertragen, unter ähnlichen Bedingungen wie manche Lebermoose. Es ist dies eine, sicher nicht die einzige und wahrscheinlich auch nicht die richtigste Vorstellungsmöglichkeit, aber sie dürfte immerhin zeigen, daß sich die Abflachung eines Sproßsystems zu einem Farnblatt nicht nur morphologisch konstruieren, sondern unter gewissen Voraussetzungen auch ökologisch verständlich machen läßt.

So sind wir denn auf einem zweiten Wege zur Konstruktion niederer eusporangiaten Farne gelangt, auf welche wir leicht, vielleicht noch leichter als bei der Ableitung der Farne direkt von den Moosen, die übrigen Filicinae zurückführen können. Welcher von beiden Erklärungsversuchen in der Zukunft das Feld behaupten wird, läßt sich heute nicht entscheiden. Für die Ableitung der *Isoëtinae* sind sie beide verwendbar; nach dem einen (Ableitung von Bryophyten) würde *Isoëtes* einen relativ ursprünglichen Typus darstellen, dessen homospore Vorfahren etwa gleichzeitig mit den *Ophioglossales* parallel mit diesen ent-

standen, beziehungsweise gemeinsam auf denselben polyciliaten Deszendenten eines hochentwickelten Lebermooses zurückzuführen sein könnten; nach dem anderen (Ableitung von Lycopodiophyten) wäre *Isoëtes* ein außerordentlich stark abgeleiteter eusporangiatier Farn, dessen einzelnes Sporangium entstanden zu denken wäre aus der Verschmelzung zahlreicher Ur-Ophioglossalen-Sporangien, deren Trennungswände uns noch in dürftigen Resten in den Trabeculae entgegentreten. Die Ableitung der *Equisetinae* ist bei beiden Erklärungen des Farnblattes die gleiche. Wir müssen hier an sehr ursprüngliche Farne mit noch durchwegs dichotomer Blatteilung anknüpfen, an Formen, die zugleich eine Differenzierung in sterile und fertile Blattabschnitte aufwiesen, da sich anders die Sporophyllstände der Sphenophyllaceen und Calamariaceen nicht verstehen lassen. Annahme quirliger Blattstellung, Vermehrung der Blätter, Reduktion des Einzelblattes sowie mannigfache Umgestaltungen im Sporophyll führten dann zu den so eigenartigen kleinblättrigen Typen, als welche uns die meisten Equisetinen entgegentreten. Eine ganz parallele Vermehrung und Verkleinerung desselben ursprünglichen großen und in geringer Zahl vorhandenen Farnblattes können wir ja auch innerhalb der Gymnospermen fast schrittweise verfolgen.

So haben wir denn, wenigstens in großen Zügen, die hauptsächlichsten Umwandlungsprozesse verfolgt, welche zur Entstehung der Hauptgruppen der als Pteridophyten zusammengefaßten Pflanzen geführt haben können und vielleicht tatsächlich geführt haben. Machen wir nun noch einmal die Annahme, daß die Ableitung der Farne von den Lycopodiophyten zutreffend sei, und überblicken wir rasch von diesem Gesichtspunkte aus, was alles uns innerhalb der Cormophyten als Blatt, was uns als Blüte entgegentritt, und welche Umwandlungen diese Gebilde im Laufe der Zeiten durchgemacht haben.

Als Blatt, als flächig ausgebreitetes Assimilationsorgan mit begrenztem Wachstum, pflegen wir drei morphologisch ganz verschiedene Gebilde zu bezeichnen: das Blatt der Moose, dem Gametophyten angehörig, welches sich schon innerhalb der Lebermoose zugunsten eines flächig verbreiterten Stammes reduziert und uns bei den Farnen nur noch manchmal in Form von

Papillen am Rande des Prothalliums entgegentritt; das Blatt der Bärlappe, dem Sporophyten angehörig, aber klein wie jenes der Moose, welches sich bei den Farnen und Benettitaceen auf Spreuschuppen reduziert und späterhin ganz verschwindet; das Blatt der Farne, groß und reich gegliedert gleich bei seinem ersten Auftreten, welches sich in manchen Entwicklungslinien bald wieder zu einem kleinen und unscheinbaren Gebilde reduziert, in anderen aber entwicklungs- und umgestaltungsfähig bleibt und alles erzeugt, was an Mannigfaltigkeit und Pracht die Blätter und Blüten der höchsten Vertreter des Gewächsreiches aufzubieten imstande sind. Der Prozeß der Abflachung eines Sprosses verbunden mit Reduktion der Blätter wiederholt sich aber neuerdings in den verschiedensten Gruppen der Anthophyten: es kommt zur Bildung von Phyllocladien, welche in diesem Sinne als Blätter vierter Kategorie die aufsteigende Reihe fortsetzen.

Und nun die Blüte. Definieren wir sie, in etwas weiter Fassung, als einen Sproß oder Sproßteil mit meist begrenztem Wachstum, der die Organe geschlechtlicher Fortpflanzung trägt, so finden wir innerhalb der Cormophyten nicht weniger als mindestens viererlei morphologisch verschiedenwertige Kategorien solcher Blüten: die Blüte der Moose, die Ansammlung von Antheridien oder Archegonien an der Spitze ihres Gametophyten, welche sich bei den Anthocerotalen und bei den Pteridophyten auf unabgrenzbare Teile eines ungegliederten Thallus reduziert; die Blüte der Lepidodendralen und Selaginellalen, ein blindes Endglied, das zu nichts weiter führt, aber homolog ist einem einzelnen sporangientragenden Blatt oder Blattabschnitt der Farne; die Blüte der Calamariaceen, Isoetaceen, Cycadofilicinen und Gymnospermen, ursprünglich ein ganzer Komplex sporangientragender Farnblätter mit verbindendem Achsenstück, der sich bei den höchsten Gymnospermen auf eine einzige fruchtblattumhüllte Samenanlage, bzw. auf ein einziges Doppelstaubblatt reduziert; die Blüte der Angiospermen, ihrer Entstehung nach ein ganzer Komplex von Gymnospermenblüten mit verbindender Infloreszenzachse, ein Aggregat von Fruchtblättern, Doppelstaubblättern und schützenden Tragblättern, aber selbständig gestaltungsfähig nach der verschiedensten Richtung und kaum ahnend lassend die große historische Vergangenheit, die jeder Teil von

ihre hinter sich hat. Aber auch diese angiosperme Blüte kann sich wieder auf ein einzelnes Staubblatt, auf einen einzelnen Fruchtknoten reduzieren und ein ganzes Aggregat solcher Blüten übernimmt biologisch die Funktion, die früher der Einzelblüte zukam: eine Blüte nächst höherer Kategorie tritt in Erscheinung.

Vergessen wir aber nicht, daß vieles von dem Gesagten nur unbewiesene Theorie ist — Theorie, die nicht umsonst gedacht wurde, wenn sie anregt zu neuer Erforschung der Tatsachen —, daß es aber nur die exakte Erforschung der Tatsachen ist, auf welcher jeder wahre Fortschritt der Wissenschaft fußt.

VORTRÄGE¹⁾.

Die Bewegungsphänomene der festen Erdrinde.

Vortrag, gehalten von Dr. LEOPOLD KOBER am 31. Jänner 1911.

Die Bewegungsphänomene der festen Erdrinde gliedern sich in lokale und regionale.

Erstere sind für den Aufbau der Erdrinde von ganz untergeordneter Bedeutung und werden durch Bergstürze, Einsturz- und vulkanische Beben repräsentiert. An einzelnen Beispielen, Dobratsch, Vesuv, Ätna, Bandaisan, Krakatau, werden diese Bewegungsphänomene erläutert.

Die zweite Gruppe wird geschieden in die vertikale und tangentielle Dislokation, die zeitlich wieder in moderne und alte Bewegungen getrennt werden.

Die tektonischen Beben, die säkularen Hebungen und Senkungen, endlich die großen jungen Einbrüche der Adriatis und der Ägäis werden eingehender beleuchtet und der Vertikaldislokation zugerechnet.

Bestimmend für die Züge im Antlitz der Erde aber erscheinen die Bewegungen in der Vorzeit.

Die radiale Dislokation in ihrer großen Bedeutung für die Tektonik der Erdrinde wird an dem großen afrikanischen Graben und dem Bruchgebiet des Coloradoplateaus erläutert.

Die tangentielle Dislokation erzeugt die großen Massenverschiebungen und scheint auf bestimmte Phasen der Erdgeschichte beschränkt zu sein. Als solche können gelten die

archaische	}	Faltungsphase.
caledonische		
variscische		
alpine		

¹⁾ Die in dieser Rubrik erscheinenden Berichte sind in der Regel von den Vortragenden selbst verfaßt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins an der Universitaet Wien](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Janchen Erwin Emil Alfred

Artikel/Article: [Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der Pteridophyten. 60-67](#)