

DIE  
KULTUR DER GEGENWART

IHRE ENTWICKLUNG UND IHRE ZIELE

HERAUSGEGEBEN VON PAUL HINNEBERG

DRITTER TEIL

MATHEMATIK · NATURWISSENSCHAFTEN  
MEDIZIN

VIERTE ABTEILUNG

ORGANISCHE NATURWISSENSCHAFTEN

UNTER LEITUNG VON R. v. WETTSTEIN

VIERTER BAND

ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK  
PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON  
R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN



# ABSTAMMUNGSLEHRE · SYSTEMATIK PALÄONTOLOGIE · BIOGEOGRAPHIE

UNTER REDAKTION VON R. HERTWIG UND R. v. WETTSTEIN

BEARBEITET VON

R. HERTWIG · L. PLATE · R. v. WETTSTEIN · A. BRAUER  
A. ENGLER · O. ABEL · W. J. JONGMANS · K. HEIDER  
J. E. V. BOAS

MIT 112 ABBILDUNGEN IM TEXT



DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER · LEIPZIG · BERLIN · 1914

COPYRIGHT 1913 BY B.G. TEUBNER IN LEIPZIG

ALLE RECHTE, EINSCHLIESSLICH DES ÜBERSETZUNGSRECHTS, VORBEHALTEN

# PHYLOGENIE DER PFLANZEN.

VON

R. v. WETTSTEIN.

Eine naturgemäße Folge der Begründung der modernen Deszendenzlehre am Ende des 18. und zu Beginn des 19. Jahrhunderts war der Versuch, die Stammesgeschichte, die Phylogenie der ganzen Organismenwelt zu ermitteln. Dieser Versuch führte allerdings erst um die Mitte des 19. Jahrhunderts, zum Teile unter dem Einfluß des Siegeslaufes der Darwinschen Selektionslehre, zu zielbewußten und methodisch durchgeführten Arbeiten, trat dann aber im Programme der biologischen Forschung immer stärker hervor.

Entwicklung der  
phylogenetischen  
Forschung.

Ein halbes Jahrhundert intensiver phylogenetischer Forschung liegt hinter uns, und wenn wir heute den Versuch machen, die Ergebnisse derselben kurz zusammenfassend zu überblicken, so können wir wohl feststellen, daß die Überzeugung von der Berechtigung und der außerordentlichen Wichtigkeit der ganzen Forschungseinrichtung eine allgemeine geworden ist, daß aber anderseits immer mehr die großen Schwierigkeiten erkannt werden, welche sich der Erfüllung der Aufgabe in den Weg stellen und einen nur langsamen wirklichen Fortschritt zulassen.

Die Wichtigkeit der phylogenetischen Forschung liegt nicht nur darin, daß es sich um die Klarstellung eines der gewaltigsten und bedeutungsvollsten Naturphänomene an und für sich handelt, sondern auch darin, daß sie für zahlreiche andere Disziplinen eine Basis schafft, indem sie Grad und Umfang des in der organischen Welt überhaupt Vergleichbaren feststellt; viele morphologischen und physiologischen Erscheinungen sind nur verständlich, wenn auch sie als etwas Gewordenes aufgefaßt werden.

Es ist psychologisch ganz erklärlich, daß der ersten Zeit der stammesgeschichtlichen Forschung ein gewisser sanguinischer Zug anhaftete, der vielfach zu etwas vorschnellen Präzisierungen der Resultate führte, so daß z. B. die Aufstellung von „Stammbäumen“ und die Ausarbeitung „phylogenetischer Systeme“ geradezu Modesache wurde; handelte es sich doch darum, das enorme vorliegende Tatsachenmaterial im Sinne der neuen Auffassung zu verarbeiten — und vieles war zu einer solchen Verarbeitung schon reif —, konnten doch die vorhandenen Schwierigkeiten, ja die ganze Größe der Aufgabe erst im Laufe längerer Anwendung der neuen Methoden erfaßt werden. Wenn heute in der Darstellung der Ergebnisse phylogenetischer Forschung demgegenüber eine gewisse Zurückhaltung zu beobachten ist, so ist dies keineswegs auf einen Mißerfolg oder auf geringere Wertung der Richtung zurückzuführen, sondern auf eine ruhigere, ja nüchternere Auffassung, die anderseits geradezu die Voraussetzung eines dauernden Aufbaues ist. Die Stammesgeschichte der Organis-

menwelt erscheint uns heute als ein so kompliziertes Phänomen, daß wir gar nicht hoffen können, dasselbe in absehbarer Zeit zu überblicken; unsere Aufgabe muß noch für lange Zeit darin bestehen, schrittweise und mit gründlicher und vorsichtiger Vorbereitung jedes Schrittes uns der Erkenntnis zu nähern.

Stammbäume und phyletische Systeme, wie sie sich in der Literatur finden, sind meist nichts anderes als kurze und prägnante Ausdrucksweisen für subjektive Meinungen oder Darstellungen des momentanen Standes der Erkenntnis. Sie sind, um dies gleich hier zu sagen, unzulängliche Darstellungsmittel, weil sie der Kompliziertheit des natürlichen Vorganges gar nicht zu folgen vermögen. Damit soll der Wert dieser Darstellungen nicht negiert werden; es soll nur betont sein, daß es sich bei ihnen noch nicht um definitive Ergebnisse, sondern nur sozusagen um Annäherungswerte handeln kann.

Die großen Schwierigkeiten der phylogenetischen Forschung sind darin begründet, daß es sich hier um die Rekonstruktion des Bildes eines unendlich komplizierten, außerordentlich große Zeiträume hindurch sich abspielenden Vorganges handelt. Die Beobachtung und das Experiment können nicht direkte Resultate liefern, sondern nur das Material, welches erst für die Rekonstruktion geistig verarbeitet werden muß. Wesentliche Fortschritte setzen das eine Mal die Entwicklung ganzer wissenschaftlicher Disziplinen voraus, deren Ergebnisse erst verwertet werden müssen, das andere Mal glückliche Funde und Entdeckungen, welche selten planmäßig herbeigeführt, meist nur abgewartet werden können. Eine Schwierigkeit, deren sich viele Forscher oft gar nicht bewußt sind, liegt auch darin, daß die phylogenetische Forschung erst zu einer Zeit einsetzte, in der durch die Systematik gewisse Organismengruppen schon scharf umgrenzt und allgemein als solche aufgefaßt waren. Unwillkürlich war man bemüht, die Phylogenie dieser gegebenen Gruppen zu erforschen, statt erst die Ergebnisse stammesgeschichtlicher Detailforschung zur Konstruierung der Gruppen zu verwerten.

Trotz all dieser Schwierigkeiten ist die Summe unserer Kenntnisse über die Stammesgeschichte der Organismen bereits eine sehr stattliche.

Treten wir jenem Teile dieser Kenntnisse, der sich auf die Pflanzenwelt bezieht, näher, so ist zunächst im Sinne des eben Gesagten die Frage zu erörtern, ob wir die Entwicklung des Pflanzenreiches überhaupt als etwas Einheitliches betrachten können, d. h. ob die Organismen, welche wir usuellerweise als „Pflanzen“ zusammenfassen, eine entwicklungsgeschichtlich einheitliche Gruppe darstellen. Der Begriff „Pflanze“ ist nicht entstanden durch Zusammenfassung genetisch zusammengehörender, sondern durch Zusammenfassung physiologisch ähnlicher Organismen. Die Fähigkeit der Assimilation anorganischer Verbindungen im Lichte unter Beteiligung spezifischer Eiweißverbindungen und eine Reihe damit im engsten Zusammenhange stehender Eigentümlichkeiten hat die Abgrenzung der Pflanzen- gegenüber der Tierwelt ermöglicht. Daß eine solche physiologische Übereinstimmung auch bei sehr verschiedener phylogenetischer Herkunft möglich wäre, liegt auf der Hand. Die Beachtung dieses Umstandes führt zu der Erwägung, daß die Entwick-

Schwierigkeiten  
der  
phylogenetischen  
Forschung.

Phylogenie des  
Pflanzenreiches.

lung der Pflanzenwelt nicht notwendigerweise eine einheitliche, monophyletische gewesen sein muß, sondern daß das, was wir Pflanzen nennen, auch eine polyphyletisch entstandene Organismengruppe sein kann.

Wenn man von der Stammesgeschichte der Pflanzenwelt spricht, so denkt man allerdings in der Regel an jenen Entwicklungsprozeß, welcher in der Ausbildung der Blütenpflanzen seinen Abschluß fand. In dieser Einschränkung kann von einer monophyletischen Entwicklung der Pflanzenwelt gesprochen werden, die, wie weiterhin gezeigt werden soll, sich im großen und ganzen heute schon überblicken läßt. Dagegen zeigt sich immer deutlicher, daß neben jener großen Entwicklungsreihe einige andere Reihen existieren, welche zu so hoch organisierten Formen, wie es die Blütenpflanzen sind, nicht geführt haben, so z. B. die Spaltpflanzen, die sog. Schleimpilze, die Rotalgen, Braunalgen u. a.; indem wir üblicherweise auch diese als Pflanzen bezeichnen, können wir von einer polyphyletischen Entwicklung der Pflanzenwelt sprechen.

Monophyletische  
oder  
polyphyletische  
Entwicklung.

Die ursprüngliche Herkunft aller pflanzlichen Organismen ist in Dunkel gehüllt. Eine Reihe von Tatsachen spricht dafür, daß die Anfänge aller pflanzlichen Entwicklungsreihen in Organismen zu suchen sind, welche etwa den heute lebenden wasserbewohnenden einzelligen Flagellaten morphologisch und physiologisch ähnlich gewesen sein mögen. Eigentümlichkeiten der Flagellaten sind nämlich in allen pflanzlichen Entwicklungsreihen ziemlich weit hinauf zu verfolgen. Die deutlichen Beziehungen vieler Flagellaten zu tierischen Organismen andererseits ermöglichen Vorstellungen von einem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang aller Organismen überhaupt: Flagellaten-ähnliche Organismen haben sich in physiologischer Hinsicht nach zwei Richtungen entwickelt; die eine charakterisiert das tierische Leben, die andere führte zu Lebewesen, die wir Pflanzen nennen.

Ursprung des  
Pflanzenreiches

Diejenigen pflanzlichen Entwicklungsreihen, welche, wie schon erwähnt, es nicht bis zu jener Organisationshöhe brachten, die dann zur Ausbildung der Blütenpflanzen führte, fassen wir als Thallophyten zusammen. Damit wollen wir sagen, daß es pflanzliche Organismen sind, die — bei aller unendlichen Mannigfaltigkeit ihrer Gestalt und ihres Aufbaues — jene regelmäßige Gliederung in eine Anzahl von stets wiederkehrenden, wenn auch je nach der Funktion sehr verschieden gebauten, Organen vermissen lassen, wie wir sie bei den Kormophyten oder Sproßpflanzen finden. Diese sogenannten „Grundorgane“ der Kormophyten sind Wurzel, Stamm und Blatt. Es ist nicht schwer, eine Erklärung für diesen Unterschied zu finden. Die Kormophyten sind jene autotrophen, d. h. selbständig assimilierenden höheren Pflanzen, welche — wie noch weiterhin darzulegen sein wird — sich an das Landleben anpaßten; die autotrophen Thallophyten sind von Anfang an Wasserpflanzen. Die autotrophe Landpflanze braucht ein der Befestigung und Nahrungsaufnahme dienendes Organ, das ist die Wurzel; sie braucht im Lichte ausgebreitete Assimilationsorgane, das sind die Blätter; der Stamm stellt die leitende Verbindung zwischen Wurzel und Blättern her und fungiert als deren Träger. Die autotrophe Wasserpflanze braucht diese Gliederung nicht.

Thallophyten und  
Kormophyten.

Die Kormophyten sind jene große Entwicklungsreihe der Pflanzen, welche zur Ausbildung der Blütenpflanzen führte; der Name *Cormophyta* ist daher die Bezeichnung für eine phylogenetisch einheitliche Pflanzengruppe. Die Bezeichnung *Thallophyta* dagegen ist nichts anderes als eine morphologische Zusammenfassung verschiedener Entwicklungsreihen, die eine bestimmte Organisationshöhe nicht erreichten.

Wie schon bemerkt, hat sich die Überzeugung Bahn gebrochen, daß innerhalb der *Thallophyta* mehrere Entwicklungsreihen zu konstatieren sind, welche keine direkten genetischen Beziehungen zueinander haben, wir nennen diese Reihen Pflanzenstämme. Wie groß die Zahl dieser Stämme ist, darüber sind die Meinungen noch nicht geklärt. Der Verfasser hat den Versuch gemacht, sechs solcher Reihen zu präzisieren. Kleiner ist die Zahl gewiß nicht, eher wäre es denkbar, daß sich noch die Notwendigkeit einer weiteren Spaltung herausstellen wird. Diese 6 Stämme können als die der Schleimpilze (*Myxophyta*), Spaltpflanzen (*Schizophyta*), Panzeralgen (*Zygophyta*), Braunalgen (*Phaeophyta*), Rotalgen (*Rhodophyta*) und Lagerpflanzen im engeren Sinn (*Euthallophyta*) bezeichnet werden.

Die entwicklungsgeschichtliche Höhe, welche diese Stämme erlangten, ist außerordentlich verschieden. Sie ist verhältnismäßig gering bei den Myxophyten und Schizophyten, welche in ihrer Organisation überhaupt sehr isoliert dastehen. Die Schizophyten sind durchwegs einzellig, zeigen einen Zellbau von so geringer Differenzierung, wie sie sich sonst bei Pflanzen und Tieren nicht findet, und vermehren sich ausschließlich auf asexuelle Weise. Sie gliedern sich in eine autotrophe, anorganische Stoffe assimilierende Gruppe, die Spaltalgen, und in eine heterotrophe, organische Stoffe als Nahrung aufnehmende Gruppe, die Spaltpilze. Überaus bemerkenswert ist die große Mannigfaltigkeit der ernährungsphysiologischen Vorgänge, welche die heterotrophe Gruppe der Schizophyten aufweist und welche die bekannte

allgemein biologische Bedeutung dieser Organismengruppe bedingt. Die Myxophyten sind durch die membranlosen vegetativen Stadien ausgezeichnet, welche morphologisch und physiologisch an die tierischen Rhizopoden, z. B. Amöben erinnern. Den Abschluß ihrer Entwicklung kennzeichnen Formen mit recht kompliziert gebauten Sporenbehältern, die auf ganz anderem Wege zustande kommen, als die sporenerzeugenden Organe anderer Thallophyten.

Eine interessante Organismengruppe stellt der Stamm der Zygophyten dar. Mit Formen beginnend, die sich den Flagellaten anschließen, hat dieser Stamm eine unendliche Fülle von Formen erzeugt unter Beibehaltung der Einzelligkeit. Es braucht nur an die hierher gehörenden Peridinien, Kieselalgen und Desmidiaceen erinnert zu werden, um ein Bild von dieser Mannigfaltigkeit hervorzurufen. Trotz der Einzelligkeit haben die Zygophyten eine relativ bedeutende Höhe der Organisation erreicht; schon die außerordentliche Komplikation des Membranbaues, der uns heute noch Rätsel zu lösen gibt, beweist dies.

Während in den drei bisher besprochenen Pflanzenstämmen uns Organismengruppen vorliegen, welche bei aller Mannigfaltigkeit innerhalb der er-

Stämme der  
Thallophyten.

Schizophyta.

Myxophyta.

Zygophyta.

reichten Organisationshöhe doch eine gewisse Grenze der Entwicklung nicht überschritten haben, was uns bestimmt, selbst die abgeleiteten Formen noch als Protophyten zu bezeichnen, treten uns in den drei andern Stämmen der Thallophyten Formenkreise entgegen, welche mit relativ einfachen einzelligen Formen beginnend allmählich reiche Differenzierung ihrer vielzelligen Organe erlangt haben.

Dies gilt zunächst von den Phaeophyten und Rhodophyten, zwei Pflanzenstämmen, deren Vertreter sich heute, abgesehen von ganz vereinzelt abgeleiteten Ausnahmefällen, im Meere finden. Die höchst entwickelten Formen zeigen reiche Gliederung im anatomischen und im Organbaue. Es kommt bis zur Ausbildung von wurzel-, blatt- und stammähnlichen Organen, bis zur Ausbildung eines deutlichen Generationswechsels, also bis zur Erreichung jener Organisationshöhe, welche die einfachsten Kormophyten charakterisiert. Wir haben den Eindruck, als wenn der Höhepunkt der Entwicklung unter Beibehaltung des Lebens im Meere, aber unter voller Ausnutzung der Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen in demselben, erreicht worden wäre.

Ähnliches gilt von dem Stamme der Euthallophyten, nur sind hier die Verhältnisse durch Ausbildung einer großen Gruppe heterotropher, saprophytisch oder parasitisch lebender Organismen, der Pilze, kompliziert worden. Die autotrophe Entwicklungsreihe ist die der *Chlorophyceae*. Es ist bisher noch nicht gelungen, dieselben in ein einheitliches phylogenetisches System zu bringen, es fehlt daher auch nicht an Stimmen, welche an der Einheitlichkeit dieser Reihe zweifeln; immerhin bietet sie uns im allgemeinen das Bild einer Pflanzengruppe, welche mit einfachsten, flagellatenartigen Organismen beginnend bis zu jener Höhe aufsteigt, welche bei dauerndem Leben im Wasser nicht überschritten zu werden braucht.

Überaus interessant ist die schon erwähnte heterotrophe Klasse der Euthallophyten, das ist die der Pilze. Ihre Phylogenie ist noch durchaus nicht geklärt; es gibt Typen, die heute lebenden Chlorophyceen noch sehr nahe stehen, es gibt anderseits Typen, welche ganz bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit Rhodophyten aufweisen. Es wäre daher möglich, daß die Pilze phylogenetisch überhaupt nicht homogen sind, daß diese Organismengruppe polyphyletisch entstand. Darin stimmen aber alle Anschauungen überein, daß die Pilze entwicklungsgeschichtlich auf ‚Algen‘, also auf autotrophe, wasserbewohnende Thallophyten zurückzuführen sind und sich an die heterotrophe Lebensweise außerhalb des Wassers angepaßt haben. Der Mangel, respektive Verlust des Chlorophylls oder physiologisch analog wirkender Stoffe ist damit leicht in Einklang zu bringen; auch das Fehlen respektive der Verlust der sexuellen Fortpflanzung durch Vermittlung von im Wasser schwimmenden Spermatozoiden, die Tendenz der Ausbildung von „Fruchtkörpern“, welche die Fortpflanzungsorgane umhüllen, hängt damit zusammen.

Wie noch darzulegen sein wird, haben wir allen Grund anzunehmen, daß auch die Kormophyten aus „algenähnlichen“ Thallophyten in Anpassung an das Landleben entstanden sind. Pilze und Kormophyten stellen in dieser Hinsicht zwei überaus bemerkenswerte analoge Entwick-

lungsreihen dar, die ersteren repräsentieren den Typus der Landpflanzen mit heterotropher Ernährung, die letzteren jenen mit autotropher Ernährung. Der ganz verschiedene morphologische Bau hängt mit dieser Verschiedenheit der Ernährung zusammen; trotzdem fehlen auch morphologische Analogien nicht. Bei den Kormophyten erfolgt der Übergang vom Wasser- zum Landleben, wie wir sehen werden, durch Vermittlung des Generationswechsels; dasselbe gilt von den Pilzen. Geradeso wie bei den Kormophyten beruht die fortschreitende Anpassung an das Landleben bei den Hauptgruppen der Pilze, den Ascomyceten und Basidiomyceten, auf dem allmählichen Zurücktreten der geschlechtlichen, dem Wasserleben noch stärker angepaßten Generation und in der parallel damit vor sich gehenden stärkeren Entwicklung der ungeschlechtlichen Generation. Die Analogie läßt sich noch weiter verfolgen. Das Landleben schuf für die Kormophyten jene unendliche Vielfältigkeit der Lebensbedingungen, welche in der Formenfülle, in der großen Zahl von Familien, Gattungen und Arten zum Ausdruck kommt; dieselbe Formenfülle charakterisiert die Pilze und erschwert ihre systematische Behandlung. Das Landleben ermöglichte bei den Kormophyten die Anpassung an Verbreitungsfaktoren, die den Wasserpflanzen fehlen, wie bewegte Luft und Tiere; an dieselben Faktoren hat sich auch das Heer der Pilze in der mannigfachsten Weise angepaßt. Wenn Möller gewisse Bauchpilze, die zuckerhaltige Flüssigkeiten, Duftstoffe und Farben produzieren, um damit Tiere anzulocken, welche die Verbreitung der Sporen bewirken, als „Pilzblumen“ bezeichnete, so ist dies nicht nur ein bildlicher Ausdruck, sondern die berechtigte Bezeichnung für eine sehr bemerkenswerte phylogenetische Analogie.

Zweimal ist es demnach der Pflanzenwelt gelungen, den Weg zu höherer pflanzlicher Organisation durch das Mittel der Anpassung an das Landleben zu finden: einmal durch die Ausbildung des Pilztypus, das zweitemal durch die Erlangung des Baues der Kormophyten.

Kormophyten.

Wenden wir uns der Betrachtung jenes großen Pflanzenstammes zu, welcher in den Blütenpflanzen seine letzte Ausgliederung erfahren hat, so kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, daß außer den Blütenpflanzen, den Anthophyten, ihm auch die Moose (Bryophyten) und Farnpflanzen (Pteridophyten) angehören. Wir fassen deshalb, wie schon gesagt, alle diese Pflanzen als Sproßpflanzen (*Cormophyta*) zusammen und gelangen damit zu einem phylogenetisch begründeten systematischen Begriff.

Herkunft der Kormophyten.

Die Kormophyten zeigen schon in ihren einfachsten Vertretern hohe Organisationsbildung; es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß schon diese keine ursprünglichen Typen darstellen, sondern daß ihnen solche von einfacherem Baue vorausgegangen sind. Man hat mehrfach den Versuch gemacht, phylogenetische Beziehungen zwischen den einfachsten Kormophyten, den Moosen, und Vertretern der früher besprochenen Stämme der Thallophyten ausfindig zu machen und dabei insbesondere auf die Grünalgen (die Chlorophyceen) und die Braunalgen (*Phaeophyta*) die Aufmerksamkeit gelenkt. In der Tat sind Ähnlichkeiten mit diesen Typen vorhanden, wurde ja doch schon hervor-

gehoben, daß diese Thallophytengruppen sich knapp bis an die Grenze der Organisationshöhe der Kormophyten entwickelt haben; unzweifelhafte Beweise für einen phylogenetischen Zusammenhang der einfachsten Kormophyten mit den heutigen Repräsentanten der genannten Stämme wurden aber noch nicht erbracht. Dies bestimmt uns auch dazu, den Stamm der Kormophyten systematisch von den Stämmen der Thallophyten scharf zu trennen.

Wenn wir also auch nicht in der Lage sind, einen bestimmten Formenkreis der Thallophyten als Vorläufer der Kormophyten zu bezeichnen, so steht doch nichts im Wege, die letzteren von einem Typus abzuleiten, der durch die heute lebenden höheren, wasserbewohnenden, autotrophen Thallophyten repräsentiert ist; vieles spricht dafür, daß wir hierzu vollauf berechtigt sind.

Nehmen wir Pflanzen vom Typus der Chlorophyceen oder Phaeophyten als Vorläufer der Kormophyten an, dann ergeben sich Gesichtspunkte, welche die ganze Fortentwicklung des Kormophytenstammes verständlich erscheinen lassen, mit der Gesamtheit der morphologischen und physiologischen Eigenart derselben im Einklange stehen und damit auch auf jene Annahme im bestätigenden Sinne zurückwirken. Die Chlorophyceen und Phaeophyten stellen jenes Stadium der Entwicklung dar, in welchem sich die ganze Ontogenie im Wasser abspielte. Eine Differenzierung des Organismus — mag sie sonst noch so weit gehen — in mehreren Medien entsprechende Organkomplexe oder Organe ist nicht eingetreten und nicht erforderlich. Die Fortentwicklung der Thallophyten zu einfachsten kormophytischen Pflanzen ist gleichbedeutend mit der Umbildung derselben aus Wasser- in Landpflanzen durch Vermittlung eines sozusagen amphibischen Stadiums, in welchem eine Differenzierung im Sinne einer Anpassung an zwei Medien erfolgte.

Es ist überaus anziehend, diesen Übergang schrittweise zu verfolgen, und die Deutung einer Reihe schon längst bekannter Eigentümlichkeiten der einfacheren Kormophyten im Sinne dieses Überganges gehört zu den wertvollsten Errungenschaften der Botanik im 19. Jahrhundert.

Der Weg, auf dem die Anpassung an zwei Medien, damit also der Übergang zur Landpflanze, erfolgte, war — wie schon früher erwähnt — die Ausbildung eines Generationswechsels, d. h. die Ausbildung von zwei verschiedenen Organkomplexen, welche mit je einer Art der Fortpflanzung abschließen und miteinander im Laufe der Ontogenie abwechseln. Andeutungen eines solchen Generationswechsels sind schon bei den Chlorophyceen vorhanden, er findet sich bei den Phaeophyten und Rhodophyten, er beherrscht die Gesamtentwicklung der Bryophyten und Pteridophyten. Von den beiden Organkomplexen, den sogenannten Generationen, zeigt der eine — die Geschlechtsgeneration der Moose und Farnpflanzen, der Gametophyt — in hohem Maße die Abhängigkeit von der wenigstens zeitweisen Benetzung durch liquides Wasser; dieselbe ist nötig für die Nahrungsaufnahme wie für die Fortpflanzung, bei welcher im Wasser schwimmende Spermatozoiden als männliche Fortpflanzungsorgane fungieren. Die zweite Generation — die ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt — erweist sich als im viel höheren Maße unabhängig

Entwicklung der  
Kormophyten.

Der Generations-  
wechsel und seine  
Bedeutung für die  
Entwicklung der  
Kormophyten.

Bryophyten,  
Pteridophyten.

von der Benetzung, sie steht nur zum Zwecke der Nahrungsaufnahme mit wasserhaltigen Substraten in Verbindung und hat dieser Verbindung dienende Organe ausgebildet. Schrittweise läßt sich nun bei Betrachtung der einfacheren Kormophyten die Rückbildung der geschlechtlichen und die Fortbildung der ungeschlechtlichen Generation verfolgen, d. i. im Sinne des früher Gesagten die fortschreitende Umbildung zur Landpflanze. Die Ausbildung von geregelten Wasserleitungsbahnen, von getrennten nahrungsaufnehmenden und assimilierenden Organen in der ungeschlechtlichen Generation (Wurzeln und Blätter) hängt damit zusammen. Bei den höchststehenden, den heterosporen Farnpflanzen ist die geschlechtliche Generation bereits so reduziert, daß sie nur gerade noch hinreicht zur Ausbildung der Geschlechtsorgane. Die Notwendigkeit der tunlichsten Abkürzung der Entwicklung dieser Generation bewirkt, daß ihr schon in der vorausgegangenen ungeschlechtlichen Generation organbildend sozusagen vorgearbeitet wird, daß schließlich die Teile der geschlechtlichen Generation auf denen der ungeschlechtlichen entstehen und von ihnen ernährungsphysiologisch ganz abhängig werden, womit äußerlich der Generationswechsel aufgehoben erscheint, die ganze Pflanze zur Landpflanze geworden ist.

Gymnospermen.

Mit der Ausbildung der Gymnospermen, der nacktsamigen Blütenpflanzen, ist dieser Schritt vollzogen gewesen. Die Entdeckung der Spermatozoidenbefruchtung bei *Gingko* und den Cycadeen, die der großen ausgestorbenen Pflanzengruppe der Cycadofiliceen in den letzten Jahrzehnten, ferner die bis in die kleinsten Details durchgeführte Homologisierung der Fortpflanzungsorgane der Gymnospermen mit jenen der Pteridophyten hat viel dazu beigetragen, um dieses wichtige Stadium in der Phylogenie der Pflanzenwelt aufzuklären.

Innerhalb der Gymnospermen vollzieht sich nun der Übergang von der Befruchtung durch im Wasser schwimmende Spermatozoiden (das dazu nötige Wasser wird zuletzt von dem weiblichen Fortpflanzungsorgane selbst ausgeschieden) zu der durch den Pollenschlauch, der zuerst als Befestigungsorgan für die männlichen Fortpflanzungsorgane, die Pollenkörner, diene und dann die Überleitung des Inhalts derselben selbst übernahm. Bei Übertragung des männlichen Fortpflanzungsorganes, des Pollenkornes, zum weiblichen, der Samenanlage, trat die bewegte Luft als Agens ein; bei den abgeleiteten Gymnospermen sehen wir bereits Insekten diese Übertragung besorgen.

Angiospermen.

Bei den bedecktsamigen Blütenpflanzen, den Angiospermen, endlich erlangt die Anpassung an das Landleben in mehrfacher Hinsicht die höchste Ausbildung. Sie äußert sich in der reichen Gliederung der vegetativen Teile, vor allem aber der mit der Fortpflanzung in Verbindung stehenden Organe. Die weiblichen Organe erhalten wirksame Schutzeinrichtungen (Fruchtknoten), die Übertragung der Pollenkörner an die zur Befruchtung geeigneten Stellen erfolgt nicht mehr nur durch den Wind, sondern immer mehr durch Tiere. Dementsprechend erfahren auch die mit dem Befruchtungsvorgange indirekt in Zusammenhang stehenden Organe (Blütenteile) Veränderungen. Die Blüte nimmt immer regelmäßiger Formen an, sie wird zu einem höchst sinnreichen Apparate, in welchem in einer geradezu unerschöpflichen, zum Teile der Vielgestaltigkeit

des Tierreiches folgenden Mannigfaltigkeit die mit fortschreitender Arbeitsteilung zusammenhängenden Einzelteile zu einer Funktion zusammenwirken, zur Ermöglichung und Sicherstellung des Fortpflanzungsvorganges.

Die Fortentwicklung der Gymnospermen zu den Angiospermen fällt demnach mit der Ausgestaltung der Blüte zusammen, jenes Organes, welches diese beiden Pflanzengruppen charakterisiert, was auch in deren Zusammenfassung als Blütenpflanzen (*Anthophyta*) zum Ausdruck kommt. Entwicklung  
der Blüte.

Die Blüten der Gymnospermen sind phylogenetisch leicht zu erklären. Sie stellen Ansammlungen von Blättern dar, welche den sporenerzeugenden Blättern der Farnpflanzen, den Sporophyllen, entsprechen. Schon bei einzelnen Farnpflanzen, wie bei den Bärlappen und Schachtelhalmen finden wir Anhäufungen von Sporophyllen, die als Vorläufer der Blüten angesehen werden können. Die Sporen der Pteridophyten sind bei dem Übergange derselben zu den Gymnospermen Organe der sexuellen Fortpflanzung geworden, indem in ihnen sich jene Teile entwickeln, welche die geschlechtliche Generation darstellen; die sie erzeugenden Blätter nennen wir bei den letzteren Fruchtblätter und Pollen-, beziehungsweise Staubblätter. In den Blüten der Gymnospermen kommen entweder nur Frucht- oder nur Pollenblätter vor, sie sind eingeschlechtig; außer diesen Blättern finden sich in ihnen nur solche Blattgebilde, welche, besonders im Knospenzustande, als Schutzorgane für jene fungieren. Die Abnahme der Zahl der Frucht- und Pollenblätter in der einzelnen Blüte, ihre Vereinfachung charakterisiert den Entwicklungsgang der Gymnospermen und findet ihre Erklärung darin, daß die Vereinigung zahlreicher Blüten zu Blütenständen oder eine Summe von die Wahrscheinlichkeit des Befruchtungsvorganges erhöhenden Anpassungen die Vereinfachung der einzelnen Blüte zuläßt.

Eine in neuerer Zeit viel diskutierte und für die Aufklärung der Phylogenie der Angiospermen sehr wichtige Frage ist die nach der Herkunft der Angiospermenblüte. Unmittelbar läßt sich diese von den Blüten der höheren Gymnospermen nicht ableiten; so lange diese Ableitung nicht sichersteht, ist sogar die Kluft, welche die Angiospermen von den Gymnospermen trennt, größer als die Kluft zwischen Pteridophyten und Gymnospermen, welche man lange Zeit für so bedeutend hielt, daß sie die Einteilung der Pflanzen in Kryptogamen und Phanerogamen veranlaßte, während sie heute nach den Forschungsergebnissen der letzten Jahrzehnte als nahezu geschwunden bezeichnet werden muß.

Wenn auch in bezug auf den Blütenbau bei den Angiospermen größte Mannigfaltigkeit herrscht, so läßt sich doch leicht ein allgemeiner Typus desselben konstruieren, dessen Modifikationen eben zu jener Mannigfaltigkeit führen. Dieser Typus unterscheidet sich von den Blüten der Gymnospermen durch die Zweigeschlechtigkeit, durch das doppelte Perianthium (Kelch und Blumenkrone), durch die zyklische oder nahezu zyklische Anordnung der Blütenteile, durch die vier Pollensäcke aufweisenden Antheren und — nicht in letzter Linie — durch die Ausbildung des vollständig geschlossenen, die Samenanlagen umhüllenden Fruchtknotens. Ein Versuch, das Zustandekommen dieses komplizierten und so zweckmäßigen Organes zu erklären, wird uns nur dann be-

friedigen können, wenn er — wie jeder phylogenetische Erklärungsversuch — nicht nur morphologisch zulässig, sondern auch ökologisch verständlich ist.

Zwei Theorien versuchen nun das Zustandekommen der Angiospermenblüte aufzuklären.

Die eine derselben (Pseudanthienlehre) betrachtet die Monochlamydeen unter den Dikotyledonen (hierher gehören beispielsweise die Kätzchenblütler, die nesselartigen Pflanzen u. a.) mit ihrem meist einfachen Perianthium, häufig eingeschlechtigen anemophilen Blüten als die relativ ursprünglichen und leitet deren Blüten von den Blütenständen relativ hochstehender Gymnospermen (selbstverständlich nicht der rezenten) ab. Das einfache Perianthium ist aus einem Deckblattwirtel hervorgegangen; die Stellung der Staubblätter über den Perianthblättern entspricht der Stellung der männlichen Blüten, deren je eine zu einem Staubblatte wurde; die Vierzahl der Pollensäcke entspricht der Annahme, daß je zwei Staubblätter der abgeleiteten Gymnospermenblüte zusammen ein Staubblatt lieferten. Der Blütenstandcharakter dieser ursprünglichen Angiospermenblüte macht es leicht verständlich, daß eine ganze weibliche Blüte, die ihrerseits auch nur aus Fruchtblättern besteht, in die Mitte der männlichen Blüte verlegt werden konnte, womit das Stadium der zwitterigen Blüte erreicht war. Das doppelte Perianthium entstand dadurch, daß ein Teil der Staubblätter seine mit der sexuellen Fortpflanzung zusammenhängenden Funktionen verlor und zu Anlockungsorganen für Insekten, d. i. zu Nektarien und weiterhin zu Blumenkronblättern wurde. Kelchblätter und Blumenkronblätter sind demnach verschiedener Herkunft, erstere entsprechen phylogenetisch den Deckblättern der Gymnospermen, letztere sind metamorphosierte Staubblätter.

Diese Theorie wird nicht bloß dadurch gestützt, daß sie sich nur auf morphologisch mögliche Vorgänge stützt, daß die angenommenen Zwischenstadien ohne Ausnahme in der rezenten Pflanzenwelt tatsächlich zu finden sind, daß eine ganze Reihe morphologischer Eigentümlichkeiten der Monochlamydeen damit im Einklang steht (Chalazogamie, Stellung der Staubblätter über den Perianthblättern, Vorkommen von Leitbündeln im Integumente der Samenanlage, häufiges Vorkommen von anemophilen Blüten usw.), sondern insbesondere auch dadurch, daß es möglich ist, den ganzen Umbildungsprozeß ökologisch verständlich zu machen.

Fast sämtliche Gymnospermen sind windblütig, die Mehrzahl der Angiospermen ist insektenblütig; die oben geschilderte typische Angiospermenblüte ist eine Insektenblüte. Es liegt nahe, die Umwandlung der Gymnospermenblüte in die Angiospermenblüte mit dieser Neuanpassung in Zusammenhang zu bringen. Die erste Veranlassung zum Besuche der Blüten durch Insekten bildete wohl in der Regel das Einsammeln von Pollen durch die Tiere. Dieser Insektenbesuch bedeutet aber das Eintreten eines überaus wichtigen und wirksamen Selektionsfaktors, welcher die Weiterentwicklung solcher Blüten begünstigte, die außer Pollen auch andere Nahrungsmittel und sonstige Anlockungsmittel darboten, bei denen also ein Teil der Staubblätter fertil blieb, während ein anderer Teil durch Nektar-, Duft- und Farbenproduktion zu speziellen Anlockungs-

mitteln, d. i. zu den Blumenkronblättern wurde. Hand in Hand mit dieser Blumenkronbildung mußte auch das Zwitterigwerden der Blüte eintreten. Ein Insektenbesuch war für die Pflanze nur wertvoll, wenn die Tiere nicht nur mit den Staubblättern, sondern auch mit den Narben in Berührung kamen; da den weiblichen Blüten die erwähnten primären Anlockungsmittel (Pollen und aus den Staubblättern hervorgegangene Blumenkronblätter) fehlten, mußten jene Fälle durch Selektion außerordentlich gefördert werden, in denen zufällig eine Vereinigung der männlichen und weiblichen Organe, mithin eine zwitterige Blüte zustande kam. Der Eintritt der Pollenverbreitung durch Tiere hatte also das Zwitterigwerden der Blüte und die Ausbildung des doppelten Perianths, das sind zwei der wesentlichsten Merkmale der Angiospermenblüte, zur notwendigen Folge.

Die zweite der erwähnten Theorien (Strobiluslehre) faßt die Reihe der *Polycarpicae* (hierher gehören von bekannteren Familien z. B. die Magnoliaceen, die Ranunkulaceen u. a.) unter den Dikotyledonen als die ursprünglichsten Typen derselben auf und bringt sie in direkte Beziehungen zu einem nur fossil bekannten ursprünglichen Typus der *Gymnospermae*, zu den *Bennettitinae*. Diese *Bennettitinae* sind bisher aus triasischen, Jura- und Kreideablagerungen bekannt geworden und durch sorgfältige und umfassende Untersuchungen in den wichtigsten Eigentümlichkeiten aufgeklärt. Sie waren von Cycadeen-ähnlichem Aussehen und besaßen Blütenzapfen, welche ein- oder zweigeschlechtig und von einer Perianth-artigen Hülle umgeben waren. Die Staubblätter standen wirtelig, waren bei manchen Formen farnblattartig geteilt, bei anderen Formen einfach und ähnelten dann tatsächlich den Staubblättern der Angiospermen. Die Fruchtblätter waren in großer Zahl zu einer zapfenartigen Bildung vereint und trugen am Ende je eine Samenanlage. Die Ableitung der Angiospermenblüte von dieser Bennettitinen-Blüte ist leicht, wenn man hypothetische Zwischenformen annimmt, welche insbesondere in bezug auf den Bau der Fruchtblätter den immerhin nicht unbeträchtlichen Abstand überbrücken. Es ist nicht zu leugnen, daß diese Theorie infolge ihrer Einfachheit etwas Bestechendes besitzt und dies hat ihr auch manche Freunde gewonnen. Gegen dieselbe sprechen aber insbesondere drei Momente. Zunächst ist von wirklichen Zwischenformen nichts bekannt geworden; solche wurden bisher nur theoretisch konstruiert; dann würde die Richtigkeit der Theorie voraussetzen, daß die *Monochlamydeae* unter den Dikotyledonen infolge Reduktion im Blütenbaue einfach geworden sind, was bisher in keiner Weise wahrscheinlich gemacht wurde; endlich fehlt bisher jeder Anhaltspunkt dafür, wie die oben erwähnten, zweifellos primitiven Eigentümlichkeiten dieser *Monochlamydeae*, die gewiß nicht auf Rückbildung beruhen, erklärt werden sollten. Es erscheint daher die Pseudanthienlehre trotz ihrer etwas weniger einfachen Annahmen morphologisch und ökologisch besser begründet.

Der oben geschilderte Übergang von den Monochlamydeen zu den Angiospermen mit doppeltem Perianthium dürfte sich mehrfach vollzogen haben, darum gibt es mehrere Reihen von solchen Angiospermen, die uns als Ausgangspunkte für weitere Entwicklungen erscheinen; dazu gehören z. B. die *Poly-*

Entwicklung der  
Angiospermen.

*carpicae*, die *Centrospermae* (hierher gehörig z. B. die *Chenopodiaceen*, *Amarantaceen*, *Caryophyllaceen* u. a.) und die *Tricoccae* (*Euphorbiaceae*). Versuchen wir es nun, in die Phylogenie der Angiospermen selbst tiefer einzudringen, so stellt sich uns eine große Schwierigkeit entgegen. Die Mannigfaltigkeit ist eine so große, der Unterschied in der Organisationshöhe andererseits kein sehr bedeutender, so daß es sehr schwer fällt, die einzelnen Entwicklungslinien zu verfolgen und voneinander zu trennen.

Monokotyledonen.

Zwei große Gruppen lassen sich leicht unterscheiden und sind in ihrer Selbständigkeit schon seit langem erkannt: die Monokotyledonen und die Dikotyledonen. Es ist kaum zweifelhaft, daß die ersteren bei sehr hohem Alter von einem Typus der letzteren abzuleiten sind und zwar kommen von Stammformen hierbei in erster Linie die *Polycarpicae* unter den Dikotyledonen in Betracht, eine Gruppe, der sowohl nach der Pseudanthium- wie nach der Strobiluslehre hohes Alter zukommt. Die Monokotyledonen zweigten mithin von den Dikotyledonen erst zu einer Zeit ab, in welcher diese schon in den Besitz von zwittrigen Blüten mit doppeltem Perianth gelangt waren und dies stimmt mit der Beschaffenheit der ursprünglichsten Monokotyledonen recht gut überein. Die heute lebenden Monokotyledonen zeigen einige Entwicklungsreihen, in welchen sich die fortschreitende Anpassung an bestimmte ökologische Faktoren verfolgen läßt, was andererseits das Zustandekommen dieser Entwicklungsreihen mit ihren oft recht weitgehenden morphologischen Umprägungen verständlich macht. — So zeigt die Reihe der *Helobiae* fortschreitende sekundäre Anpassung an das Wasserleben (extreme Formen bei den *Hydrocharitaceae*, *Potamogetonaceae*, *Najadaceae* u. a.); die *Glumiflorae* (Gräser) und *Cyperales* (Scheingräser) erscheinen uns als analoge Reihen mit weitgehender Anpassung an Anemophilie; in den *Scitamineae* und *Gynandrae* (z. B. *Orchidaceae*) treten uns Typen mit weitgehender und ungemein differenzierter Anpassung an die Bestäubung durch Tiere entgegen, während schließlich die *Spadiciflorae* (z. B. *Palmae*, *Araceae* u. a.) durch Vereinigung zahlreicher relativ einfacher Blüten zu dichten vielblütigen Infloreszenzen sich die ökologischen Vorteile dieser Organisation sicherten.

Dikotyledonen.

Was die Dikotyledonen anbelangt, so stellt die Abstufung in der Organisation, welche die Aufeinanderfolge der Gruppen: *Monochlamydeae* (einfaches Perianth) — *Dialypetaleae* (doppeltes Perianth mit freien Blumenkronblättern) — *Sympetalae* (doppeltes Perianth mit verwachsenen, d. h. zu einer einheitlichen Bildung verbunden erscheinenden Blumenkronblättern) andeutet, zwar im großen und ganzen einen Entwicklungsweg dar, doch wäre es unrichtig, wenn man annehmen wollte, daß dieser Weg nur einmal eingeschlagen wurde. Die Methode, welche uns in die Lage versetzen kann, aus dem Wirrsal von Formen die einzelnen wirklich zurückgelegten Wege der Entwicklung herauszufinden, besteht darin, daß wir den Stammbaum stückweise rekonstruieren, indem wir zweifellos zusammengehörnde Familien zu Reihen verbinden und dann den Versuch machen, die genetischen Beziehungen dieser Reihen zueinander zu erforschen.

Wenn wir dies tun, so gelangen wir bei den Dialypetaleen zu Gruppen von Reihen, welche als von je einem gemeinsamen Zentrum ausgehende Ausstrahlungen erscheinen. Ohne hier auf eine Charakteristik der Reihen näher eingehen zu können, sei erwähnt, daß es beispielsweise keine Schwierigkeiten bereitet, die Reihen der *Rhoeadales*, *Parietales*, *Guttiferales*, *Rosales* und *Myrtales* direkt oder indirekt vom Typus der *Polycarpicae* abzuleiten, während eine Gruppe anderer Reihen, wie die der *Columniferae*, *Gruinales*, *Terebinthales*, *Rhamnales*, *Celastrales* und *Umbelliflorae* einen anderen Ursprung zu haben scheint, der vielleicht in einem Typus liegt, welcher durch die rezenten *Tricoccae* repräsentiert wird.

Sympetalie dürfte bei den Dialypetaleen mehrfach eingetreten sein und es scheint vielleicht berechtigt, nach dem Vorgange E. Halliers die alte Unterklasse der *Sympetalae* als systematische Einheit in Zukunft aufzulassen und die Reihen derselben jenen Reihen der Dialypetaleen anzuschließen, zu denen sie phylogenetische Beziehungen haben. So erscheint es schon jetzt sehr wahrscheinlich, daß beispielsweise die *Tubiflorae* von den *Rosales*, die *Plumbaginales* von den *Centrospermae*, die *Ligustrales* von den *Celastrales*, die *Rubiales* von den *Umbelliflorae* abzuleiten sind usw.

Überblicken wir die Reihen der Dikotyledonen, so können wir auch bei vielen derselben die Faktoren erkennen, welche die Entwicklung und damit die Abzweigung von anderen Reihen beeinflußten. Es sind zumeist Anpassungen an bestimmte Lebensbedingungen. Die Endglieder mancher Reihen sind durch Zygomorphie der Blüten und damit durch extreme Anpassung an den Tierbesuch derselben gekennzeichnet, so die der *Rosales* (*Papilionaceae*) und *Tubiflorae* (*Scrophulariaceae*, *Labiatae* u. a.); in anderen Reihen tritt die Vereinigung relativ vereinfachter Blüten zu vielblütigen Infloreszenzen, welche in gewissem Sinne in ihrer Gesamtheit wie eine Blüte fungieren, hervor, so bei den *Umbelliflorae* und *Synandrae* (*Compositae*); wieder in anderen Reihen zeigt sich die fortschreitende Versenkung der Fruchtknoten in die Achse mit ihren ökologischen Vorteilen als die Entwicklung bestimmendes Moment, so bei den *Myrtales* und *Rhamnales*; xerophiler Bau ist charakteristisch für abgeleitete Typen der *Centrospermae* (*Cactaceae*); wohl charakterisierte, in ökologischer Hinsicht nach verschiedener Richtung einen besonders leistungsfähigen Apparat darstellende Blüten finden wir bei den Endgliedern der *Rhoeadales* (*Cruciferae*), *Contortae* (*Asclepiadaceae*) u. a.

Die oft gestellte Frage, welche Pflanzengruppe etwa als die höchstorganisierte bezeichnet werden kann, läßt sich nicht präzise beantworten. Zahlreiche Reihen der Blütenpflanzen haben, unabhängig voneinander sich entwickelnd, Endglieder hervorgebracht, die durch Reichtum der Differenzierung und Summierung überaus funktionsgemäßer adaptiver Einrichtungen uns den Eindruck des Höhepunktes pflanzlicher Organisation machen; es fällt uns in diesem Sinne schwer, zu entscheiden, ob wir etwa einer Komposite oder einer Orchidee, einer Papilionacee oder einer Aracee den Rang der höchstorganisierten Pflanze zusprechen sollen.

Höchstorganisierte Pflanzen.

## Neuere Literatur.

- ARBER E. A. N. and PARKIN J., On the Origin of Angiosperms. Journ. of Linn. Soc. London. XXXVIII. 1907.
- ATKINSON G. F., Some probl. in the evolution of the low. Fungi. Annal. mycol. VII. 1909.
- BENSON M., The origin of flow. Plants. N. Phytolog III. 1904.
- BESSEY C. E., Phylogeny and Taxonomy of the Angiosp. Bot. Gaz. XXIV. 1897.
- BOWER F. O., The origin of a Land Flora. 1908.
- CAMPBELL D. H., The struct. and developm. of mosses and ferns. 2. Ed. 1905.
- COOK O. F., Origin and evolut. of Angiosp. Proc. Wash. Akad. of Sc. IX. 1907.
- COULTER J. M., The Phylogeny of Angiosp. Decenn. public. Univ. Chicago. X. 1903.
- The Origin of Gymnosperms and the seed habit. Bot. Gaz. XXVI.
- Evolutionary tendenc. among Gymnosp. Bot. Gaz. XLVIII. 1909.
- and CHAMBERLAIN Ch. J. Morphology of Spermatoph. 1903.
- DAVIS B. M., The origin of the Archegoniat. Ann. of Bot. 1903.
- ENGLER A. und PRANTL K., Die natürl. Pflanzenfam. 1887—1909.
- FRITSCH K., Die Stellung der Monocotyledonen im Pflanzenreich. Bot. Jahrb. XXXIV. Beibl. Nr. 79.
- GOEBEL K., Die einfachste Form der Moose. Flora 1892, Erg.-Bd.
- HALLIER H., Über die Verwandtsch. d. Tubiflor. u. Ebenales. Abh. naturw. Ver. Hamburg. XVI. 1901.
- Entwurf d. nat. Syst. d. Blütenpfl. Bull. de l'herb. Boiss. 2. III. 1903.
- Ein zweiter Entwurf des nat. Syst. d. Blütenpfl. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXIII. 1905.
- Über *Juliania*, eine Terebinth.-Gttg. Dresden 1908.
- L'origine et le syst. phylet. d. Angiosp. Arch. Néerland. 1912.
- LOTSY J. P., Vorträge über botan. Stammesgeschichte. 3 Bände. Jena 1907—1911.
- OLIVER F. W., Pteridoph. and Angiosp. New Phytol. V. 1906.
- OLTMANN F., Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904—1905.
- PORSCH O., Über einige neue phylog. bemerkensw. Ergebn. der Gametophytenforsch. Festschr. d. naturw. Ver. Wien 1907.
- Vers. einer phylog. Erklärung d. Embryosackes u. d. dopp. Befruchtg. d. Angiosp. 1907.
- ROSEN F., Studien üb. d. natürl. Syst. d. Pflanzen in Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. VIII. 1902.
- SARGANT E., The Reconstr. of a race of prim. Angiosp. Ann. of Bot. XXII. 1908.
- The Evol. of Monoc. Bot. Gaz. XXXVII. 1904.
- The early hist. of Angiosperm. Bot. Gaz. XXXIX. 1905.
- SCHENCK H., Über d. Phylog. d. Archegoniat. Bot. Jahrb. XLII. 1908.
- SCHERFFEL A., *Phaeocystis globosa* nebst Beitr. üb. d. Phylog. nied. Organism. Wissensch. Meeresunters. N. F. IV. 1900.
- SCOTT D. H., The old Wood and the new. New Phytol. 1902.
- SENN G., Die gegenwärt. Strömung in d. System. d. Blütenpfl. 1909.
- TANSLEY A. T., Lect. on the evol. of the filicinean vasc. pl. New Phytol. 1907/08.
- WEITSTEIN R. v., Handb. d. system. Bot. 2. Aufl. 1911.
- Artikel „Blüte“ in Handwörterb. d. Naturw. Jena 1912.
- WIELAND G. R., The Williamsonias of the Mixteca alta. Botan. Gaz. XLVIII. 1909.
- WINKLER H., Zur Kritik d. Ans. üb. d. Entstehung der Angiospermenblüte. Jahrb. d. Schles. Ges. 1909.
- WORDDELL W. C., The orig. of the Flow. Sc. Progr. II 1907.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Monografien Allgemein](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [0016](#)

Autor(en)/Author(s): Wettstein Richard

Artikel/Article: [Phylogenie der Pflanzen 439-452](#)