Reinke. - Laminariaceae

1903

QK
569
L2R45
1903
BOT

SMITHSONIAN
INSTITUTION
LIBRARIES

From the Library of

E. YALE DAWSON

1903.

DIEI NATALIS
SERENISSIMI AC POTENTISSIMI PRINCIPIS
GUILELMI II

IMPERATORIS REGIS
FAUSTISSIMA SOLLEMNIA

QUORUM LAETITIAM ORATIO
A PROFESSORE PUBLICO ORDINARIO
ALFREDO SCHOENE

HABENDA INTERPRETABITUR
DIE XXVII MENSIS IANUARIII MCMIII.

IN MAGNA AULA UNIVERSITATIS HORA I POST MERIDIEM
CELEBRANDA

INDICUNT

RECTOR ET CONSISTORIUM ACADEMICUM
UNIVERSITATIS CHRISTIANAE ALBERTINAE KILIENSIS.

INEST:

*IOHANNIS REINKE DISSERTATIO PATRIO SERMONE SCRIPTA
DE EVOLUTIONE COMPARATIVA LAMINARIACEARUM.*

KILIAE.

PROSTAT IN LIBRARIA LIPSII ET TISCHERI
EX OFFICINA SCHMIDTII ET KLAUNIGII

1903.

Boston Society of Natural History.

FROM

The University

Received May 18, 1907.

DIEI NATALIS
SERENISSIMI AC POTENTISSIMI PRINCIPIS
GUILELMI II

IMPERATORIS REGIS
FAUSTISSIMA SOLLEMNIA

QUORUM LAETITIAM ORATIO

A PROFESSORE PUBLICO ORDINARIO

ALFREDO SCHOENE

HABENDA INTERPRETABITUR

DIE XXVII MENSIS IANUARIII MCMIII.

IN MAGNA AULA UNIVERSITATIS HORA I POST MERIDIEM
CELEBRANDA

INDICUNT

RECTOR ET CONSISTORIUM ACADEMICUM
UNIVERSITATIS CHRISTIANAE ALBERTINAE KILIENSIS.

INEST:

*IOHANNIS REINKE DISSERTATIO PATRIO SERMONE SCRIPTA
DE EVOLUTIONE COMPARATIVA LAMINARIACEARUM.*

KILIAE.

PROSTAT IN LIBRARIA LIPSII ET TISCHERI
EX OFFICINA SCHMIDTII ET KLAUNIGII

1903.

Studien

zur

vergleichenden Entwicklungsgeschichte
der Laminariaceen.

Von

J. Reinke.

4K
569
L2 F. 45
1943
BOT

Inhalt.

I. Beschreibender Teil.

	Seite
1. Vorbemerkungen	5
2. Laminaria	9
3. Saccorhiza	16
4. Agarum	18
5. Lessonia	21
6. Lessoniopsis	25
7. Nereocystis	28
8. Macrocystis	33
9. Alaria	39
10. Egregia	42
11. Schlussbemerkung	46

II. Theoretischer Teil.

12. Die Laminariaceen und das phylogenetische Problem	47
13. Die Laminariaceen und Haeckel's „biogenetisches Grundgesetz“	57

I. Beschreibender Teil.

1. Vorbemerkungen.

Die Laminariaceen¹⁾, von denen ich *Chorda* und *Adenocystis* ausschliesse, bilden trotz ihres Formenreichtums einen in sich geschlossenen Pflanzentypus, der durch plattenförmige, von mehr weniger zylindrischen, seltener zusammengedrückten Stielen getragene Assimilatoren charakterisiert wird. Jene endständige Spreite kann sich nach Art eines Palmenblattes zerteilen oder es können dem Stiel seitlich entspringende Blätter hinzukommen. Die Stiele haften mit einem scheibenförmigen oder wurzelartig zerteilten Fuss (Rhizom). Wie bei manchen Farnkrautwedeln können die Assimilatoren zugleich Träger der aus den Sporangien gehildeten Sori sein; in anderen Fällen tritt, wie bei anderen Farnkräutern, eine Sonderung in Assimilatoren und Reproduktoren ein, indem die Sori die Oberfläche besonderer „Sporophylle“ überziehen.

Der Bau der Fortpflanzungsorgane ist ein einheitlicher. Die als mehr weniger scharf umschriebene Flecke auf der Oberfläche des Laubes, selten der Stengelflügel und des Rhizoms auftretenden Sori bestehen aus zahlreichen länglichen, schlauchförmigen, einfächerigen Zoosporangien, zwischen denen dicht gedrängt einzellige Paraphysen entspringen, welche die Sporangien übergipfeln und ihrer Entwicklung Schutz gewähren. In den Sporangien werden Zoosporen vom Typus der Phaeosporeenschwärmer gebildet; sie sind alle von gleicher Gestalt und Grösse und keimen, ohne zu kopulieren. Ich halte in Übereinstimmung mit allen unsern Erfahrungen es für aussichtslos, noch einmal Geschlechtsorgane bei einer Laminariacee

¹⁾ Zur Orientierung der Leser sei hier ein für allemal auf die durch vortreffliche Abbildungen erläuterte Übersicht der Laminariaceen von Kjellman in dem Sammelwerk von Engler und Prantl verwiesen.

zu finden, und ist die lediglich ungeschlechtliche Fortpflanzung meines Dafürhaltens ein typischer biologischer Charakter der Laminariaceen.

Wegen der Ähnlichkeit im Bau der Sporangien und der Sori hat man auch *Chorda* und *Adenocystis* mit den Laminariaceen vereinigt; allein mir widerstrebt es, diese in ihrem ganzen Körper radiär gebauten Pflanzen zu den Laminariaceen zu stellen, obgleich mir wohl bewusst ist, dass in anderen Phaeosporeen-Gruppen radiäre und bilaterale Typen auf das engste mit einander verwandt sind; so die plattenförmigen und die radiären Spezies von *Asperococcus*, die Gattungen *Phyllitis* und *Scytosiphon*. Doch längst ist es in der Systematik anerkannt, dass ein und dasselbe Merkmal in einer Pflanzengruppe trennende Bedeutung haben kann, in einer anderen aber nicht; und verlangt man neben dem radiären Bau ein weiteres Merkmal, auf Grund dessen *Chorda* und *Adenocystis* von den Laminariaceen zu trennen sind, so erblicke ich ein solches darin, dass bei beiden Gattungen die ganze Körperoberfläche mit Ausnahme der Basis sich in einen Sorus umwandelt, was auch bei den einjährigen Laminariaceen nie geschieht, wo immer ein grosser Teil der assimilierenden Körperfläche ohne Sorusbildung bleibt. Ein drittes Unterscheidungsmerkmal der Laminariaceen in meinem Sinne ergibt sich aus der eigentümlichen Lage der Bildungsregion, des „Vegetationspunktes“, bei denselben. — Gern räume ich indess ein, dass wegen der Übereinstimmung in der Struktur der Sori *Chorda* und *Adenocystis* unter den Phaeosporeen als nächste Verwandte der Laminariaceen angesehen werden dürfen.

In der Mannigfaltigkeit der Formen, die vom gestielten, blattartigen Thallus sich steigert bis zu vollständiger Sonderung in Stamm und Blätter ergibt sich ein morphologischer Parallelismus der Laminariaceen zu den durch lediglich geschlechtliche Fortpflanzung sich auszeichnenden Fucaceen, ebenso zu mehreren Reihen der Florideen. Daneben liefern die Laminariaceen ein bemerkenswerthes Beispiel für die Unzulänglichkeit der an einer Pflanzengruppe gebildeten morphologischen Begriffe bei ihrer Übertragung auf eine andere.

Als „gestielten, blattartigen Thallus“ bezeichnet man gewöhnlich die Gestalt der *Laminaria saccharina* (vgl. unten Fig. 1). Man kann sie so nennen und dann noch von einem Rhizom oder Wurzel-

system sprechen, wodurch jener „Thallus“ am Substrate haftet. Aber warum soll man nicht auch sagen dürfen, *L. saccharina* sei ein gestieltes Blatt ohne zugehörigen Stengel, das aus der Basis des Blattstiels Wurzeln entwickelt? Warum endlich wollte man zurückweichen vor der Aussage, *L. saccharina* bestehe aus einem einfachen, unten bewurzelten Stengel und einem endständigen Blatte? Ich glaube, alle drei Bezeichnungsweisen liessen sich rechtfertigen; und wenn bei Phanerogamen terminale Blätter nur ausnahmsweise oder vielleicht gar nicht vorkommen, warum sollen sie bei Laminariaceen nicht die Regel bilden?

In entsprechender Weise kann man die später zu besprechenden Sporophylle von *Alaria*, *Pterygophora* etc. sowohl Blättchen eines Fiederblattes als auch seitlich dem Stengel entsprossene Blätter, den Stamm von *Lessonia* einen gespaltenen Stengel oder einen gespaltenen Blattstiel nennen; bei *Egregia* wird aber wohl jedermann nur von Sonderung in Stengel und seitliche Blätter sprechen wollen, obwohl auch hier eine Endspreite vorhanden ist. Ich glaube, die ganze nomenclatorische und begriffliche Schwierigkeit löst sich, wenn wir anerkennen, dass bei Phanerogamen und Farnen Stengel und Blattstiel etwas verschiedenes sind, dass beide aber bei den Laminariaceen begrifflich zusammenfallen. Einem einseitig morphologischen Standpunkte wird solche Auffassung wohl ketzerisch erscheinen; erwägt man aber, wozu Stengel und Blattstiele da sind, nämlich um die assimilierenden Spreiten zu tragen und auseinander zu halten, so wird man vielleicht nicht mehr davor erschrecken, dass es in einem engeren Verwandtschaftskreise Pflanzen geben soll, bei denen Stengel und Blattstiel begrifflich zusammenfallen, oder bei denen der Stengel in ein terminal stehendes Blatt übergeht. Der letzteren Auffassung neigt sich auch Kjellman zu, und ich meinerseits glaube, dass es für die Beschreibung der Laminariaceen das bequemste ist, bald von einem dem Stengel aufsitzenden Blatte, bald von Stiel und Spreite zu sprechen, je nachdem dadurch die Anschauung gefördert wird.

Nicht in extremer Begriffsklauberei erblicke ich das Ziel der Wissenschaft, sondern in anschaulichem Nachbilden der Tatsachen. Darum fühle ich auch gar keine Versuchung, für den „stipes“ und die „frons“ von *Laminaria* neue barbarisch klingende

Namen zu bilden, sondern ich überlasse es gerne Anderen, denen meine Bezeichnungen ungenügend erscheinen, auf diesem Gebiete terminologische Lorbeeren zu pflücken.

Ganz eigenartig ist die Lage der Zuwachs- oder Bildungsregion bei den Laminariaceen. Sie umfasst die Übergangsstelle zwischen Stiel und Endspreite beziehungsweise zwischen Stengel und Blatt. In ihr wächst der Stengel terminal in die Länge, das Blatt basal in die Länge und Breite. Dies intercalare Teilungsgewebe einen Vegetationspunkt zu nennen, widerstrebt mir wegen seiner Ausdehnung; nennt man doch auch das Cambium nicht Vegetationspunkt, und die Bildungsregion ist weniger ein embryonales als ein cambiales Gewebe. Aber der Name thut schliesslich auch hier wenig zur Sache. Thatsächlich zeigen die jüngsten Embryonen von Laminariaceen¹⁾ intercalare Zellteilung gleichförmig in ihrer ganzen Ausdehnung, die sich dann später auf die Übergangsstelle zwischen Stengel und Blattspreite lokalisiert.

Bemerkenswert ist die ansehnliche Grösse sämtlicher Laminariaceen, worin sie die Fucaceen übertreffen. Die kleinsten Arten sind wenigstens fusslang, die grössten gehören zu den Riesen des Pflanzenreiches, wie *Macrocystis* mit angeblich über 200 m langen Stengeln; auch die Lessonien mit ihren schenkeldicken Stämmen übertreffen in dieser Hinsicht alle übrigen Meeresgewächse. Solcher Grösse entspricht eine weitgehende Differenzierung der anatomischen Struktur, werden doch sogar Siebröhren bei ihnen ausgebildet²⁾. Wir können daher sagen, dass die Laminariaceen trotz ungeschlechtlicher Fortpflanzung hinsichtlich der Struktur wie der äusseren Gliederung die höchste Organisationsstufe unter den Algen erreichen.

Beachtung verdient auch die geographische Verbreitung der Laminariaceen. Sie finden sich zirkumpolar auf beiden Halbkugeln, fehlen aber den Tropen. Die Wärme des Wassers, nicht aber die Kälte setzt ihrer Verbreitung ein Hindernis entgegen; Kjellman beobachtete die Entwicklung riesiger Laminariaceen noch im nörd-

¹⁾ Vgl. Thuret in Ann. d. sciences nat. 3 Série tome 14 Taf. 30 Fig. 10.

²⁾ Auf den histologischen Bau der Laminariaceen ist in dieser Abhandlung nicht eingegangen worden, um den Umfang derselben nicht zu sehr zu erweitern. Ich verweise in dieser Hinsicht besonders auf die ausgezeichnete Schrift von N. Wille: Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen, Christiania 1897.

lichen Eismeer in einer Breite, wo die Temperatur des Wassers stets unter dem Nullpunkte bleibt. Von den Polen aus folgen die Laminariaceen in ihrer Verbreitung äquatorwärts den Strömungen kalten Wassers; wird dasselbe zu warm, so gehen sie zu Grunde. Der grösste Reichtum an Formen (Gattungen und Arten) finden sich im nördlichen stillen Ocean.

In neuerer Zeit sind zwei Versuche hervorgetreten, die Gattungen der Laminariaceen auf Grund vergleichend-morphologischer Betrachtungen zu klassifizieren, der eine von Setchell¹⁾, der andere (in der bereits erwähnten Arbeit) von Kjellman. Ich habe mich in der Reihenfolge der Schilderungen an Setchell angeschlossen, der die Formen um drei Grundtypen gruppiert, um den Typus von *Laminaria*, von *Lessonia* und von *Alaria*; er unterscheidet danach Laminarideen, Lessonideen, Alarideen. Die Laminarideen zerfallen wieder in Laminarien und Agareen, die Lessonideen in Lessonien und Macrocysteen, die Alarideen in Alarien, Ecklonien und Egregien. In diese Tribus werden die Gattungen eingereiht.

Die nachfolgenden Studien wurden ausgeführt nach den Exemplaren des Kieler Universitätsherbariums, des Hamburger Herbariums und des Herbarium Reinbold; ich benutze die Gelegenheit, Herrn Prof. Zacharias und Herrn Major Reinbold meinen herzlichen Dank zu sagen für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der sie mir die Exemplare ihrer Sammlung zur Verfügung stellten. Ebenso habe ich Herrn Prof. Setchell zu danken für die freundliche Übersendung einiger vollständiger Exemplare von *Lessonia litoralis*, sowie Herrn Dr. Kuckuck für einige Laminarien von Helgoland. — Die Figuren der Arbeit sind von Herrn Maler Fürst gezeichnet.

2. *Laminaria*.

Ich beginne mit der auch in der Ostsee und bei Helgoland wachsenden *Laminaria saccharina*, von der Figur 1 ein verkleinertes Abbild giebt. Aus der Basis des Stengels (stipes) entspringen gabelig geteilte Wurzeln, oder wie sie gewöhnlich genannt werden, Hapteren, die dem Substrate sich eng anschmiegen und so ein vorzügliches Haftorgan, den „holdfast“ der englischen Autoren, bilden. Nach oben wird der zylindrische Stengel gleichsam in die Breite gezogen, er geht allmählich in das plattenförmige Endblatt

¹⁾ Setchell, On the Classification and geographical Distribution of the Laminariaceae (Transactions of the Connecticut Academy 1893).

Fig. 1.

Laminaria saccharina,
fruchtende Pflanze;
bei s der Sorus;
 $\frac{1}{8}$ der natürl. Grösse.
(Aus Reinke, Lehrb.
der Botanik.)

über, auf dessen oberer Hälfte der Umriss eines Sorus gezeichnet ist. An der Übergangsstelle von Stengel und Blatt bleibt das Gewebe dauernd teilungsfähig, wodurch einerseits ein gewisser Längenzuwachs des Stengels, andererseits die jährliche Erneuerung der Blattspreite herbeigeführt wird. Durch letztere wird die Pflanze zu einer perennierenden; indem aus der Basis im Herbst und Winter die Spreite einen neuen Zuwachs erfährt, wird der alte, fruktifiziert habende Teil derselben vorwärts geschoben und schliesslich abgestossen. Die neue Spreite wird gewöhnlich ein wenig breiter als die alte, wodurch eine mit den Jahren wachsende Steigerung der Blattbreite herbeigeführt werden kann.

Die jüngsten, aus der sich teilenden Spore hervorgehenden embryonalen Stadien der Pflanze sind unbekannt. Dagegen bildet schon Kützing¹⁾ ganz junge, höchstens halbjährige Individuen ab, die auch bereits die Sonderung in kurzen Stipes und plattenförmige Frons erkennen lassen, dagegen mit einer kreisrunden Haftscheibe dem Substrate aufsitzen. Ich selbst²⁾ gab eine genauere Darstellung einer solchen im ersten Jahre der Entwicklung stehenden Keimpflanze, bei der ein scheibenförmiges Haftorgan, ein kurzer zylindrischer Stiel, eine im oberen Teil und am Rande einschichtige, in der Mitte aber bereits mehrschichtige Blattspreite vorhanden waren und eine dauernd teilungsfähige Bildungsregion sich auf der Grenze zwischen Stengel und Blatt schon differenziert hatte. Ähnliche Stadien sind später auch von Kuckuck³⁾ abgebildet worden.

¹⁾ Kützing, Phycologia generalis Taf. 24. I.

²⁾ Reinke in Pringsh. Jahrb. 1875 S. 375. Taf. 27. Fig. 18.

³⁾ Kuckuck in Wissensch. Meeresuntersuchungen 1896. S. 250.

In meiner soeben zitierten Arbeit sprach ich die Vermutung aus, dass bei *L. saccharina* schon im Ablaufe des ersten Entwicklungsjahres eine Erneuerung der Lamina aus der Bildungsregion heraus stattfindet; diese Vermutung hat durch Foslie¹⁾ ihre Bestätigung gefunden, der dann auch zeigte, dass bei älteren Pflanzen die Hapteren oberhalb der primären Haftscheibe entspringen. Es erstarkt *L. saccharina* unter periodischer Lauberneuerung und entsprechendem Längenwachstum des Stiels mehr und mehr, von Jahr zu Jahr, bis eine Grösse und Differenzierung der Gewebe erreicht ist, die das Eintreten der Fortpflanzung ermöglicht. Obgleich nach der ersten Fruktifikation eine weitere Grössenzunahme der Pflanze stattfinden kann, will ich doch den Zustand der Pflanze, bei der die erste Sorusbildung eintritt, als erwachsenen Zustand bezeichnen, alle früheren indess als embryonale Vorstufen desselben; denn ich sehe keinen Grund ein, weshalb man embryonal nur solche Stadien nennen soll, an denen eine Gliederung allein mit Hülfe des Mikroskops unterschieden werden kann. Auch das erste Auftreten von ausgewachsenen Zellen, wie sie in der Lamina der halbjährigen Keimpflanze vorkommen, hindert nicht, jene Pflänzchen Embryonen zu nennen; sind doch die Zellen der Chorda dorsalis im Embryo der höheren Wirbeltiere zweifellos ausgewachsen, bevor sie resorbiert werden. Danach kommen bei *Laminaria* und bei allen übrigen Laminariaceen makroskopisch vergleichbare Embryonen in Betracht, da von Larven zu sprechen in der Botanik nicht üblich ist.

Es gibt ausser *L. saccharina* eine ganze Anzahl von Arten mit ungeteilter Blattspreite, deren unterscheidende Merkmale auf die verschiedensten Organe der Pflanze sich verteilen. So besitzt die riesige arctische *L. longicruris* einen hohlen Stengel; bei *L. Peterseniana*²⁾ aus Japan finden sich am Stengel zwei schmale Flügelleisten, während die gleichfalls japanische *L. radicata* viele zahnartige, verzweigte Auswüchse am Stengel und namentlich am unteren Spreitenrande trägt. Am interessantesten sind aber die Abweichungen von *L. saccharina*, welche einige Arten an der Basis zeigen, und sei auf zwei dieser Arten hier etwas näher eingegangen.

¹⁾ Foslie, Über die Laminariaceen Norwegens in Christiania Vidensk. Selsk. Forhandl. 1884.

²⁾ Kjellman u. Petersen, Om Japans Laminariaceer. Vega-Exped. IV. 1884.

*L. Rodriguezii*¹⁾ findet sich an einigen Stellen des mittelländischen Meeres in einer Tiefe von 100 bis 150 Metern. Sie erreicht eine Höhe von 2 Metern bei einer Breite der Lamina von 30 cm; der Stengel wird ungefähr 10 cm lang bei 4 mm Dicke.

Fig. 2.

Laminaria Rodriguezii, Stück eines alten, verzweigten Rhizoms mit jungen Adventiv-Pflänzchen; $\frac{1}{2}$ der natürl. Grösse. Original im Kieler Herbar.

Stolonen-Äste oder ganz nahe derselben wachsen dann kleine gestielte Blätter hervor, die mit demselben Recht als kleine Pflänzchen

Die Spreite erneuert sich jährlich und ist die alte Lamina durch eine tiefe Einschnürung von der jungen getrennt, bleibt aber lange mit letzterer im Zusammenhang; auch treten die Sori erst an beiden Rändern des Blattgrundes der alten Lamina auf, nachdem die junge in ihrer Entwicklung bereits weit vorgeschritten ist. Nach dem Ausschlüpfen der Schwärm-sporen wird die alte Lamina abgeworfen. — Aus der Basis des Stengels brechen zahlreiche Hapteren hervor, die sich teils verhalten wie diejenigen von *L. saccharina*, teils aber zu etwa 10 cm langen, 3 bis 4 mm dicken, zylindrischen, verzweigten, mehr weniger horizontal fortwachsenden Stolonen sich entwickeln. Aus der Spitze einzelner

¹⁾ Bornet in Bulletin de la société botanique de France. Tome 35. 1888.

bezeichnet werden können, wie die oberirdischen Schösslinge, die aus dem Rhizom von *Triticum repens* hervorgehen.

In Figur 2 ist ein Stück des Rhizoms einer grossen Pflanze v. *L. Rodriguezii* mit 4 jungen Adventivpflänzchen gezeichnet. Die grösste derselben hat bereits eigene Hapteren entwickelt: sie zeigt überdies, dass schon bei noch nicht fortpflanzungsfähigen Individuen unter tiefer Einschnürung des Blattgrundes der Lamina ein Blattwechsel eintritt.

Den extremen Gegensatz zu der letzten Art in Bezug auf die Ausbildung der Basis zeigt *L. solidungula* von Spitzbergen. Hier gelangt der Fuss niemals über die Bildung einer kreisrunden, dem Substrat angeschmiegnen Haftscheibe hinaus, Hapteren werden auch an den ältesten Individuen nicht entwickelt; doch vergrössert sich die Haftscheibe mit zunehmendem Alter der Pflanze. Fig. 3¹ zeigt die Basis einer jüngeren, 3² die Basis einer ganz alten Pflanze. Beide Abbildungen lehren, dass in Bezug auf das Haftorgan *L. solidungula* die Organisationsstufe der Embryonen von *L. saccharina* morphologisch nicht überschreitet. *L. solidungula* ist als die einfachst gebaute unter allen Laminarien zu betrachten; es wird sich zeigen, dass diese Art die Grundform sämtlicher Laminariaceen zum Ausdruck bringt.

Unter den Laminaria-Arten mit zerteilter Spreite sei hier *L. hyerborea* (= *L. Cloustoni*) betrachtet, an der man die jährliche Lauberneuerung zuerst wahrgenommen hat¹⁾. Auch bei dieser Art besitzen die ganz jungen Pflänzchen nach Foslie eine ungeteilte Lamina, die sich im ersten Winter unter starker Einschnürung des Laubes erneuert. Diese Blatterneuerung wiederholt sich in jedem Jahre

Fig. 3.

Laminaria solidungula;
1 unterer Teil e. jüngeren,
2 Haftscheibe einer alten
Pflanze, beide in natürl.
Grösse. Original im Kieler
Herbar.

¹⁾ Eine eingehende Bearbeitung fand diese Pflanze durch Le Jolis in den Nova Acta der Leopoldina, Band 25, sowie in den Mémoires etc. de Cherbourg 1885.

Fig. 4.

1—3 *Laminaria hyperborea*, junge Pflanzen verschiedenen Alters und verschiedener Entwicklungsstadien; $\frac{1}{2}$ der natürl. Grösse. Originale im Kieler Herbar. 4 ist ein ganz junges Pflänzchen von *L. digitata*, natürl. Grösse, nach Foslie copirt.

bei den Individuen, deren Lamina bereits geteilt ist, wobei die Pflanzen immer grösser werden, der Stiel sich immer mehr verlängert, bis schliesslich der erwachsene Zustand erreicht ist und Sori auf den Blattflächen erscheinen. Fig. 4¹ ist ein noch nicht fortpflanzungsfähiges Exemplar, kurz vor der Abstossung des alten Blattes, durch welche Abstossung die Zipfel des jungen Blattes frei werden; 4² eine noch jüngere Pflanze, bei der im neuen Blatte erst ein einziger Längsspalt aufgetreten ist; 4³ ein Individuum ähnlicher Entwicklungsstufe mit noch ganz ungeteiltem jungen Blatte. In Fig. 4⁴ ist zum Vergleich ein einjähriges Pflänzchen von *L. digitata* abgebildet; bei dieser Art findet die Lauberneuerung auch bereits im ersten Jahre statt, doch ohne eine solche Einschnürung wie bei *L. hyperborea*; obgleich die jüngsten Stadien nur eine kreisförmige Haftscheibe besitzen, sind hier doch bereits Hapteren erkennbar.

Dass die Einschnitte des Blattes bei *L. hyperborea* und *digitata* nicht etwa durch mechanische Zerreissung, durch Wellenschlag entstehen, sondern durch einen Entwicklungsprozess, wurde bereits von Harvey hervorgehoben. Die Zerteilung des Laubes geschieht durch Auftreten von Spalten im Gewebe, die sich von unten nach oben verlängern; da sie in verschiedener Höhe des jungen Blattes ihren Anfang nehmen, reichen die Einschnitte verschieden tief in die Spreite hinab. Die randständigen Spalten entstehen zuerst, die mittleren später, was aus Fig. 4¹ und ² ersichtlich ist. Nicht selten kommt es zu unregelmässigen Bildungen, wie in Fig. 4¹; hier wird die völlige Trennung der Lappen dann durch mechanische Zerreissung herbeigeführt. Leider ist der histologische Vorgang der Zerteilung noch immer nicht genügend aufgeklärt; das mir allein zu Gebote stehende getrocknete Material gestattet indess soviel zu erkennen, dass der Prozess der Gewebespaltung wohl kaum anders verläuft, als bei *Nereocystis*, *Lessonia* und *Macrocystis*.

Unter den Laminarien mit gespaltener Blattfläche sei nur noch einer, kürzlich von Setchell¹⁾ an der kalifornischen Küste entdeckten interessanten Art gedacht, der *L. ephemera*. Sie bildet insofern ein Gegenstück zu *L. solidungula*, als auch bei ihr der Fuss nur aus

1) Setchell, Notes on Algae I. In Zoë 1901.

einer Haftscheibe beht. Diese Art ist, obgleich der Stengel eine Länge von 16, das Blatt eine Länge von 60 cm erreicht, wobei die Sori die Spreite in längslaufenden Linien überziehen, dadurch besonders bemerkenswert, dass sie einjährig ist, da sie im Spätsommer verschwindet. Sie erscheint nur im Frühling und muss einen rapiden Entwicklungsprozess durchmachen.

3. *Saccorhiza*.

Saccorhiza bulbosa ist eine vielgestaltige Pflanze. Auch diese Riesin unter den europäischen Laminariaceen ist nach den Untersuchungen von Phillips¹⁾ einjährig, sie muss demnach ihr

Fig. 5.

Saccorhiza bulbosa; 1 junge, noch keine Flügel am Stengel entwickelnde Pflanze, mit den Hapteren des Glockenrandes wurzelnd, das Blatt bereits vielfach gespalten. 2 jüngeres Stadium mit Glocke, kurzem Stengel und einmal gespaltenen Blattspreite. 3 noch jüngeres Pflänzchen mit ungeteilter Spreite, Hapteren aus der primären Haftscheibe entwickelnd; Glocke darüber. (1—3 halbe natürl. Grösse.) 4 Basis mit primären Hapteren und Glockenanlage; 5 beide Haftorgane auf noch früherer Entwicklungsstufe. (4—5 natürl. Grösse.) — Originale im Kieler Herbar.

¹⁾ Phillips in Annals of Botany X. S. 96.

Wachsthum mit grosser Geschwindigkeit vollenden. Die erwachsene Pflanze besteht aus einem abgeplatteten Stengel mit einem ganz eigenartigen Haftorgan, das man der Kürze wegen Glocke nennen könnte, aus einer handförmig gespaltenen Lamina, die gewöhnlich nur als Assimilator fungiert, und aus gekräuselten, am Stengel herablaufenden Flügeln, die als Träger der Sori dienen; ausnahmsweise kommen Sori auch auf der Glocke und auf der Lamina vor.

S. bulbosa ist die einzige Laminariacee, von der man die frühesten Stadien der Embryoentwicklung kennt, die in vortrefflichen Abbildungen von Thuret¹⁾ dargestellt worden sind. Danach streckt sich die zur Ruhe gekommene Schwärmspore in die Länge und teilt sich durch Querwände in eine kurze Zellreihe, deren unterste Zelle hyalin ist und alsbald eine zweite hyaline Aussackung treibt, die beide als Anfang einer Haftscheibe anzusehen sind; während die oberen Zellen, dicht mit Chromatophoren erfüllt, nach oben hin breiter werden und sich dann durch Längswände spalten; das Basalstück oberhalb der Haftschräuche bleibt noch einreihig. So entsteht ein kleiner einschichtiger, plattenförmiger, verkehrteiförmiger Thallus, in dessen breitem Teile Längs- und Querwände der Zellen mit einander wechseln, während der Stiel erst später unter Hinzutritt der einreihigen Basis gebildet wird. An diesem Punkte, wo es sich noch um einen Embryo von mikroskopischen Dimensionen handelt, bricht Thurets Darstellung ab. — Das nächst ältere Entwicklungsstadium, dessen die Litteratur gedenkt, ist ein bereits 6 cm langes, von Barber²⁾ beschriebenes Pflänzchen. Dies Pflänzchen besass eine lanzettliche, ungeteilte Lamina und einen kurzen, zylindrischen Stiel, mit basaler Haftscheibe, oberhalb deren der Anfang des sekundären Haftorgans, der „Glocke“, bereits erkennbar war.

Eine Reihe wenig grösserer Pflänzchen sind auch im Kieler Herbar vorhanden, nach denen die Abbildungen der Fig. 5 gezeichnet worden; 5⁵ zeigt die bereits zerteilte, primäre Haftscheibe und darüber die erste Anlage der Glocke; 5⁴ zeigt das Hervorwachsen von Hapteren aus der Haftscheibe und die Fortentwicklung der Glocke; in 5³ ist die Blattspreite noch ungeteilt, die Glocke weiter entwickelt. In 5² ist die Spreite einmal gespalten, der Stengel

¹⁾ Thuret in Ann. d. sc. nat. 3 Série, Tome 14. Taf. 30.

²⁾ Barber in Annals of Botany 1889.

noch ganz kurz; aus dem Rande der Glocke haben sich Hapteren entwickelt, das unterste Stengelende mit der Haftscheibe fehlt. In 5¹ ist der Stengel verlängert und abgeplattet, das Blatt handförmig gespalten, die Glocke hat sich über das unterste Stengelglied hinabgewölbt, ihre Hapteren haben mit den Spitzen das Substrat erreicht und sich hier abgeplattet. — Später brechen aus der ganzen Oberfläche der Glocke noch zapfenförmige Hapteren hervor. Die Glocke kann die Grösse eines Menschenkopfes erreichen.

Saccorhiza bulbosa durchläuft in ihrer Entwicklung wie die *Laminaria*-Arten mit gespaltenen Spreite ein Stadium, das einer jungen *Laminaria saccharina* gleicht; als eine morphologische Neubildung tritt das sekundäre Haftorgan, die Glocke, hinzu. —

Zu den Laminarien gehören noch die kalifornischen Gattungen *Pleurophyucus* und *Hedophyllum*. Bei *Pleurophyucus* wird die Lamina von einer mittellippenartigen Furche durchzogen. Bei älteren Pflanzen von *Hedophyllum sessile* brechen Hapteren aus dem Rande der Spreite hervor, während der Stiel abstirbt.¹⁾

4. Agarum.

Das merkwürdige nordische *Agarum Turneri* erreicht bei verhältnismässig kurzem Stiel eine Länge von 4 m und eine Breite von 1 m. Die von einer scharf abgesetzten Mittelrippe durchzogene Spreite ist von zahlreichen Löchern durchbohrt, die gegen die Basis hin kleiner werden und schon damit auf eine hier vorhandene Bildungsregion hindeuten; doch entstehen neue, kleinere Löcher auch zwischen älteren, grösseren. Zwischen den Löchern bilden auf alten Individuen die Sori gitterförmige Flecke. Die Pflanze zeigt abweichend von anderen Laminarien eine gewisse Dorsiventralität, indem die beiden Ränder des Blattgrundes sich nach einer Seite umrollen, was zuerst von Agardh²⁾, später mit mehr Nachdruck von Setchell³⁾ hervorgehoben wurde. Nach Agardh, Harvey⁴⁾ und Setchell ist die Pflanze perennierend und besitzt eine periodische

¹⁾ Setchell, Notes on *Algae*. Zoë 1901.

²⁾ Agardh in Lund's Univers. Årskrift IV.

³⁾ Setchell in Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences Sept. 1891.

⁴⁾ Harvey, Nereis Amer. bor. I. S. 95.

Lauberneuerung, während Humphrey¹⁾ glaubt, dass die Spreite sich kontinuierlich erneuert.

Schon Areschoug²⁾ stellte fest, dass die jüngsten Stadien keine Löcher besitzen, und dass der Lochbildung eine warzenförmige Auftreibung der Lamina vorausgeht. Humphrey hat den Vorgang der Perforation genauer studiert. Zuerst zeigt sich an der Stelle, wo später ein Loch entsteht, eine blasenförmige Auftreibung des Laubes, der auf der Gegenseite eine grubenförmige Einstülpung entspricht. Von der konkaven Seite aus wächst die Epidermis in die Rinde hinein und durchschneidet schliesslich auch das Mark. Das innerhalb dieses Cylinders von neuer Epidermis gelegene Gewebe stirbt ab, wodurch das Loch entsteht.

Fig. 6.

Agarum Turneri. 1 junge Pflanze mit Löchern, deren Zahl gegen die Basis hin sich vermehrt, von der Rückenseite gesehen. 2 noch jüngeres Pflänzchen von der Bauchseite, so dass man die eingerollten Ränder des Blattgrundes sieht. 3 der Blattgrund der vorigen Abbildung genauer. (1 und 2 natürl. Gr., 3 schwach vergr.) — Die Originale im Hamburger Herbar.

In Fig. 6² ist das jüngste, mir zu Gesicht gekommene Pflänzchen abgebildet, am Grunde der Spreite zeigt sich das erste Loch. Mittelrippe und Einrollung des Blattgrundes treten schon hervor, letzterer in 6³ schwach vergrössert gezeichnet: 6¹ ein etwas älteres Pflänzchen mit zahlreichen Löchern, davon die an der Basis die jüngsten.

¹⁾ Humphrey in Contributions from the cryptogamic Laboratory of the Museum of Harvard University V. 1886.

²⁾ Areschoug, Observationes phycologicae IV. p. 17.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass noch jüngere Stadien als die abgebildeten ganz mit jungen Pflanzen von *Laminaria saccharina* übereinstimmen. In vergleichend-morphologischer Hinsicht wird die Verbindung zwischen *Agarum Turneri* und den ungeteilten Laminarien hergestellt durch das an der Küste von Washington gefundene *Agarum fimbriatum*, dessen Laub mit blasenförmigen Auftreibungen bedeckt ist, die nur vereinzelt zu Löchern werden.

Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich in den Löchern von *Agarum* ebenso wie in der Zerspaltung der Lamina bei anderen Laminariaceen Anpassungen an die Wasserbewegung erblicke, welche den riesigen Blattspreiten zum Schutze gereichen.

Wegen der Löcherbildung in der Spreite wird trotz des Fehlens der Mittelrippe und der eigentümlichen Verzweigung des Stengels *Thalassiophyllum Clathrus* von Setchell¹⁾ an *Agarum* angeschlossen, wobei derselbe auch auf Übereinstimmung in der Einrollung der Spreite hinweist; doch sei bei *Thalassiophyllum* in der Bildungsregion nur eine unsymmetrische „scroll“ vorhanden. Nach den Untersuchungen von Rosenthal²⁾ dürfte die Verwandtschaft von *Thalassiophyllum* und *Agarum* keine ganz nahe sein; endgültige Entscheidung wird wohl erst die Beobachtung der Jugendformen von *Thalassiophyllum* bringen. Auch ist nicht zu vergessen, dass die Löcherbildung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen unabhängig von einander aufgetreten sein kann, was durch ihre Erklärung als Anpassungserscheinung besonders nahe gelegt wird. Die von Rosenthal hervorgehobene Analogie in der unsymmetrischen Lage der Bildungsregion von *Macrocystis* und *Thalassiophyllum* verdient jedenfalls Beachtung.

Von Setchell werden den Agareen noch die Gattungen *Costaria*, *Cymathere* und mit einigem Bedenken auch *Arthrothamnus* zugesellt. Jugendformen von *Costaria Mertensii* und von *Cymathere triplicata* des Kieler Herbars gleichen nahezu jungen Exemplaren von *Laminaria saccharina*. — Von *Arthrothamnus bifidus* befindet sich im Kieler Herbar ein schönes altes Exemplar mit kriechendem Rhizom. Die Dorsiventralität des Blattgrundes mit den beiden Örchen erinnert immerhin an *Agarum*.

¹⁾ Setchell, Classification etc. S. 341.

²⁾ Rosenthal, Zur Kenntnis von *Macrocystis* und *Thalassiophyllum* in Flora 1890.

5. Lessonia.

Mit *Lessonia* beginnen wir die Betrachtung des zweiten Haupttypus der Laminariaceen, der Lessonideen. Von *Lessonia fuscescens* hat uns Hooker in der Flora antarctica (1844) eine anschauliche Schilderung gegeben. Die mächtigen zylindrischen Stämme erreichen bei Schenkeldicke eine Höhe von drei Metern, dürften also an Baumfarne erinnern. Oberwärts theilen sie sich gabelig in zahlreiche Äste, deren jüngere abgeplattet sind und deren letzte in eine Blattspreite übergehen. Aus der Länge des unverzweigten Stammes, von dem Hooker auf Taf. 171 ein Habitusbild giebt, folgt zweifellos, dass derselbe ein andauerndes intercalares Längenwachstum besitzt, wie er auch in die Dicke wächst; bemerkenswert für dieses Dickenwachstum ist, dass es zuerst ungleichförmig erfolgt, wodurch die abgeplattete Form der jüngeren Äste in die zylindrische übergeführt wird; nach Erreichung der Cylinderform ist das Dickenwachstum gleichförmig. Auch Jugendformen werden von Hooker erwähnt, die aus einem gestielten Blatte mit Haftorgan bestehen: „The frond splits at the base, and as the growth proceeds, the fissure extends vertically upwards, till the original frond is bisected“. Dieser Vorgang wird dann wiederholt. Die Sori bilden ausgedehnte Flecke auf der unteren Hälfte des Blattes. Wenn die Sporen ausgeschlüpft sind, fällt der vordere Teil des Blattes ab, die übrig bleibende Basis erscheint dann zweihörnig; durch intercalares Nachwachsen des Blattgrundes kommen jene beide Hörner schliesslich an die Spitze des Blattes zu liegen. (Taf. 167).

Areschoug¹⁾ giebt für *L. fuscescens* kurze, dicke, verzweigte Wurzeln an, während er der *L. nigrescens* keine Wurzeln, sondern einen bis zu 10 cm Durchmesser erreichenden „callus radialis rotundatus“ zuschreibt. Aus den mir vorliegenden Exemplaren scheint hervorzugehen, dass das Haftorgan der letzteren Art aus dicht gedrängten, kurzen, mehr weniger verwachsenen Hapteren besteht.

Lessonia nigrescens dürfte keine solche hohen unverzweigten Stämme bilden, wie Hooker sie von *L. fuscescens* und *L. ovata* abbildet; wenigstens zeigt bei den zahlreichen jungen, aber doch

¹⁾ Areschoug, Observat. Phycol. V. S. 8.

Fig. 7.

Lessonia nigrescens. 1 junge Pflanze, bei der die eine Spaltung noch nicht vollendet ist, die nächste eben ihren Anfang genommen hat. 2 noch jüngeres Pflänzchen kurz nach dem Auftreten der ersten Spaltung. 3 jüngstes, noch ungespaltenes Stadium. Alle drei Figuren in natürl. Gr. Originale im Kieler Herbar.

schon 1 bis 2 Fuss langen Exemplaren der Kieler Sammlung, die von verschiedenen Expeditionen stammen, der Stamm bereits etwa 1 cm über der Basis seine erste Gabelung; die Gabelungen können dann langsamer oder schneller auf einander folgen, so dass bei jenen Exemplaren die Zahl der Blätter von 4 bis ca. 20 wechselt. Jedes Blatt sitzt einem Gabelaste des Stengels auf, der sich durch wahre Dichotomie verzweigt.

Während der Habitus einer *Lessonia* von dem einer *Laminaria* durch jene Verzweigung weit abweicht, ist die morphologische Identität mit einer *Laminaria* gegeben in der Übereinstimmung eines Zweiges letzter Ordnung und der ihm aufsitzenden Blattspreite, sowie in der Lage der Bildungsregion an der Übergangsstelle zwischen Stiel und Spreite. Bemerkenswert ist das Zustandekommen der Gabelung, die an der Hand ganz junger Exemplare betrachtet sein möge.

In Fig. 7³ ist das jüngste mir vorliegende Pflänzchen von *L. nigrescens* gezeichnet. Es ist noch ungeteilt und gleicht der Jugendform einer *Laminaria*. In Fig. 7² ist in der Substanz der plattenförmigen, dünnen Spreite ein Längspalt aufgetreten, der mehr weniger mediane Lage besitzt und den Anfang bildet einer symmetrischen Zweiteilung des Blattes. Sonst gleicht der Spalt den Spalten, die im jungen Laube von *Laminaria hyperborea* auftreten. Während aber bei dieser *Laminaria* die Spalten sich auf die eigentliche Lamina beschränken und nicht

einmal in deren Grund eindringen, verhält der Spalt im Laube von *Lessonia* sich anders. Er ist immer nur in Einzahl vorhanden und verlängert sich sowohl nach oben wie nach unten. Die Verlängerung nach oben schreitet bis zur Spitze vor, durch sie wird die Blattspreite in zwei Spreiten zerlegt; die Verlängerung des Spaltes nach unten durchsetzt nicht nur den ganzen Grund der Spreite, sondern dringt auch in den zum Stiele gehörigen Teil der Bildungsregion ein, dadurch die Gabelung des Stiels bewirkend. Die hierdurch angelegten Gabeläste des Stiels oder Stengels sind wie die Spreite eines mehr weniger anhaltenden intercalaren Längenwachstums fähig, während der Anfang einer neuen Gabelung in den Spreiten auftreten kann, bevor die Zerschneidung derselben durch die scheidelwärts erfolgende Fortbildung des Spalts vollendet ist. In Fig. 7¹ ist die zweite Gabelung einer jungen Pflanze gezeichnet; der primäre, ungeteilte Stengel misst von der Haftscheibe aus 12 mm, die dann folgenden beiden Gabeläste des Stengels sind 72 und 85 mm lang, jeder befindet sich in einem Stadium der zweiten Gabelung, wie sie in Fig. 7¹ gezeichnet ist, und in der rechten Spreite ist bereits ein kurzer Spalt aufgetreten, der die dritte Gabelung einleitet, ausnahmsweise nicht genau median liegt. Dieser Modus der Gabelung von Stengel und Blatt bei *Lessonia* geht bereits aus Hooker's Abbildungen auf Taf. 167 deutlich hervor.

Die histologischen Vorgänge bei der Spaltung des Blattes von *Lessonia* sind von Grabendörfer¹⁾ untersucht worden, der sich dahin äussert: die Spaltung komme zu Stande „durch gewalt-sames Auseinanderzerren des Gewebes“ mit folgendem Wundverschluss, indem sich aus den der Wundstelle nächstliegenden unverletzten Zellen eine Epidermis herausbildet. Ich meinerseits möchte vermuten, dass die Entstehung einer Wunde durch Zerreißen nicht der primäre Vorgang ist, da es mir an zerreisenden äusseren oder inneren Kräften zu fehlen scheint. Ich möchte nicht daran zweifeln, dass die Spaltbildung hier ebenso erfolgt wie im Laube von *Macrocystis* und *Nereocystis*, der im Prinzip die Löcherbildung bei *Agarum* und *Thalassiphyllum* sowie die Zerschlitzung der Spreite bei *Laminaria hyperborea* und *Saccorhiza bulbosa* sich anschliessen

¹⁾ Grabendörfer in Botan. Zeitung 1885.

dürften, und dass der primäre Anlass der Spaltbildung in einem aktiven Wachstum der Epidermis zu suchen ist, dem erst nach Herstellung des „Lochrandes“ die „Nekrose“ einer schmalen, medianen Gewebeschicht und das Auseinanderweichen der von vorne herein durch epidermidales Gewebe geschlossenen Spaltränder auf dem Fusse folgen; ein Vorgang, der sich von dem Spaltanfang an nach oben und unten fortsetzt und somit die Vergrößerung des Spalts herbeiführt. Von der Lebhaftigkeit des Wachstums an den Spalträndern zeugt auch die in Fig. 7¹ wiedergegebene Tatsache, dass die an älteren Blättern von *L. nigrescens* gewöhnlich vorhandenen Randzähne zuerst an den Spalträndern erscheinen.

Übrigens braucht der in Fig. 7¹ dargestellte Zustand nicht immer zu einer vollständigen Trennung der beiden Blätter auf dem Entwicklungswege zu führen. Im Kieler Herbar findet sich der Zweig einer erwachsenen *L. nigrescens*, deren Blätter morphologisch dem in Fig. 7¹ gezeichneten Zustande entsprechen, wo aber auf dem vorderen, noch ungeteilten Abschnitte schon ein Sorus aufgetreten ist. Durch das vom Sorus bedeckte Gewebe wird der Spalt sich nicht auf die gewöhnliche Weise fortsetzen können; nach Entleerung der Sporangien ist der ganze vordere, ungespaltene Teil des Blattes dem Absterben verfallen.

Sehen wir von der letzterwähnten Ausnahme ab, so ist die Gabelung in allen ihren Phasen als echter Wachstums- und Entwicklungsprozess aufzufassen. Blatt und Stiel werden aus einer Muttersubstanz herausmodelliert, gleichsam herausgeschnitten. Ein fort-dauernder Nachschub des Laubes findet bei *Lessonia* durch Wachstum aus der Bildungsregion statt; aber auch in den oberen Teilen der Spreite, die nicht mehr der Bildungsregion zugezählt werden können, vollzieht sich noch der Wachstumsvorgang der Spaltenentwicklung und der intercalaren Flächenausdehnung sowie die Bildung von Randzähnen. Hier vollzieht sich die Erneuerung des Laubes nicht unter Querteilung, wie bei *Laminaria hyperborea* und *Rodriguezii*, sondern unter Längsteilung, und während bei der Querteilung die Zahl der Bildungsregionen keine Vermehrung erfährt, wird dieselbe bei jeder Längsteilung des Blattes von *Lessonia* verdoppelt.

Als Ergänzung zu obiger Betrachtung von *L. nigrescens* habe ich in Fig. 8⁴ den unteren Teil eines jungen, von Laing an den Küsten Neuseelands gesammelten Exemplars von *Lessonia variegata* abgebildet. Das Haftorgan entsendet verzweigte Hapteren. Die beiden ersten Gabelungen des Stammes sind entweder dicht darüber unmittelbar auf einander gefolgt, so dass gar keine „Internodien“ oder Stiele darunter zur Ausbildung gelangten, oder das Exemplar umfasst drei Pflanzen, deren Schwärmersporen unmittelbar neben einander gekeimt haben. Hier entstehen die Längsspalten in der eigentlichen Bildungsregion, und zwar ist beim mittleren Blatte zu erkennen, wie neue Spalten bereits auftreten, bevor die Teilung des Blattes vollendet ist.

6. *Lessoniopsis*.

Bei allen *Lessonia*-Arten, soweit sie zu meiner Kenntnis durch Herbarexemplare oder Abbildungen gelangten, findet sich nur eine Form von Blättern mit Ausnahme der von Farlow an der kalifornischen Küste entdeckten *L. litoralis*, die einen bemerkenswerten Dimorphismus der Blätter aufweist; aus diesem Grunde scheint es mir zweckmässig, *L. litoralis* unter dem Namen *Lessoniopsis litoralis* generisch von *Lessonia* zu trennen.

Zunächst eine Orientierung an der Hand unserer Abbildung. In Fig. 8¹ ist ein Zweig einer bereits fruktifizierenden Pflanze von *L. litoralis* gezeichnet, welcher alle wichtigeren Verhältnisse zur Darstellung bringt. Derselbe trägt drei breite Blätter, deren Grund scharf gegen den Blattstiel abgesetzt ist, und vier schmale, lange, riemenförmige Blätter, deren Grund sich ganz allmählich in den Stiel verschmälert. Von den letzteren, 30 bis 40 cm langen Blättern ist in 8² ein Stück aus dem obersten Teile gezeichnet, um ihre Breite daselbst zu zeigen; dies Stück ist durch eine breite, wenig hervortretende Mittelrippe ausgezeichnet, die aber bei vielen der riemenförmigen Blätter nur undeutlich ist oder ganz fehlt; sie beruht auf einer Verdickung des inneren Gewebes. Die breiten Blätter, die 15 bis 20 cm lang sind und sich nach oben verschmälern, teilen sich nach ihrer Bildung nicht mehr, während in der Bildungsregion eines jeden der schmalen Blätter ein Spalt als Anfang erneuter Längsteilung erkennbar ist. Die Fortbildung der ganzen

Pflanze beruht also auf einem Wachstum der schmalen Blätter. Ein besonders wichtiger Unterschied ist darin gegeben, dass die

Fig. 8.

1—3 *Lessoniopsis litoralis*. 1 Ein Ast mit drei breiten Sporophyllen und vier schmalen assimilierenden Blättern. 2 Stück aus dem oberen Teil eines Assimilators mit breiter Mittelrippe. 3 vgl. Anm. 1 auf S. 27. Originale im Hamburger Herbar. 4 *Lessonia variegata*. Original im Herbar Reinbold. (Alle Figuren in natürl. Grösse.)

schmalen Blätter immer steril sind, also lediglich als Assimilatoren fungieren, während die breiten Blätter Sporophylle oder Reproduktoren sind; der grösste Teil ihrer Oberfläche ist beiderseits von einem Sorus bedeckt, der auch in der Zeichnung zum Ausdruck gelangte¹⁾.

Lessoniopsis litoralis ist kürzlich bereits von Mac Millan²⁾ zum Gegenstande einer eingehenden Studie gemacht worden. Auch diesem Botaniker konnte der Dimorphismus der Blätter nicht entgehen, er sagt, dass die schmalen Blätter meistens Mittelrippen besässen, während die breiten „commonley do not develop them“. Dass nur die breiten Blätter Sporangien tragen, hebt auch Mac Millan hervor, der auch Abweichungen in der histologischen Struktur zwischen Sporophyllen und den schmalen Laubblättern fand³⁾. Auf die zahlreichen histologischen Einzelheiten in der Arbeit Mac Millans kann hier nicht eingegangen werden; er ist der Meinung, dass die Spaltung des Blattes sich in derselben Weise vollzieht, wie bei *Nereocystis*.

Herr Prof. Setchell hatte die Güte, mir vier alte, vollständige Exemplare von *L. litoralis* zu übersenden. Zwei derselben tragen nur die riemenförmigen Laubblätter, die zwei anderen ausser jenen auch Sporophylle: allein diese Sporophylle zeigen die Spreite nach

1) Eine kurze Bemerkung wegen der Figur 8³. Sie zeigt den Übergang von Stiel in Spreite bei einer unverzweigten, *Laminaria*-artigen Pflanze, die ohne weitere Bezeichnung neben dem in der Fig. 8.1. gezeichneten Exemplar der *Lessoniopsis litoralis* im Hamburger Herbar lag, und von der ich anfangs annahm, dass sie als Jugendform zu letzterer gehöre. Ich liess sie in die Zeichnung aufnehmen wegen der seltsamen Manchette an der Basis der Spreite. Inzwischen habe ich mich überzeugt, dass das fragliche Exemplar zu *Laminaria Sinclairi* gehört, also mit *Lessoniopsis* nichts zu thun hat. Von der an der Küste Californiens häufigen *Laminaria Sinclairi* hat schon Areschoug⁴⁾ angegeben: „Folium basi a trunco quasi vaginatum“, während Setchell⁵⁾ feststellte, dass die ungewöhnliche Bildung zur Zeit der Blatterneuerung auftritt, indem das lebhaftes Wachstum der Bildungsregion sich nicht auf die äussersten Gewebeschichten erstreckt, so dass diese bei der Streckung zerrissen werden, um als Kragen an der Spitze des alten Stengels zurückzubleiben.

2) Mac Millan, Observations on *Lessonia*, Botanical Gazette Vol. 30. (1900.)

3) Wenn Mac Millan hervorhebt, dass schon Areschoug und Hooker auf die Verschiedenheit von Blättern bei *L. nigrescens* und *fuscescens* hingewiesen haben, so handelt es sich bei jenen Arten sicher nicht um einen solchen Dimorphismus, wie bei *L. litoralis*.

4) Areschoug, Obs. Phyc. IV. S. 6 (1883).

5) Setchell in *Erythaea* 1896.

unten in den Blattstiel verschmälert, so dass sie ziemlich allmählich in denselben übergeht, auch nehmen die Sori viel kleinere Flecke auf der Oberfläche ein, als an dem Hamburger Exemplar; oberwärts sind diese Sporophylle riemenförmig verlängert.

Mac Millan fand, dass gewöhnlich zwei Blattpaare nahe beisammen entstehen: sie können alle dem schmalen Typus angehören, oder die zwei äusseren sind breite Sporophylle, die zwei inneren schmale Assimilatoren. Dies tritt im rechten Teil der Fig. 8¹ schön hervor, während der linke sich anders verhält; die Bedeutung des unter dem Assimilator stehenden Stumpfes ist nicht ganz klar. Da nur die Assimilatoren sich spalten und den Stengel durch Wachstum verlängern, repräsentiert ein System von zwei Sporophyllen und zwei Assimilatoren die unvollkommene Analogie zu einer Blüte, durch die, wie bei *Cycas*, der Stengel hindurchwächst.

Sehr eigentümlich sind die Stämme der vier von Setchell erhaltenen Exemplare. Sie gleichen alle mehr weniger einem aus dicken von unten auf vielfach gegabelten Bindfäden unregelmässig zusammengeleimten Tau. Unzweifelhaft hat hierbei die seitliche Verwachsung verschiedener Stengel stattgefunden; ob diese Stengel alle die frühzeitigen Auszweigungen einer Pflanze sind, oder ob immer eine grössere Anzahl von Schwärmsporen dicht neben einander auskeimte, so dass verschiedene Individuen verwachsen sind, lässt sich nicht feststellen. Indessen ist das Dickenwachstum der seitlich verwachsenden Stengel jedenfalls ein beschränktes und dem von *Lessonia fuscescens* nicht vergleichbar.

7. Nereocystis.

Die im nördlichen stillen Ozean wachsende *Nereocystis Lütkeana* zeigt eine weitere interessante Abwandlung des *Lessonia*-Typus. *Nereocystis* erreicht riesenhafte Dimensionen, ist aber trotz ihrer Länge von 20 bis 30 Metern nach Areschoug¹⁾ einjährig. Von *Lessonia* unterscheidet sich die Gattung dadurch, dass der mit verzweigten Hapteren wurzelnde primäre Stengel vor seiner Spaltung eine anfangs kugelige, später birnförmig verlängerte Schwimmblase trägt, der ein zunächst einfaches Blatt aufsitzt; jene Blase kann daher

¹⁾ Areschoug, Observ. Phycol. V. S. 5.

auch als Anschwellung des Blattstiels unterhalb der Spreite bezeichnet werden. Von Wichtigkeit ist indess, dass die Blase ausserhalb der eigentlichen Bildungsregion der Pflanze liegt, wenn auch die Wand der Blase selbst sich beständig vergrössert, wie auch der darunter befindliche Stengel noch lange eines anhaltenden intercalaren Längenwachstums fähig bleibt. Areschoug stellte fest, dass junge Pflanzen noch keine Blase besitzen, dass bei einer Länge des Stiels von $1\frac{1}{2}$ cm ein ungeteiltes 12 cm langes, 3 cm breites Endblatt wie bei *Laminaria saccharina* vorhanden ist, was durch Farlow¹⁾ bestätigt wurde. Nachdem die Blase in Gestalt einer Anschwellung entstanden, teilt sich, wie bei *Lessonia*, das Endblatt durch einen symmetrisch liegenden Spalt in zwei Blätter, die durch Wachstum der Blase auseinander gerückt werden, und indem jene beiden Blätter die Teilung mehrfach wiederholen, wobei ihr kurzer Stiel sich nicht weiter verlängert, entstehen zwei der Blase aufsitzende Blätterbüschel, deren jedes mehr als 24 Blätter enthalten kann. Sori finden sich auf beiden Blattseiten.

Eine eingehende Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von *Nereocystis Lütkeana* verdanken wir Mac Millan²⁾, der Folgendes entnommen sein möge. Es gelangten Exemplare von $\frac{1}{2}$ mm Länge bis zu den grössten vorkommenden Dimensionen zur Beobachtung. Fig. 9^{5,6} sind ganz junge, einer kleinen *Laminaria* gleichende Pflänzchen, nach den Zeichnungen Mac Millans copiert. Bei solchen jungen Pflanzen zeigt dem sich langsamer entwickelnden Stiel gegenüber die Lamina ein rapides Flächenwachstum. Das Haftorgan ist zunächst scheibenförmig, am Rande gekerbt, die Kerbzähne wachsen in kurze Protuberanzen aus; oberhalb dieses primären Fusses entspringen die wurzelartigen Hapteren, deren schliesslich Hunderte den Stamm auf eine Länge von $\frac{1}{3}$ Meter bedecken können (vgl. unsere Fig. 9⁴). Bei 3 cm langen Exemplaren wurde schon die Anlage der Schwimmblase erkennbar als eine Anschwellung des Stiels dicht unter der Spreite. Bei einem 14 cm langen Exemplare zeigte sich der erste Spalt in der Basis der Spreite. Dieser erste Spalt dringt ganz bis auf die Oberfläche der Blase hinab, der zweite Spalt kommt nur noch sehr nahe heran.

¹⁾ Farlow in Bulletin of the Torrey Botanical Club 1880.

²⁾ Mac Millan in Bull. Torrey Bot. Club Juni 1899.

Danach unterscheidet Mac Millan nur zwei grosse, successiv sich dann in viele Lappen zerteilende Blätter; wogegen ich meinerseits unter Betonung der Gleichwertigkeit eines Blattes von *Lessonia* mit

Fig 9.

Nereocystis Lütkeana, junge Pflanzen. 1 bis 3 verschiedene Teilungsstadien der Blätter, 4 Basis der Pflanze. Originale im Kieler Herbar. (Natürl. Gr.) 5 und 6 Keimpflanzen, copirt nach Mac Millan (auf die Hälfte verkleinert).

einem solchen „Blattlappen“ von *Nereocystis* die Letzteren in Übereinstimmung mit Areschoug und anderen Autoren als Einzelblätter auffassen werde. Bei dem grössten von Mac Millan untersuchten Exemplare waren der Stamm 40 und die Blätter gleichfalls 40 Fuss lang, er glaubt aber, es kämen bis 100 Meter lange Individuen vor. Nichtsdestoweniger bestätigt dieser Autor die Einjährigkeit der Pflanze.

Fig. 10.

Nereocystis Lütkeana. Teilungsstadien der Blätter. Originale von 1 u. 2 im Herbar Reinbold, 3 im Hamburger Herbar (natürl. Grösse).

Wichtig sind die Angaben Mac Millans über Bildung der Spalten, die folgendermassen geschildert wird. Zunächst collabiert eine einzelne, unmittelbar unter der Epidermis gelegene Reihe von Rindenzellen und verschleimt; die Epidermis zeigt darauf eine Furche längs jener verflüssigten Zellreihe der Rinde. Das Collabieren der ersten sich auflösenden Zellreihe setzt sich fort auf die Zellreihen rechts und links von der Furche und dringt nach Innen bis in die Mittelschicht des Laubes hinein. Dadurch wird die Furche breiter und tiefer, wobei die angrenzenden Epidermiszellen sich durch Teilung vermehren. Die Furchung kann von der einen Oberfläche ausgehen, gewöhnlich beginnt sie gleichzeitig auf beiden Flächen und schreitet von beiden Seiten gegen die Laubmitte vor; hier am Grunde der beiden Furchen stossen die beiden, das gesund gebliebene Gewebe umwallenden Epidermen zusammen und vereinigen sich mit einander. Es vollendet sich die Spaltung im Grunde der einander entsprechenden Furchen, ohne dass die beiden neuen Blattränder in irgend einer Phase des Vorgangs einen Wundrand aufgewiesen hätten. Keine Epidermiszelle erleidet während der Teilung eine Zerstörung. Ob zuletzt die Trennung der beiden Epidermiswände aus inneren Ursachen oder durch Wellenschlag erfolgt, lässt der Autor dahingestellt.

Nach Mac Millan entsteht der Spalt im Basalteil des Laubes und setzt sich zur Spitze hin fort, was nach meinen eigenen Wahrnehmungen nicht immer der Fall zu sein scheint. In den Figuren 9 und 10 habe ich einige Beispiele der Blattserteilung nach dem mir zur Verfügung stehenden Herbarmaterial abgebildet, wobei die Blase bald im Durchschnitt, bald in der Aussenansicht gezeichnet wurde.

Das in Fig. 9³ abgebildete Exemplar zeigt die beiden ersten durch intercalares Wachstum der Blase auseinander gerückten Blätter, in denen auffallender Weise noch keine Wiederholung der Spaltung bemerkbar ist. In 9² ist das rechte Blatt vollständig, das linke an der Basis unvollständig gespalten, indem hier ein im Stiel entstandener Spalt sich noch nicht mit dem in der Spreite befindlichen vereinigt hat; 9¹ zeigt weitere Stadien der Zerteilung. Es sind an dem Durchschnitt der Blase vier vollständig individualisierte und schon weiter gespaltene Blätter vorhanden, von denen das erste

und zweite auch das obere Ende des Spalts erkennen lassen, während derselbe im dritten bereits über die Grenze der Figur hinaus nach oben vorgedrungen ist; im vierten Blatte ist der mediane Spalt noch verhältnismässig kurz, trotzdem ist in der rechten Blatthälfte schon ein neuer Spalt aufgetreten, der entweder später zugleich nach oben und unten vorschreiten muss, oder es muss wie in 9² links in der Blattbasis ein zweiter Spalt auftreten, der nach oben fortschreitend sich mit dem ersten vereinigt. — Hervorgehoben sei noch die feine mediane Linie, die in 9¹ oberhalb des Spalts beim ersten, zweiten und vierten Blatte auftritt, sowie in 9² links und rechts. Diese Linie ist der Ausdruck der ersten, durch Collabieren der darunter liegenden Zellen eingetretenen Furchung der Epidermis beziehungsweise Blattfläche.

Der Verlauf jener Furchung tritt noch besser hervor in den Abbildungen der Fig. 10. In 10¹ sind zwei individualisierte Blätter vorhanden, wovon das linke erst einen ganz kurzen Spalt in der Basis zeigt; oberhalb desselben befindet sich aber eine Furchungslinie, die dem Fortschreiten des Spaltes den Weg vorzeichnet, und in jeder Blatthälfte ist auch schon eine mediane Furchungslinie sichtbar. Im rechten Blatte ist die Teilung weiter vorgeschritten, oberhalb des basalen Spalts ist ein zweiter im oberen Teil der Spreite aufgetreten; in der rechten Blatthälfte hat die Spaltung begonnen und zwar mit drei getrennten Spalten, die auf einer Furchungslinie liegen; auch in den übrigen, noch ungespaltenen Teilen des Blattes treten die Furchungslinien hervor und lassen die künftige Zerklüftung des Blattes erkennen. In 10² sind die Teilungen meist weiter vorgeschritten, auch hier sind Furchungslinien sichtbar: 10³ endlich ist bemerkenswert, indem sich daraus ergibt, dass mitunter das Wachstum der Blase zurückbleiben kann, auch ist bei zweien der Furchungslinien unverkennbar, dass sie zuerst im mittleren Teile der Spreite sichtbar werden, was dem ersten Auftreten des Spalts in manchen Blättern entspricht.

8. *Macrocystis*.

Macrocystis pyrifera, diese grösste aller Laminariaceen, ist als vielgestaltige Art an den Gestaden der südlichen Hemisphäre verbreitet und findet sich ausserdem im nördlichen stillen Ozean.

Ihr Habitus ist aus dem schönen Werke von Postels und Ruprecht, aus den Abbildungen im Reisewerk von Duperrey, besonders aber aus Hookers *Cryptogamia antarctica* bekannt; hier ist auch die Entwicklung der Blätter und des Stammes aus der terminalen Bildungsregion klar zum Ausdruck gebracht. Hooker hat die Pflanze an ihren Standorten eingehend beobachtet. Er spricht von einem Dimorphismus der Blätter, von assimilierenden Schwimmblättern und untergetauchten, rhizomständigen blasenlosen Sporophyllen; er drückt dies freilich so aus, dass grosse, unregelmässige Sori sich fänden „on the young newly formed submerged leaves“, „within a few inches of the very root“ (S. 155).

Nach Setchell¹⁾ haben alte Pflanzen kriechende Rhizome, denen ausser Hapteren auch neue Stämme adventiv entspringen.

Jugendformen von *Macrocystis* scheinen noch wenig beobachtet zu sein. J. Agardh²⁾ giebt an, dass zuerst ein schwertförmiges, durch Wurzeln befestigtes Blatt vorhanden sei, das sich dann von der Basis aus allmählig in zwei Blätter teile. Eine ähnliche, vielleicht auf jene Notiz bei Agardh zurückzuführende Angabe findet sich bei Will³⁾. Hiernach scheint auch Rosenthal⁴⁾ die Abbildung in Fig. 3 seiner Abhandlung konstruiert zu haben, die in der Figurenerklärung als „Schematische Darstellung der Spaltenbildung am Keimling“ bezeichnet wird; im Text wird nicht auf eine junge Pflanze, sondern lediglich auf die kurzen Angaben bei Agardh und Will Bezug genommen.

Die Darstellung und Zeichnung von Rosenthal ist nicht zutreffend. In Fig. 11⁴ ist der untere Teil einer jungen Pflanze von *Macrocystis pyrifera* in natürlicher Grösse abgebildet. Dieselbe zeigt einen einheitlichen, deutlich abgesetzten Stamm, der aus seiner Basis zwei derbe, wiederholt gabelig verzweigte Hapteren entwickelt und oben sich in zwei symmetrische Äste gabelt, deren jeder in eine Spreite ausläuft. Die beiden Blätter können nur durch eine symmetrische Längsteilung aus einem Erstlingsblatte hervor-

¹⁾ Setchell, Notes on Kelps in Erythaea, März 1896.

²⁾ J. Agardh, Species genera et ordines Algarum I. S. 153.

³⁾ Will in Botan. Zeitung 1884 Nr. 51 und 52.

⁴⁾ Rosenthal in Flora 1890 Heft 1.

Fig. 11.

Macrocystis pyrifera. 1 und 2 Spaltung der Endstücke zweier Pflanzen. 3 Interkalares Wachstum des Blattstiels und der Schwimmblase. Originale im Hamburger und Kieler Herbar. 4 Unterer Teil einer jungen Pflanze. Original im Herbar Reinbold. (Natürl. Grösse.)

gegangen sein, welches der Primärachse wie bei *Laminaria saccharina* aufsass, so dass das früheste Entwicklungsstadium mit dem aller übrigen Laminariaceen, das zweite Stadium durch seine erste symmetrische Längsspaltung mit *Lessonia* übereinstimmt. Aus unserer Figur sind die nächstfolgenden Teilungen ersichtlich. Die erste Teilung beider Blätter vollzieht sich noch symmetrisch in der Mediane, im Blatte links ist ein von der Basis ausgehender kontinuierlicher Spalt vorhanden, das Blatt rechts zeigt zwei kurze, einer Längslinie angehörige Spalte, offenbar bestimmt, im Laufe weiterer Entwicklung sich mit einander zu vereinigen. Dann ist aber in jedem Blatte rechts beziehungsweise links von der soeben erwähnten Median-spalte ein zweiter Spalt aufgetreten, welcher den Anfang der fortan eintretenden, für *Macrocystis* charakteristischen unsymmetrischen Teilung der Blattspreite bildet.

Diese unsymmetrische Teilung des an älteren Exemplaren vorhandenen sogenannten Endstückes der *Macrocystis*-Pflanze ist mehrfach beschrieben und abgebildet worden, letzteres z. B. in Hookers Flora antarctica auf Taf. 171. In seiner Nereis Am. bor. giebt Harvey 1858 (S. 84) folgende Schilderung der Entwicklung: Der Stamm endigt in ein schiefes Laub, breiter als die übrigen, das einen oder mehrere Spalten in seiner Basis zeigt. Dies Endblatt ist die wachsende Spitze, und durch die Entwicklung der Spalten in seiner Basis werden neue seitenständige Blätter nach einander abgegliedert. Die ganze Frons, so vielfach zerteilt sie auch werden kann, hat sich entwickelt aus der fortgesetzten Spaltung jenes Endblattes. Der junge, aus der Wurzel entspringende Stamm trägt an seiner Spitze ein einziges vertikales Blatt ohne Schwimmblase, in welchem nach einander innerhalb des Randes seiner untersten Ecke eine Reihe von Spalten gebildet wird, die, von der Basis ausgehend, sich bis zur Spitze erstrecken. Während ein Spalt in die Länge wächst, verbreitert er sich durch das interkalare Wachstum der gemeinsamen Basis; und Luftblasen werden angelegt im unteren und schmaleren Teil der Segmente. Hierdurch entsteht ein Blatt. Soweit die Schilderung bei Harvey. — Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass der „young stem“ dieses Autors einer jener hochstieligen, aus dem Rhizom entspringenden Adventivspresse ist, wie Hooker sie auf Taf. 171 der *Cryptogamia antarctica*

in dem bekannten Habitusbilde darstellt, das später vielfache Nachbildung erfahren hat, so auch in Kjellman's Fig. 116.

Über die asymmetrische Teilung des Endblattes und die dadurch bewirkte seitliche Abgliederung der Blätter von *Macrocystis* haben sich später Areschoug¹⁾ und Janczewski²⁾ in gleichem Sinne geäußert. Einen Fortschritt bringt in neuerer Zeit die citierte Abhandlung von Will, indem hier auf den verdickten Rücken, den einseitigen Randwulst im Endblatte hingewiesen wird, welcher die präformierte Anlage des Stengels in der Bildungsregion des Endblattes darstellt. Die Spaltenbildung beginnt nach Will histologisch damit, dass im Innern des Gewebes durch Verschleimung ein längslaufender gallerterfüllter Hohlraum entsteht, während über jenem Hohlraum durch gesteigerte Teilung der Epidermiszellen von der Blattfläche her eine Furche sich bildet.

Eine eingehende Schilderung der Entwicklung von *Macrocystis* aus dem „Endstück“ giebt Rosenthal. Er bestätigt die Entstehung des Stammes aus dem einseitig wulstförmig verdickten Rande; die zur Erläuterung beigegebenen Figuren 1 und 2 sind schematisch gehalten. Die Verzweigung des Stammes kommt dadurch zu Stande, dass einzelne Blätter zu Zweiganlagen werden und sich theilen. Die Spalten im Endstück entstehen nach Rosenthal in der Weise, dass zuerst auf beiden Blattseiten einander genau entsprechende Risse sich zeigen, nach deren Auftreten im daruntergelegenen Füllgewebe Quellungen stattfinden, die sich in das Rindenparenchym hinein fortsetzen und somit den von Aussen her angelegten Furchen „entgegenlaufen“. Während die Epidermis- und Rindenzellen sich spalten und an den Spalträndern ihre Zellen lebhafter teilen, bilden sich an Stelle der verquollenen inneren Gewebe Hohlräume, die schliesslich in die von Aussen eindringenden Risse „münden“. Die Epidermis und Rinde verschliessen dann die „Wundränder“ nach Art einer Callusbildung. „Die Anlage der Risse wird dadurch eingeleitet, dass von der vorderen und hinteren Fläche des Vegetationspunktes aus die Gewebe des letzteren in der Richtung des künftigen Risses oberflächlich gespalten werden“. Abbildungen werden in Bezug auf die Entstehung der Spalten nicht gegeben.

¹⁾ Areschoug, Obs. phycol. IV. S. 21.

²⁾ Janczewski, in Mémoires de la société de Cherbourg 1875.

In Fig. 11^{1 u. 2} sind die sich teilenden Endstücke zweier verschiedener Formen von *Macrocystis* gezeichnet. Man erkennt, dass die Spalten im Allgemeinen an der Basis beginnen und sich spitzwärts bis zur völligen Trennung des Blattes fortsetzen, doch sind in 11¹ auch zweimal zwei gesonderte Spaltungen übereinander entstanden, die sich in der Folge vereinigen. Die Bildungsregion befindet sich dort, wo der jüngste Spalt angelegt wird, sie verhält sich insofern wie ein phanerogamer Vegetationspunkt, als ein Stück mit der dünnen Blattkante von dem Stück mit der dickeren Stengelkante seitlich abgegliedert wird. Das abgeteilte Blatt differenziert sich dann in Stiel und Spreite, indem der Blattgrund in die Länge wächst und sich durch ungleichförmiges Dickenwachstum mehr weniger radiär abrundet. Damit wird ein solches Blatt einer einzelnen *Laminaria saccharina* vergleichbar, während *Macrocystis* wie *Lessonia* als Ganzes in ihrer Organisationshöhe eine weit darüber hinausgehende Progression bedeutet. Denn die erste Anlage einer Sonderung in Stengel und Blatt ist schon in der verschiedenen Dicke der beiden Längskanten der Bildungsregion des Endstückes gegeben. Hier werden Stengel, Blattstiel und Spreite aus einer gemeinsamen Muttersubstanz herausmodelliert. War die Anlage des Stengels auch in der ungeteilten Bildungsregion schon gegeben, so rundet er sich doch erst nachträglich mehr weniger cylindrisch ab. Die Internodien strecken sich dann durch intercalares Längenwachstum, wie auch die Spreiten in ihrer ganzen Ausdehnung eines anhaltenden Flächenwachstums fähig sind, was das nachträgliche Auftreten von Runzeln und Falten auf der Blattfläche beweist, wenn auch die Ausbildung der Randzähne in Fig. 11¹ auf eine von unten nach oben abnehmende Intensität jenes Flächenwachstums hinweist. Der grössere Teil des Blattstiels entwickelt sich zu einer Schwimmblase (vgl. 11¹ und 11³), die eine andere morphologische Stellung einnimmt als bei *Nereocystis*, da bei letzterer Gattung nur eine einzige Blase an der Spitze des Primärstengels gebildet wird. Nach Ausweis des Kieler Herbars verdoppelt sich bei *Macrocystis* mitunter eine ältere Blattspreite durch einen wie bei *Lessonia* symmetrisch bis auf die Schwimmblase hinabreichenden Spalt, eine Erinnerung an die erste Teilung der Keimpflanze.

9. Alaria.

Alaria bildet die Grundform einer Reihe von Typen, die ganz andere Richtungen der Entwicklung einschlagen, als die Lessonideen. Die Kluft zwischen *Macrocystis* und *Alaria* ist daher gross; letztere Gattung verknüpft die übrigen Alarideen mit *Laminaria saccharina*.

Der Umriss einer jungen Pflanze von *A. esculenta* gleicht dem einer jungen *Laminaria*, nur setzt sich der Stiel als deutlich hervortretende Mittelrippe durch die Spreite hindurch fort, wie in Fig. 12² gezeichnet ist. Die Bildungsregion liegt an der Übergangsstelle von Stiel und Spreite¹⁾. Die Pflanze ist perennierend unter Erneuerung der Spreite aus der Basis heraus, worauf schon Harvey in der Phycol. brit. hingewiesen hat. Nach Areschoug²⁾ stirbt im Herbst die ganze Lamina ab, im Februar oder März wächst eine neue aus dem Ende des Stiels hervor, die an ihrer Spitze noch ein kurzes Fragment der Mittelrippe der Spreite des Vorjahres trägt. In gleichem Sinne äussert sich Wille.³⁾

Fig. 12.

Alaria esculenta. Untere Teile 1 eines fortpflanzungsfähigen, 2 eines jungen Individuums. Originale im Kieler Herbar. (1 ist halbe, 2 volle natürl. Grösse.)

Alaria unterscheidet sich dadurch fundamental von *Laminaria* und allen bisher betrachteten Laminariaceen, dass aus dem obersten Teile des Stiels, der hier eine dauernde Wachstumszone bewahrt, in zweizeiliger Stellung und von unten nach oben folgend spatelförmige Blätter hervorwachsen, die als Träger von Sporangien dienen,

¹⁾ Vgl. Reinke in Pringsh. Jahrb. 1875.

²⁾ Areschoug, Obs. phycol. V. S. 16.

³⁾ Wille, Beitr. z. physiol. Anatomie der Laminariaceen S. 7.

sich beiderseits fast ganz mit den Sori bedecken und darum Sporophylle genannt worden sind, während das grosse Endblatt steril bleibt und lediglich als Assimilator fungiert. Die jüngsten Blätter entstehen in der Bildungszone als kleine höckerförmige Auswüchse, die sich schnell vergrössern. Auch das unterste der in unserer Fig. 12¹ gezeichneten Sporophylle entsprang als seitlicher Auswuchs dicht unter der Spreite; durch intercalares Wachstum der Bildungszone des Stiels wird Raum geschaffen für das Auftreten neuer Sporophylle. An alten Pflanzen werden die unteren Sporophylle, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben, abgeworfen und durch oberwärts entstehende neue ersetzt. Somit ist *Alaria* gegenüber *Laminaria* durch eine weitergehende Arbeitsteilung und vorgeschrittene Organisationshöhe ausgezeichnet.

Mit der etwa 20 Arten umfassenden, die arktischen Meere bewohnenden Gattung *Alaria* nahe verwandt ist *Pterygophora californica*, über die wir Mac Millan¹⁾ eine schöne Arbeit verdanken. Es ist dies ein grosses Gewächs mit 7 Fuss langem und 3 Zoll dickem Stamme und gegen 40 bis 4 Fuss langen Sporophyllen. Das Endblatt übertrifft die letzteren an Grösse, später wird es gewöhnlich zerstört; es besitzt eine breite Mittelrippe, während die Fiedern wie bei *Alaria* rippenlos sind. Die Sori beschränken sich auf Flecke an der Basis der Fiedern, sie bedecken dieselben nicht ganz wie bei *Alaria*. Mac Millan beobachtete Pflänzchen von 12 mm Länge; bis zur Länge von 10 cm glichen sie einer jungen *Laminaria saccharina*. Das Haftorgan ist anfangs scheibenförmig, später werden Hapteren gebildet. Die Mittelrippe im Endblatt tritt relativ spät auf. Zuletzt erscheinen die ersten Vegetationspunkte von Fiedern dicht unter der Spreite. Die Fiedern vermehren sich von unten nach oben, wie bei *Alaria*; sie werden später ihrer Entstehungsfolge nach abgeworfen. — Auch im Hamburger Herbar liegt ein junges Exemplar von *Pterygophora californica*, das der Entwicklungshöhe von *Laminaria saccharina* entspricht.

Während die beiden besprochenen Gattungen die Subtribus der Alarieen bilden, umfasst eine zweite Subtribus, die der Ecklonieen,

¹⁾ Mac Millan in Minnesota Botanical Studies Mai 1902.

die Gattungen *Ecklonia*, *Ulopteryx* und *Eisenia*. Am bekanntesten ist die Gattung *Ecklonia*, deren Arten den grossen Ozean und die Südspitze Afrikas bewohnen. *Ecklonia* besitzt ein verhältnismässig kleines Endblatt, aus dessen unterem Rande seitliche Auswüchse hervorgehen, durch die das Blatt fiederspaltig erscheint; es kann durch Wiederholung dieses Wachstums doppelfiederspaltig werden (vgl. die Abbildung von *E. bicyclis* in Kjellman l. c. Fig. 166). Auf den Fiedern bilden die Sori unregelmässige Flecke. Schon Montagne¹⁾ hat beobachtet, dass bei *Ecklonia* die „Frons“ in der Jugend ganz einfach ist, wie bei *Laminaria*. Auch Areschoug²⁾ sagt, eine ganz junge Pflanze von *Ecklonia* sei ein einfaches, ganzrandiges, gestieltes Blatt, demnächst erscheine ein gekerbtes, endlich ein fiederspaltiges Blatt. Solange die Pflanze lebe, entwickle sie aus der Basis der Endblattes neue Fiedern in akropetaler Folge, die dann in entsprechender Richtung absterben; die Spitze des Endblattes gehe frühzeitig zu Grunde. Bei *Ulopteryx* aus Japan (vgl. Kjellman l. c. Fig. 166) ist die ganze Spreite mit ihren sekundären Auswüchsen nur Assimilator, die Sori finden sich auf gekräuselten Flügeln, die am Rande des abgeplatteten Stiels herablaufen; dadurch bildet *Ulopteryx* eine interessante Analogieform zu *Saccorhiza*. — Die kalifornische *Eisenia arborea* endlich besitzt einen gabelig geteilten Stengel. Jeder Gabelast läuft in ein Endblatt aus, aus dessen Spreite Sporophylle als seitliche Auswüchse entstehen. Die kleinsten, von Setchell³⁾ gesehenen Pflanzen waren gegen zwei Zoll lang mit eilanzettlichen, ganzrandigen Spreiten; etwas grössere zeigten an der Basis der Spreite Auswüchse, die sich an älteren Individuen zu grossen Lappen entwickelten, wodurch das Blatt gefiedert erscheint. Später verdickt sich der Rand, dem die Fiedern entspringen und rollt sich ein, während der obere Teil des Endblattes abstirbt. Diese verdickten Ränder bilden die Gabeläste des Stammes an alten Pflanzen, die sich durch interkalares Wachstum auf 18 Zoll verlängern können, während die Sporophylle über einen Fuss lang werden.

¹⁾ Montagne in Ann. d. sciences nat. 2 Série Tome 14 S. 48.

²⁾ Areschoug, Obs. phyc. V. S. 12.

³⁾ Setchell, Notes on Kelps in Erythea März 1896 S. 42.

10. Egregia.

Diese in zwei Arten an der Küste Kaliforniens auftretende Gattung bildet den Höhepunkt der Laminariaceen nach Organisation und Gliederung. Die vielfach verzweigten mehr als 10 m Länge erreichenden Pflanzen besitzen ein anfangs scheibenförmiges Haftorgan, später Hapteren, sie zeigen eine scharfe Sonderung in einen

Fig. 13.

Egregia Menziesii. 1 Stück einer Pflanze mit flachen, ungeteilten Blättern. 2 am Rande gefranztes Blatt. 3 Stück eines Stengels mit borstlich zerteilten Blättern. Originale im Kieler Herbar. (Natürl. Grösse.)

Fig. 14.

Egregia Menziesii. 1 Endstück einer Pflanze. 2 zwei Sporophylle. 3 unterer Teil eines jüngeren Astes. 4 junger Ast. 5 zwei Keimpflanzen. 6 jüngste Anlage eines Astes. Von 1—5 die Originale im Kieler Herbar. 6 copiert nach Ruprecht. (2, 3, 4, 5 natürl. Gr., 1 auf die Hälfte verkl.).

flachen Stengel und verschieden gestaltete Blätter, die zum weitaus grössten Teile Assimilatoren sind, von denen an älteren Pflanzen einzelne als Sporophylle ausgebildet werden.

Es sei zunächst die vielgestaltige *E. Menziesii* (im Sinne Setchells) an der Hand unserer Abbildungen besprochen. Sie sind nach Exemplaren des Kieler Herbars gezeichnet, die natürlich nur Bruchstücke vorstellen. Mir war es anfangs fraglich, ob sie zu einer Pflanze gehören könnten; allein nach Setchell¹⁾ steht es fest, dass die Blätter an einem Individuum variieren von einfachem, verkehrt eiförmigem Umriss bis zu fiederspaltigen Formen mit borstlichen Zipfeln, und dass die mehr zerschnittenen Blätter an den älteren Teilen des Stengels sich finden.

Fig. 13¹ ist ein Stück aus dem oberen Teil des platt gedrückten Stengels mit den dicht gedrängt beiden Kanten entspringenden Blättern, die von sehr verschiedener Grösse sind und in kleine stachelförmige Protuberanzen übergehen; kurze derartige Stacheln finden sich auch auf der flachen Seite des Stengels. Der Stiel einzelner Blätter, die sämtlich Assimilatoren sind, ist zu grossen Schwimmblasen umgewandelt; eins solcher Blätter zeigt eine unvollkommene Fiederspaltung. Alle diese Blätter sind den Sporophyllen von *Alaria* gleichwertig und entstehen wie jene durch seitliche Aussprossung aus dem Stengel. In 13² ist ein einzelnes Blatt gezeichnet, eine Übergangsform, bei der die Spreite noch flach ist, am Rande indess schon haarförmige, gespaltene Zipfel hervorgetrieben hat. In 13³ sind lauter Blätter mit haarförmig zerspaltenen Spreiten dargestellt, von denen drei den Stiel zu einer Schwimmblase umgebildet haben. Diese Blätter verhalten sich zu denen von 13.¹ wie die untergetauchten Blätter von *Ranunculus aquatilis* zu dessen Schwimmblättern; nur ist bei *Egrecia* nicht zu erkennen, dass die Blattformen einem besonderen Zwecke angepasst seien, für eine abweichende Lebensweise ihre eigentümliche Gestalt angenommen haben.

In Fig. 14² sind ein paar der schotenförmigen, längsrunzeligen Sporophylle gezeichnet, deren Oberfläche von den Sporangien bedeckt ist; die zwischen ihnen befindlichen Laubblätter sind mehr

¹⁾ Setchell, Notes on Kelps S. 43.

weniger durch Alter oder Wellenschlag beschädigt. 14¹ ist das Endstück einer Pflanze mittleren Alters; der obere Teil ist fiederspaltig, der untere gefiedert, das ganze Stück steht ungefähr auf der Organisationshöhe einer Ecklonia.

Die Seitenzweige der Pflanze sind von adventiver Stellung; sie entwickeln sich an der Stelle eines Blattes, indem dasselbe, anstatt ein Kurztrieb zu werden, zu einem Langtriebe auswächst. In 14⁶ ist die junge Anlage eines Seitenastes gezeichnet, die sich dann durch intercalares Wachstum sowohl des Stiels wie der Spreite gewaltig vergrößern kann. Der Stiel ist anfangs cylindrisch und wird erst später flach. 14⁴ ist ein weiter vorgeschrittener Zweig; man sieht, wie sein Endstück (die Spreite des Endblattes) fiederspaltig geworden ist, während aus dem Stiel Blätter und Stacheln hervorwachsen. 14³ ist der untere Teil eines noch älteren Zweiges mit Stacheln und Blättern, um den Übergang aus der Zylinderform in die platte Form der Stengels zu zeigen. 14⁵ endlich zeigt zwei Keimpflanzen: die rechte ganz wie eine Laminaria; bei der linken Stiel und Endblatt auch noch wie bei Laminaria, doch sind bereits, wie bei einer Alaria, seitliche Blätter am obersten Teil des Stiels gebildet.

Setchell¹⁾ berichtet, dass das zuerst ungeteilte Endblatt der jüngsten Pflanzen später durch Auswüchse aus dem Rande der Basis fiederspaltig werde, wie bei Ecklonia, während die seitlichen Blätter dem obersten Teil des Stiels entspringen, der an dieser Stelle eines unbegrenzten intercalaren Längenwachstums fähig ist.

Setchell hat unter dem Namen *E. laevigata* eine zweite Art von *E. Menziessii* unterschieden durch das Fehlen der Stacheln auf der Fläche des Stengels. Von dieser Art besitzt das Kieler Herbar ein schönes Exemplar mittleren Alters und eine Keimpflanze. Letztere ist ganz wie eine Laminaria gestaltet mit lanzettlicher, 8 cm langer, 15 mm breiter Spreite, die sich nach unten in den 10 mm langen Stiel verschmälert; ohne dass am Spreitenrande schon Ausbuchtungen auftauchten, entpringen dem obersten Stücke des Stiels bereits zwei Blattanlagen in Gestalt kleiner, seitlicher Protuberanzen. Von der älteren Pflanze sind nur die unteren Teile

1) Setchell, Classification etc. S. 350.

vorhanden, sie zeigen grössere und mehr vereinzelt stehende Seitenblätter, als die mir bekannt gewordenen Stücke von *E. Menziesii*; so misst die Spreite eines Blattes, dessen Stiel in eine Schwimmblase umgebildet ist, in die Länge 11, in die Breite 3 cm. Die Verzweigung des Stammes beginnt 3 cm oberhalb der aus Hapteren gebildeten Wurzel.

Möge Herr Prof. Setchell bald seine Zusage erfüllen und uns mit einer eingehenden Monographie dieser interessanten Gattung beschenken!

11. Schlussbemerkung.

Wenn ich vorstehend einen Überblick gab über den grösseren Teil unserer Kenntnisse von der Entwicklung der morphologisch so wichtigen Laminariaceen, so werden sich aus meinen Schilderungen von selbst einige der besonders empfindlichen Lücken unseres dermaligen Wissens auf diesem Gebiete ergeben haben. Es sei mir gestattet, auf zwei in Betracht kommende Punkte besonders hinzuweisen.

Einmal fehlt es noch allzusehr an genauen Untersuchungen über den Aufbau der Keimpflanzen aus der sich teilenden Spore. Solche Untersuchungen sind an möglichst verschiedenen Laminariaceen vorzunehmen, doch würde es schon von Wichtigkeit sein, sie an den einheimischen Species von *Laminaria*, etwa *L. saccharina* und *L. hyperborea*, durchgeführt zu sehen. Bisher liegen nur die Beobachtungen Thurets für *Saccorhiza* vor; allein die Embryologie ist weiterzuführen als es bei Thuret geschehen, namentlich ist die erste histologische Differenzirung der Bildungsregion, des dem Stiel und der Spreite gemeinsamen „Vegetationspunktes“, festzustellen bis zu der Stufe, auf der die sämtlichen Gewebesysteme gesondert sind.

Eine zweite, für die vergleichende Morphologie wichtige Frage ist die, ob die Spaltung des Laubes bei sämtlichen Laminariaceen auf die gleiche Weise erfolgt, oder ob verschiedene Modi hierbei vorkommen, wie es die Abweichungen in den Angaben der Beobachter als möglich erscheinen lassen. Ich meinerseits möchte glauben, dass die Laminariaceen sich hierbei einheitlich verhalten mit Einschluss von *Laminaria hyperborea*, und dass eine Revision

der darüber in der Literatur vorliegenden Untersuchungen für alle Laminariaceen den gleichen histologischen Modus der Laubzerspaltung ergeben dürfte, wie ihn die letzte dieser Untersuchungen, die von Mac Millan über *Nereocystis*, darstellt; a priori lässt sich freilich nichts dagegen einwenden, wenn man annehmen will, dass bei den verschiedenen in Betracht kommenden Gattungen, wie *Laminaria*, *Saccorhiza*, *Lessonia*, *Macrocystis*, *Nereocystis* mehr oder weniger bedeutende Verschiedenheiten in der Blätterlegung obwalten. Wie die Dinge einmal liegen, wird jede Revision dieser Untersuchungen die Angaben Mac Millans in erster Linie zu prüfen haben.¹⁾

Es giebt wenige Pflanzenfamilien, die für die allgemeine Morphologie des Gewächsreiches ein grösseres Interesse besitzen, als die Laminariaceen möchten die angedeuteten Lücken unseres Wissens daher recht bald ausgefüllt werden!

II. Theoretischer Teil.

12. Die Laminariaceen und das phylogenetische Problem.

Die Ergebnisse der empirischen Biologie bilden das Objekt der theoretischen; die Aufgabe der letzteren beginnt dort, wo die der ersteren endigt. Die grossen Probleme der Biologie: das chemische, das mechanistische (maschinelle), das ontogenetische, das phylogenetische — sie alle haben ihre empirische und ihre theoretische Seite. Das Ziel der theoretischen Betrachtung ist ein

¹⁾ Da die Arbeit dieses Botanikers über *Nereocystis* in einer wenig verbreiteten Zeitschrift erschienen ist, gebe ich nachstehend die wichtigsten Punkte seiner Angaben noch im Wortlaute wieder. Mac Millan betont (l. c. S. 291), dass der in dem sich teilenden Blatte auftretende Spalt keineswegs den Charakter einer Wunde besitzt und fährt dann fort: „A single row of cortical cells immediately below the epidermis deliquesces or collapses and the epidermis furrows along the depression. The deliquescence is propagated to adjacent cells right and left of the furrow and continues down to the middle lamella. The furrowing may take place along one surface of the leaf or along both surfaces until the epidermal cells come to lie against the middle lamella. The latter then breaks down and the two epidermises at the bases of the furrows are contiguous. — The epidermis suffers no disintegration during the process“.

Erfassen des Zusammenhangs der Erscheinungen und ein Gestalten derselben zu einem Idealbilde der Natur. Dies immer mehr oder weniger unvollkommene Bild setzt sich mosaikartig zusammen aus hypothesenfreien Begriffsbildungen und aus Hypothesen. Lassen wir erstere als die Bausteine gelten, so sind die Hypothesen der Kitt; je weniger breit die Fugen und je dünner der Kitt, um so vollkommener und wertvoller ist das Bild.

In den Naturwissenschaften ertönt von Zeit zu Zeit vernehmlich der Ruf nach hypothesenfreien Vorstellungen; Newton, Robert Mayer, Mach, Ostwald sind solche Rufer. Wir Biologen hätten besonders Anlass, auf sie zu hören. Gerade wir sollten auf allen Arbeitsgebieten daran gehen, festzustellen, was in unseren Urteilen hypothesenfrei und was hypothetisch ist, damit wir den festen Boden nicht unter den Füßen verlieren. Es herrscht immer noch zu viel Unklarheit darüber, wie tief wir in den letzten fünfzig Jahren in Hypothesen hineingerathen sind; wir müssen fortan wieder schärfer den Unterschied betonen lernen zwischen dem, was wir wissen, und dem, was wir glauben.

Der Vergleich zwischen der Mannigfaltigkeit der Arten und der Mannigfaltigkeit von Formen, die das Einzelwesen bei seiner Entwicklung aus der Keimzelle durchläuft, hat zur Aufstellung eines phylogenetischen neben dem ontogenetischen Probleme geführt. Übersetzen wir das Wort Phylogenese durch Abstammung, so werden wir die Phylogenese als Thatsache anerkennen, als die Thatsache, dass jeder Organismus von einem anderen abstammt. Insofern liegt auch gar kein Problem vor; das Problem beginnt erst bei den Fragen, ob die Phylogenese stets gleichartige Ontogenesen schafft, oder ob diese auch ungleich sein können, und ob die phylogenetischen Stammlinien einander parallel laufen, oder ob sie nach rückwärts verlängert zuletzt convergieren, wie die Stammlinien eines menschlichen Geschlechts.

Die Antwort auf die erste Frage wird verschieden ausfallen, je nachdem wir auf die Hauptmerkmale oder auf Nebenmerkmale den Nachdruck legen. Aus den Keimen von *Fagus silvatica* entsteht immer wieder *Fagus silvatica*, nie etwas anderes, das lehrt die Erfahrung; aber sie zeigt auch, dass unter Umständen, die sich allerdings unserer Beurteilung entziehen, aus einer grünblättrigen einmal eine

rotblättrige *Fagus silvatica* hervorgehen kann. Die Antwort auf unsere zweite Frage hängt mit der ersten mehr weniger eng zusammen; denn es kann nicht bezweifelt werden, dass die Stammlinien der gewöhnlichen Buche und der Blutbuche in einem Schnittpunkt zusammenlaufen. —

Für die Laminariaceen besteht das phylogenetische Problem so gut wie für jede andere Pflanzenfamilie. Gering aber ist das zum Aufbau einer Phylogenie der Laminariaceen vorliegende Thatsachenmaterial. Wir sehen uns fast ausschliesslich auf Analogieen und auf Kombinationen der Phantasie beschränkt. Dennoch dürfte die vergleichende Betrachtung gerade die Laminariaceen als ein lockendes Objekt für phylogenetische Spekulationen erscheinen lassen.

Die Laminariaceen bilden einen geschlossenen Typus innerhalb der Ordnung der Phaeosporeen, zu denen sie durch ihre Keimzellen und durch die Farbe der Chromatophoren gehören; diese schon durch die Lage der Bildungsregion bedingte Geschlossenheit tritt um so mehr hervor, wenn man, wie ich es thue, *Chorda* und *Adenocystis* den Laminariaceen nicht zuzählt, sondern sie meinerwegen als monotype Repräsentanten besonderer Familien gelten lässt. Dann ist die Grundform der Laminariaceen in *Lam. solidungula* gegeben, und die vergleichende Betrachtung macht die Beziehung der teilweise, wie bei *Thalassiophyllum*, *Macrocystis*, und *Egregia* so abweichenden Gestalten auf diese Grundform zu einem besonders interessanten Beispiele morphologischen Zusammenhangs. Die ontogenetische Differenzierung der Grundform hat grosse Ähnlichkeit mit der Ontogenese eines plattenförmigen, gestielten Blattes bei den Blütenpflanzen; während andererseits die Fortbildung des Laminaria-„Blattstiels“ zum gabelig (*Lessonia*) oder seitlich (*Macrocystis*, *Egregia*) verzweigten Stengel so wenig Analogie bei den Blütenpflanzen findet, wie der Modus der Blatterneuerung. Die Analogie tritt aber wieder hervor im Modus der Spreitenbildung der Laminariaceen: die Sporophylle von *Alaria* entstehen durch Auswachsen wie die Seitenfiedern eines Leguminosenblattes, während die Zerteilung des Laubes bei *Laminaria hyperborea*, *Lessonia*, *Nereocystis* u. s. w. sich verhält, wie die Zerteilung der Palmenblätter. Diese Analogie zwischen seitlicher Blattbildung und der Blattzerteilung bei den Laminariaceen einerseits, den beiden Typen der Blatt-

Fig. 15.
Blatt von *Phoenix canariensis*
in der Entfaltung begriffen;
verkleinert.

verzweigung bei den Phanerogamen andererseits scheint mir so interessant zu sein, dass ich vergleichsweise in Fig. 15 ein in der Spaltung der Lamina begriffenes Blatt von *Phoenix canariensis* wiedergegeben habe. Die Spreite von *Phoenix* ist in der Knospenlage gefaltet wie ein zusammengelegter Papierfächer; während die unteren Kanten frei bleiben, verwachsen die nach oben gekehrten Kanten durch Wucherung des Gewebes zu einer Haut, die man das junge, eben hervorgetretene aber noch unzerschlitzte Blatt bedecken sieht. Diese Haut stirbt dann ab und mit ihr die nach oben gekehrten Kanten der die Blattfalten bildenden Zellgewebe. Dadurch wird die Trennung der Fiedern eingeleitet, sie wird vollendet durch die Streckung der Blattspindel; die Abbildung zeigt, wie die Fiedern am Blattrande noch am längsten zusammenhängen.¹⁾ Die Analogie der Blattzerteilung bei den Fächerpalmen mit *Lam. hyperborea*, *Nereocystis* u. s. w. ist noch grösser. Mir aber lag daran, in diesem Zusammenhange hervorzuheben, dass es Übereinstimmungen in der Entwicklung giebt, aus denen Niemand Schlüsse auf eine phylogenetische Zusammengehörigkeit ziehen wird.²⁾ —

¹⁾ Näheres über die Blattbildung von *Phoenix* findet sich bei *Deinaga* in *Flora* 1898.

²⁾ Vgl. auch die Schrift von *Hildebrand*: *Über Ähnlichkeit im Pflanzenreiche*, Leipzig 1902.

Die Vorstellung eines monophyletischen Ursprungs der Laminariaceen wird durch die Summe aller ihrer Eigenschaften so nahe gelegt, dass wir ihr garnicht ausweichen können; nur wird dieser Glaube an einen einheitlichen Ursprung aller Laminariaceen Hypothese bleiben, weil von der Palaeontologie niemals eine Bestätigung erwartet werden darf; denn das Material, aus dem die Laminariaceen bestehen, ist ein so vergängliches, dass eine Erhaltung desselben durch Versteinering ausgeschlossen erscheint. Nichtsdestoweniger bekenne auch ich mich als Anhänger der Hypothese, dass die ideelle und embryologische Grundform der Familie, nämlich *Lam. solidungula*, zugleich die Urform des Laminariaceen-Typus ist, von der alle übrigen Gattungen abstammen. Nach dieser Hypothese würde also die Mannigfaltigkeit und Vielgestaltigkeit der Laminariaceen im Laufe phylogenetischer Entwicklung aus einem einzigen Urtypus entstanden sein.

Aber was giebt uns den Anlass, die Stammlinien der Laminariaceen-Geschlechter bei ihrer Rückwärtsverlängerung sich in jenem einen Punkte schneiden zu lassen? Eine objektive Notwendigkeit oder eine Denknöthigkeit liegt für solche Annahme nicht vor. Lassen wir einmal unserer Phantasie den weitesten Spielraum, um wenigstens die Extreme unter den Möglichkeiten zu erörtern.

Botaniker wie Zoologen sind zur Zeit wohl überwiegend geneigt, die ältesten imaginären Vorfahren der Pflanzen und Thiere in einfachen Zellen zu suchen, die, dem Leben im Wasser angepasst, zum Typus der heute noch existierenden Flagellaten gehören. In Bezug auf die Amöben glaubt man, dass sie erst aus dem Flagellatentypus entstanden sind, wie wir das auch heute noch ontogenetisch bei den Myxomyceten beobachten. Insbesondere wird man die grosse Algenordnung der Phaeosporeen auf den Flagellatentypus zurückführen; teilen doch ihre Keimzellen die Gestalt und Organisationshöhe der einfachsten Flagellaten. Nach dieser Hypothese würden also auch die Laminariaceen im Laufe der Erdgeschichte aus Flagellaten entstanden sein.

Es erhebt sich dann wieder die Frage: ist jeder Laminariaceentypus (Gattung, Art) phylogenetisch auf einen besonderen Flagellaten zurückzuführen, oder convergieren die Stammlinien aller in einen

einzigsten Flagellaten; ist der Ursprung polyphyletisch oder monophyletisch zu denken?

A priori ist keine Entscheidung für das eine oder das andere möglich, ebensowenig giebt es eine Entscheidung der Frage durch die Erfahrung; für die Erörterung bleiben also nur Spekulationen übrig, über deren wissenschaftlichen Wert man verschiedener Meinung sein kann.

In jeder der beiden Alternativen würden wir anzunehmen haben, dass die Phylembryonen¹⁾ der heute lebenden Laminariaceen sei es allmählich sei es sprunghaft die Übergänge von der flagellatenförmigen Urzelle bis zur jetzigen Gestalt durchlaufen haben, wie die Individuen es vor unseren Augen in der Ontogenese thun. In diesem Sinne ist für mich die Deszendenztheorie, wie ich hier von neuem betone, ein Axiom,²⁾ d. h. sie ist denknotwendig, wenn ich nicht jede Phylogonie aus einfachsten Anfängen bestreiten will, was ich nicht thue. Damit ist der Frage noch keineswegs präjudiziert, ob die Stammlinien unserer heutigen Laminariaceen alle unter einander parallel auf verschiedene Urzellen zulaufen, oder ob sie verzweigt, nach Art eines Stammbaumes, auf einen gemeinsamen Ursprung, auf eine einzige Urzelle zurückgehen.

Ich meinerseits bin, wie ich wiederhole, geneigt, für die Hypothese eines monophyletischen Ursprungs der Laminariaceen Partei zu ergreifen, wenn es auch nicht ganz leicht ist, einen solchen Glauben einwurfsfrei zu rechtfertigen. Es scheinen sogar gewichtige Thatsachen zu Gunsten der Polyphyly zu sprechen. Im stillen Ozean wachsen so ziemlich alle morphologischen Typen der Laminariaceen, vielfach an denselben Standorten, durcheinander. Weil sie das seit Jahrtausenden thun, müssen sie ihrer Umgebung trotz aller morphologischen Verschiedenheit gleich gut angepasst, sie müssen gleich erhaltungsmässig organisiert sein. Die niederen Stufen werden keineswegs durch die höheren verdrängt und ersetzt; sie bestehen ruhig weiter, die höheren Stufen treten neben sie. Diese Thatsache erscheint am leichtesten verständlich bei der Annahme von lauter Parallelentwicklungen, die zu verschiedenen

¹⁾ Über den von mir aufgestellten Begriff der Phylembryonen vgl. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie, Berlin 1901, S. 471.

²⁾ Vgl. Einleitung in die theoretische Biologie S. 460.

Gestalten von stabilem morphologischem Gleichgewicht¹⁾ hingeführt haben; eine Umbildung mussten die Phylembryonen der complicierteren Typen auch hierbei erleiden. Man kann vor Allem nicht einsehen, warum eine so vorzüglich angepasste Form, wie *Laminaria*, die offenbar schon ein Optimum der Anpassung darstellt, noch die anderen Formen hervorgebracht haben sollte. Wäre sie weniger gut angepasst gewesen, als *Alaria*, *Egregia*, *Lessonia*, *Nereocystis* u. s. w., so würde die Umwandlung verständlicher sein, man würde dann aber auch erwarten dürfen, dass *Laminaria* längst ausgestorben wäre, wenigstens an den Standorten, wo sie mit ihren komplizierter organisierten Stammesgenossen zusammenwächst und konkurriert.

Natürlich wird durch solche Thatsachen der monophyletische Ursprung der Laminariaceen nicht ausgeschlossen, aber sie drängen doch zu der Frage, was für Momente zu Gunsten einer Blutsverwandtschaft geltend gemacht werden können? Direkte, so scheint es mir, gibt es nicht; somit bleiben die indirekten der Analogie übrig. Es giebt Pflanzentypen, deren Zustandekommen man sich allgemein als Abzweigung von anderen vorstellt, so z. B. der chlorophyllosen Parasiten und Saprophyten unter den Blütenpflanzen. Sofort kann dem wieder entgegengehalten werden: warum sollen *Orobanche*, *Monotropa*, *Cuscuta*, *Epipogon* nicht von grünen Phylembryonen abstammen, die längst ausgestorben sind, und die keine Blutsverwandtschaft mit einer heute lebenden grünen Orchidee u. s. w. besaßen? Ein solcher Skepticismus wird manchem auf die Spitze getrieben erscheinen; allein hier soll festgestellt werden, was an unsern bezüglichlichen Vorstellungen auf Thatsachen gegründet und was hypothetisch ist. — Dann kommen in Betracht die Analogien der bei Kulturpflanzen direkt beobachteten Formänderung, wie sie namentlich als Fälle sprungweiser Heterogenese von Korschinsky und de Vries beschrieben worden sind, von letzterem unter dem Namen der Mutation.²⁾ Auch wenn wir zugeben, dass

1) Über den Begriff des morphologischen Gleichgewichts vgl. Reinke, Einleitung etc. Seite 509.

2) Die Paläontologen verstehen unter Mutation etwas anderes, als de Vries; auch wenn das nicht der Fall wäre, würde das Wort Heterogenensis den Vorzug zu beanspruchen haben aus Gründen der Priorität, die zugleich Gründe der Pietät sind. Indessen klingt das Wort Mutation gefälliger, als Heterogenesis.

die von de Vries als Ausgangspunkt seiner Beobachtungen über Formänderung gewählte *Oenothera Lamarckiana*¹⁾ kein Bastard war, sind doch die wahrgenommenen Abänderungen verhältnismässig geringfügig, wenn wir sie mit den Unterschieden der Laminariaceen-Typen vergleichen. Dass die Verschiedenheiten der Abkömmlinge von *Oe. Lamarckiana* in sprungweiser Abänderung der Stammform auftraten, bin ich um so eher geneigt, anzuerkennen, als ich schon vor längerer Zeit den Satz verfochten habe, dass andere als sprungweise Abänderungen im Pflanzenreiche überhaupt nicht vorkommen; es kann sich nur um grössere oder kleinere Sprünge handeln.²⁾ Ob wir aber berechtigt sind, eine Analogie zwischen den winzigen Unterschieden der von de Vries beobachteten Subspecies von *Oe. Lamarckiana* und den Unterschieden der Laminariaceen-Gattungen und Arten anzunehmen, besonders hinsichtlich der Ursache ihrer Entstehung, das ist eben die Frage; und wenn man an die Länge der Zeiten appellieren will, so fällt mir immer das Wort von Julius Sachs ein, dass auch die längsten Zeiten kein Dreieck zu einer Ellipse machen können. Um bei diesem Gleichnisse zu bleiben, so zeigen die Beobachtungen von de Vries wohl kleine Verschiedenheiten in den Winkeln und Seiten des Dreiecks; aber eine Perspektive auf die Möglichkeit, dass aus dem Dreieck auch nur ein Viereck werden könnte, zeigen sie nicht. Da müssen wir uns schon ganz dem Götterfluge der Phantasie anvertrauen.

Indessen wir wollen das Zugdeständnis machen, dass die herangezogene Analogie der Beobachtungen von de Vries als Stütze unserer Hypothese von der Monophylie der Laminariaceen gelten möge, dann ist eins wenigstens ausser Zweifel: die Phylogonie der Laminariaceen kann wie die der *Oenothera*-Subspezies lediglich auf innere Ursachen zurückgeführt werden. Die Keimpflanze von *Egredia Menziesii* ist ihrem Element so gut angepasst, wie die erwachsene Pflanze. Kaulquappen und Raupen sind einer anderen Lebensweise angepasst als Frösche und Schmetterlinge; die Jugend-

1) Vgl. de Vries, Die Mutationstheorie, Leipzig 1901.

2) Für eine sprungweise „Transmutation“ hat sich auch schon 1876 K. E. von Baer ausgesprochen (Studien S. 436); der Urheber des Gedankens ist bekanntlich Kölliker. Auch Hensen äussert sich in dem gleichen Sinne (Plankton-expedition, Kiel und Leipzig 1891 S. 51.

formen der Laminariaceen sind aber denselben ernährungsphysiologischen Aufgaben gegenübergestellt, wie die erwachsenen, nur dass letztere noch zu fructifizieren, Reservestoffe zu speichern und ihren Dimensionen durch erhaltungsmässige Organisation angemessen zu sein haben. Trotz gleichen Milieus können Jugend- und Altersform allerdings einander unähnlich sein, was auch bei Seetieren vorkommt (Echinodermen, Coelenteraten).

Wollen wir uns für einen Augenblick die von de Vries in seiner Mutationstheorie¹⁾ entwickelten Hypothesen zu eigen machen, so müssten wir uns vorstellen, dass in den Phylembryonen von *Laminaria* gewisse latente Eigenschaften sich entwickelten und eine zunehmende Spannung erreichten, so dass endlich bei der Fortpflanzung eine explosive Spaltung in *L. solidungula* und *L. saccharina* eintrat; dass fortan *L. solidungula* konstant blieb, während *L. saccharina* nach längerer Periode eines scheinbaren Stillstands abermals explodierte und *L. hyperborea*, *Rodriguezii* und verschiedene andere Arten erzeugte. Während dann ein Teil der *L. saccharina* sich bis auf den heutigen Tag unverändert erhielt, führten weitere Explosionen zu den Gattungen *Saccorhiza* und *Agarum* und schliesslich zu den Phylembryonen der Lessonideen und Alarideen. Natürlich kann man je nach Geschmack die Historie sich auch anders zusammendenken, auch soll in diesen groben Zügen nur das Prinzip der Hypothese wiedergegeben werden, da in Wirklichkeit die einzelnen Spaltungen zunächst immer nur zu einer Schaar von Unterarten führen würden, wie wir sie auch heute wohl noch bei *Lam. saccharina* unterscheiden können; wenigstens spricht die Durchmusterung der Herbarien dafür. Worauf es aber ankommt, ist dies, dass nach der Hypothese von de Vries auf eine lange Periode der Konstanz eine kurze der Abänderung folgt, und dass die Abänderungen in der langen konstanten Periode als latente Anlagen allmählich heranreifen. Es wird somit von der Abspaltung erblicher Rassen aus einer Stammform, die Landwirtschaft und Gärtnerei seit lange uns kennen gelehrt, und denen de Vries die dankens-

¹⁾ Würde man statt Mutationstheorie Spaltungstheorie sagen, so wäre die Konkurrenz mit der Paläontologie um jenes Wort vermieden; und die Paläontologen haben die älteren Anrechte darauf.

werthen, wissenschaftlich genauen Beobachtungen über die *Oenothera*-Unterarten hinzufügte, also von Thatsachen der Beobachtung per analogiam auf die Blutsverwandtschaft und den monophyletischen Ursprung der sämtlichen Laminariaceen zu schliessen sein. Des Hypothesischen wahrlich genug!

Ein Moment fällt noch zu Gunsten der Monophylie ins Gewicht, wenn es auch ein negatives ist: dass nämlich die monophyletische Hypothese theoretisch mit keiner Thatsache in Widerspruch steht, dass sie zwar nicht denkbildlich, doch denkbar erscheint, wenn wir auch in der Natur noch nie einen Übergang von solcher Sprungweite beobachtet haben, wie sie zwischen ein paar Laminariaceen-Spezies besteht. Indessen über diese Schwierigkeit soll ja die Analogie zwischen kleinen und grossen Unterschieden hinweg helfen.

Doch nun kommt die unausweichliche Frage: Welchen Gewinn zieht die Wissenschaft aus solchen Hypothesen? Meine Antwort gab ich bereits oben: die Hypothesen liefern uns den Kitt, ohne den wir die von der Erfahrung gelieferten Bausteine wissenschaftlicher Forschung nicht zu einem ideellen Nachbilde der Natur würden zusammenfügen können, und die Herstellung eines solchen Bildes ist auch wissenschaftliche Arbeit. V. Hensen freilich sieht die Sache anders an, wenn er sagt ¹⁾:

„Soweit man an Hypothesen glaubt und auf sie schwört, hört man leider auf, wissenschaftlich zu sein, und wenn das wirklich heute alle Forscher thäten, so stände in dieser Richtung die Wissenschaft still, oder richtiger gesagt, es existierte nur Rechtgläubigkeit, die Wissenschaft schlief.“

Wer vermöchte einem solchen Urteil ernstlich zu widersprechen?

Die Sache hat eben, wie so viele andere, ihre zwei Seiten. Der historisch-genetische Gedanke wird bei der Erstrebung eines möglichst vollständigen Bildes der Pflanzen- und Tierwelt sich stets gebieterisch geltend machen, man wird ihn nicht ignorieren können und man wird sich an einer bloss klassifizierenden Zusammenstellung der heute lebenden Formen nicht genügen lassen. Aber eine der vornehmsten Pflichten der wissenschaftlichen Biologie

¹⁾ Hensen, Die Planktonexpedition und Haeckels Darwinismus, Kiel und Leipzig 1891 S. 1.

muss es bleiben, genau zu unterscheiden, was an der Descendenztheorie sicher beweisbare Thatsache und was Hypothese ist, und diesen Unterschied nicht zu vertuschen, sondern immer selbst darauf hinzuweisen. Dies allein ist der Wissenschaft würdig.

13. Die Laminariaceen und Haeckel's „biogenetisches Grundgesetz.“

Durch E. Haeckel ist der Satz aufgestellt worden: „Die Ontogenesis ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenesis, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung)“; und die Wiederholung soll um so getreuer sein, „je gleichartiger die Existenzbedingungen sind, unter denen sich das Bion und seine Vorfahren entwickelt haben“ ¹⁾. Diese Hypothese hat Haeckel in späteren Veröffentlichungen mit dem anspruchsvollen Namen des biogenetischen Grundgesetzes überschrieben, eine Anwendung des Wortes Naturgesetz, die sich erheblich von dem Begriffe unterscheidet, den wir seit den Arbeiten Keplers, Galileis, Newtons mit jenem Worte verbinden.

Wäre Haeckel's Hypothese richtig und erwiesen, so würde sie zweifellos einen Hauptsatz der theoretischen Biologie ausmachen; allein die Botaniker haben kaum Notiz davon genommen, und in der Zoologie der Gegenwart dürfte auch nicht allzuviel Stimmung zu Gunsten jener Hypothese vorhanden sein. Auch ich würde an dieser Stelle nicht näher auf den Gegenstand eingehen, wenn nicht einerseits in einer vor kurzem erschienenen Vertheidigungsschrift des „Grundgesetzes“ von H. Schmidt ²⁾ ich selbst unter die Anhänger desselben gerechnet worden wäre, und es andererseits bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein haben könnte, als zeugten die Laminariaceen zu Gunsten der Hypothese Haeckels. Solchen Meinungen möchte ich entgentreten.

Die Rekapitulations-Hypothese hat mehrfach eingehende und scharfe Kritik erfahren, und man erwartet nach dem Titel der Schmidt'schen Schrift, dass sie sich mit den gefährlichsten Gegnern

¹⁾ Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen, Berlin 1866. I. S. 300

²⁾ Heinrich Schmidt, Haeckels Biogenetisches Grundgesetz und seine Gegner, Odenkirchen 1902.

am eingehendsten befassen werde. Allein darin täuscht man sich. Schmidt erklärt von vorne herein. (S. 73), sich auf die Gegnerschaft der letzten 10 Jahre beschränken zu wollen. Dadurch wird eine Auseinandersetzung mit den beiden wichtigsten Gegnern, mit A. Wigand¹⁾ und K. E. von Baer umgangen; auch der genau 10 Jahre alten Kritik Hamanns²⁾ geschieht keine Erwähnung mehr. Dagegen wird auf die Kritik Hensens aus dem Jahre 1891³⁾ eingegangen, freilich in einer den Leser leicht irreführenden Weise. Hensen's Auffassung scheint mir nach seiner Schrift diese zu sein: Die Organe und Organismen entwickeln sich auf dem einfachsten, zweckmässigsten Wege, doch mit einer gewissen Freiheit und Mannigfaltigkeit. Dieser Weg muss daher bei den verschiedenen Formen durch ähnliche Durchgangsstufen hindurchführen.

Gegen die gewichtigen Einwände Wigands hat Haeckel's Hypothese allerdings einen schweren Stand; ich begnüge mich hier mit einem Hinweis auf dieselben. Um so mehr ist es nötig, auf die von K. E. von Baer geübte Kritik näher einzugehen, als dieser grosse Biologe von Schmidt gewissermassen unter die Vorläufer der Rekapitulations-Hypothese gestellt wird auf Grund von Äusserungen, die derselbe im Jahre 1828 in seiner „Entwicklungsgeschichte der Thiere“ gethan hat, und von denen die wichtigsten lauten:

„Je weiter wir in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere zurückgehen, desto ähnlicher finden wir die Embryonen im Ganzen und in den einzelnen Theilen“ „Wir werden hierdurch zu der Frage geführt, ob nicht im Beginne der Entwicklung alle Thiere im Wesentlichen sich gleich sind, und ob nicht für alle eine gemeinsame Urform besteht“.

Diese Frage, die nicht einmal in die Gestalt einer Arbeitshypothese gekleidet wurde, wünschte Baer keineswegs zu Gunsten von Haeckel's Rekapitulationshypothese verwertet zu sehen, woran er in seinen „Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften“ (1876) nicht den geringsten Zweifel gelassen hat (vgl. S. 242 ff). Ich gehe etwas näher darauf ein.

¹⁾ A. Wigand, Der Darwinismus. Band III. S. 235 ff (1877).

²⁾ O. Hamann, Entwicklungslehre und Darwinismus, Jena 1892. S. 27 ff.

³⁾ Victor Hensen, Die Plankton-Expedition und Haeckel's Darwinismus. Kiel und Leipzig, 1891.

Baer stellt zunächst fest, dass ähnliche Hypothesen schon in der sogenannten naturphilosophischen Periode des vorigen Jahrhunderts aufgetreten sind, indem namentlich Meckel und Oken behaupteten, der Mensch durchlaufe in seiner Entwicklung die verschiedenen Tierformen, sei nach einander Infusorium, Insekt, Fisch, Amphibium, Vogel, niederes Säugetier. Dem gegenüber vermochte Baer nachzuweisen, dass das, was für eine Tierklasse wesentlich und charakteristisch ist, von dem Embryo einer anderen nie dargestellt wird. Baer gelangt zu folgendem Ergebnisse:

„Alle Tiere entwickeln sich so, dass zuvörderst der Grundtypus bestimmt wird, wobei noch die histologische und morphologische Sonderung äusserst gering ist und nur beginnt. Indem diese Sonderungen fortschreiten, geht der Embryo aus seiner ersten Grundform in eine Variation derselben über, d. h. aus dem Charakter einer Tierklasse in den einer Ordnung und einer Familie derselben, später in eine noch beschränktere u. s. w., bis zuletzt die Eigentümlichkeiten des Individuums auftreten. So wird ein Wirbeltier, das anfänglich ganz unentschieden scheint, bald zu einem Fisch, Reptil, Vogel oder Säugetier. Es durchläuft der Vogel, während sich die histologische und morphologische Sonderung seines Leibes ausbildet, zugleich eine Reihe von Modifikationen aus einer unbestimmteren Grundform zu mehr gesonderten Formen, die zuletzt zu den Eigentümlichkeiten der Individualitäten führen. Die allgemeinsten Charaktere des Wirbeltiers bilden sich also zuerst, und es ist darnach unmöglich, dass ein Wirbeltier die anderen Typen durchlaufen kann. Ebenso wenig kann ein Tier, das zu einer Klasse der Wirbeltiere gehört, vorher die Organisation einer anderen Klasse haben. Denn sowie es das Charakteristische einer bestimmten Klasse erreicht hat, kann es aus derselben nicht heraus.“

Hieran schliesst Baer Betrachtungen über die Möglichkeit des allmählichen Werdens „verwandter Tierformen aus einer nicht bloss embryonalen Grundform, sondern aus einer zur vollen Entwicklung und Fortpflanzung gelangten Grundform. Doch habe ich diese Transformation nicht weiter zu denken mir erlaubt, als für die jetzt wirklich getrennten Arten einer einzelnen Sippe, z. B. alle Hirscharten aus einer Grundform oder höchstens ganz nahe ver-

wandter Sippen, wie der Antilopen, Schafe und Ziegen, aus gemeinschaftlicher Grundform.“ Solche Umformungen hat also auch Baer als Möglichkeit hingestellt, aber keineswegs als Thatsache.

Im weiteren Verlaufe der Abhandlung wendet sich Baer unmittelbar gegen Haeckel, freilich ohne ihn zu nennen, mit folgenden Worten: (S. 426).

„Die Darwinisten neuerer Zeit behaupten, die Ausbildung eines höheren Organismus durchlaufe in ihrer individuellen Entwicklung rasch die Bildung der früheren Formen, welche die Vorfahren gehabt haben, oder wie sie sich ausdrücken, die Ontogenie sei eine kurze Wiederholung der Phylogenie. Die Phylogenie ist nämlich die Reihe der Umwandlungen, welche eine organische Form in der Vorzeit als eine Reihe selbständiger Arten gehabt haben soll. Dieser Satz scheint mir nicht begründet, weil die Entwicklung eines Individuums nicht die Tierreihe durchläuft, sondern von den allgemeineren Charakteren einer grösseren Gruppe zu den spezielleren und speziellsten übergeht.“

Und an anderer Stelle: (S. 456.)

„Noch weniger können wir das von den Nach-Darwinianern aufgestellte Gesetz gelten lassen, dass die Entwicklung des Einzelwesens (Ontogenie) die Reihenfolge seiner Vorgänger (Phylogenie) wiederholt, da die erste nach unserer Ansicht nur den Übergang aus allgemeineren Verhältnissen in speziellere nachweist, nicht aber den Übergang aus einzelnen spezielleren in andere.“

Diese Sätze enthalten neben der bündigsten Absage an die Rekapitulations-Hypothese als an einen Irrthum zugleich die nicht minder wichtige Hervorhebung dessen, was jenem Irrthum an Thatsachen zu Grunde liegt.

Übrigens hatte schon Darwin in der „Entstehung der Arten“ es ausgesprochen,¹⁾ dass Übereinstimmung in der Bildung des Embryo auf gemeinsame Abstammung hinweise, weil der Bau des Embryo uns den Bau der Stammform überliefere; den Embryo hätten wir uns vorzustellen als ein mehr weniger verblichenes Bild der gemeinsamen Stammform (in ihrer erwachsenen oder Larvenform) aller Glieder einer Tierklasse. Danach hat schon Darwin

¹⁾ Vgl. Schmidt, l. c. S. 14.

den Grundgedanken der Lehre Haeckel's geäußert, freilich ohne ein Naturgesetz daraus zu machen. Um eine kurze Unterscheidung zur Hand zu haben, werde ich künftig citieren: Darwin's Idee, Haeckel's Hypothese, Baer's Regel. Unter letzterer verstehe ich den Satz, die Ontogenie zeige den Übergang von den allgemeineren zu den spezielleren Gestaltungsverhältnissen eines organischen Typus. Da gegen den letzten Satz in dieser allgemeinen Fassung kaum Einwände erhoben werden dürften, wird es sich besonders um die Frage handeln, ob und wie weit daneben auch die Darwin'sche Idee als berechtigt anzuerkennen sei.¹⁾

Übrigens hat Haeckel in späteren Arbeiten sein Dogma mehrfach von neuem formuliert, worüber die Schrift von Schmidt nachgesehen werden möge, da der Raum es nicht gestattet, ausführlicher hierauf einzugehen; nur zwei charakteristische Aussprüche Haeckel's sollen noch angeführt sein, deren einer lautet: „Die Phylogenesis ist die *causa efficiens* der Ontogenesis“ (Anthropogenie); der andere; „Die Phylogenesis ist die mechanische Ursache der Ontogenesis (Gastraea-Theorie).“

Wenige Pflanzengruppen dürften zur Prüfung der Tragweite von Haeckel's Hypothese so geeignet sein, wie die Laminariaceen. Es sind ansehnliche Gewächse von bedeutender Mannigfaltigkeit nach Grösse und Gestalt mit recht verschiedenen Stufen morphologischer Gliederung und Organisationshöhe. Es zeigt sich, dass alle diese Formen ontogenetisch den Typus einer jugendlichen *Laminaria saccharina* durchlaufen, was bereits von Montagne, Areschoug, Setchell hervorgehoben worden ist. Dabei vollenden alle Laminariaceen ihre Ontogenie unter ähnlichen und gleichförmigen äusseren Lebensbedingungen. Die Art ihrer Fortpflanzung ist die gleiche und vollzieht sich nur durch ungeschlechtliche Keimzellen. Die Keimesentwicklung ist mit Ausnahme der frühesten Stadien, die für die vorliegende Frage unberücksichtigt bleiben können, eine makroskopisch erkennbare und liegt so deutlich vor Augen, dass sie sich an Herbarexemplaren verfolgen lässt.

¹⁾ In Bezug auf die von Fritz Müller über das Verhältnis von Ontogenie und Phylogenie geäußerten Ansichten, in denen auch zum ersten Male die Rede ist von der Fälschung der geschichtlichen Urkunden, was Haeckel veranlasste, sein Wort Cenogenesis zu bilden, vgl. Schmidt, l. c. S. 16.

Als den einfachsten Typus der Familie haben wir *Laminaria solidungula*, als den compliciertesten (höchsten) *Egregia Menziesii* anzusehen. Der Fuss der ersteren geht nicht über die kreisrunde Haftscheibe hinaus, die gewöhnlichste Art der Meeresalgen, sich anzuhängen; und diese Methode befolgen auch die jüngsten Stufen aller übrigen Laminariaceen. Die Hapteren, welche später bei *Laminaria saccharina* und den meisten übrigen Laminariaceen auftreten, bedeuten einen das Princip der Materialersparnis zum Ausdruck bringenden morphologischen Fortschritt.

Laminaria bleibt stehen, nachdem Fuss, Stiel und Spreite hervorgebracht sind; die Spreite ist Assimilator und Sporophyll zugleich. *Lessonia* durchläuft als Jugendform den Typus von *Laminaria*, dann tritt die Gabelung des Stiels hinzu; bei *Lessoniopsis* auch die Sonderung der Spreiten in Assimilatoren und Sporophylle. Diese Sonderung ist ein allgemeiner Charakter der Alarideen, deren Sporophylle schon bei *Alaria* nicht durch Teilung, sondern durch Sprossung entstehen. Dabei durchlaufen *Alaria* und *Ecklonia* die Jugendformen von *Laminaria*; *Egregia* nach einander die Jugendformen von *Laminaria*, von *Alaria* und von *Ecklonia*, um dann durch Sprossung nicht nur Sporophylle, sondern auch Assimilatoren verschiedener Gestalt, endlich Wiederholungssprosse hervorzubringen. Obwohl also zum Typus von *Laminaria* zahlreiche Neubildungen hinzukommen, um *Egregia* daraus werden zu lassen, ist doch der Entwicklungsgang in früher Jugend ein homologer, wodurch in gewissem Sinne eine Homologie zwischen einer ganzen erwachsenen *Egregia* und einer erwachsenen *Laminaria* angezeigt wird; von anderem Gesichtspunkte aus ist die morphologische Verschiedenheit eine grosse.

Folgt aber hieraus mit Sicherheit, dass die fortpflanzungsfähigen Phylembryonen von *Lessonia*, *Alaria*, *Ecklonia* einer *Laminaria* gleichen, die frühesten Phylembryonen von *Egregia* einer *Laminaria*, die folgenden einer *Alaria*, noch spätere einer *Ecklonia*? Ich glaube kaum; das äusserste, was man behaupten darf, ist, dass man im Sinne von Darwins Idee einen derartigen Schluss auf die Beschaffenheit der Phylembryonen als Hypothese zulässt.

Betrachten wir einmal das ontogenetische Material etwas genauer. Die junge *Egregia*, *Ecklonia*, *Lessonia* sind doch nur

scheinbar einer *Laminaria* gleich, da sie im Laminariastadium nicht fructifizieren, und es bleibt eine nicht eliminierbare Hypothese, dass die Phylembryonen auf dieser Formstufe schon fructifizierten. Thatsächlich ist nicht nur wegen ihrer Grösse, sondern auch wegen ihres Fructifications-Vermögens eine erwachsene *Laminaria* etwas anderes, als die entsprechende Jugendform von *Egregia*, aus der später doch noch etwas ganz anderes wird. Auf diesen fundamentalen Unterschied zwischen einer Jugendform, die, ohne reproduktionsfähig zu sein, die Anlage zur Weiterentwicklung in sich trägt, und einem jener Jugendform ähnlichen fortpflanzungsfähigen Organismus hat schon Wigand¹⁾ mit Recht hingewiesen. Da somit bei gleichem Aussehen die Jugendform von *Egregia* schon durch ihre latenten Eigenschaften von der Jugendform einer *Laminaria* höchst verschieden ist, reduziert sich die Identität beider auf eine ideelle, nur bei weitgehender Abstraktion zulässige.

Unterlassen wir den Flug der Hypothese, so bleibt es immerhin ein wichtiges Ergebnis der Untersuchungen des ersten Teils dieser Arbeit, dass die ontogenetische Durchlaufung der *Laminaria*-Form seitens aller Gattungen zu den allgemeinen morphologischen Merkmalen der Laminariaceen gehört. *Lessonia* und *Egregia* haben auf früher Stufe den allgemeinen morphologischen Charakter des Familientypus erreicht, über den *Lam. solidungula* sich nicht erhebt, während jene Gattungen in fortschreitender Entwicklung weit über denselben hinausgehen. Wir können vielleicht noch weiter gehen, freilich wiederum nicht ohne hypothetischen Seitensprung, indem wir annehmen, dass der ontogenetische Entwicklungsgang von *Egregia* der einfachste ist, den die Natur bei Hervorbringung eines so komplizierten Typus zu verwirklichen vermochte.

Als Ergebniss meiner Untersuchung kann ich es also hinstellen, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte der Laminariaceen sich in vollkommener Übereinstimmung mit Baer's Regel befindet, und dass nur mehr oder weniger wahrscheinlich zu machende Hypothesen über diesen Rahmen hinausführen.

Damit soll nicht gesagt sein, dass ich solchen Mutmassungen abhold bin; im Gegenteil, die Tatsachen scheinen mir im Lichte

¹⁾ Wigand, Darwinismus I. S. 304.

von Darwins Idee darauf hinzuweisen, dass die Phylembryonen aller Laminariaceen eine grosse Ähnlichkeit mit *Lam. solidungula* besessen haben. Indem ich in diesem hypothetischen Sinne die Idee Darwins für eine in hohem Grade beachtenswerte erkläre, verwerfe ich um so entschiedener die Haeckel'sche Zuthat zu derselben.

Ich fasse Darwins Idee in dem Sinne auf, dass nach ihr zwischen der Ontogonie eines Organismus und seiner Phylogonie eine mehr oder weniger weitgehende Analogie besteht. Es ist das eine Hypothese, die an möglichst vielen Fällen geprüft werden muss; und die vergleichende Morphologie der Laminariaceen erweist derselben sich günstig.

Von wissenschaftlich höherem Werte ist aber die Regel Baer's, weil sie hypothesenfrei ist.

Baers Regel und Darwins Idee sind beide mit einem monophyletischen wie mit einem polyphyletischen Ursprunge der Laminariaceen vereinbar; über diese Alternative wird nichts durch sie entschieden. *Lessonia* und *Egregia* können beide von anderen Flagellaten abstammen, wie *Laminaria* und *Alaria*; dadurch wird der hypothetische Rückschluss auf die Formen, die ihre Phylembryonen besessen haben mögen, nicht geändert. Höchstens könnte man noch sagen, dass die Analogie zwischen Ontogonie und Phylogonie eine grössere sein wird bei polyphyletischer als bei monophyletischer Abstammung, weil im ersteren Falle die Phylogonie so wenig Verzweigungen der Stammlinien enthält, wie die Ontogonie.

Auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen, um einem möglichen Einwande vorzubeugen. Baers Regel besagt, dass ein Organismus erst die allgemeinen, dann die speziellen Merkmale seiner Gruppe durchläuft. Die allgemeinere Form braucht nun keineswegs immer die einfachere zu sein, wie bei den Laminariaceen, wenn auch dies der gewöhnliche Fall ist. Die Keimpflanzen der phyllodinen Akazien folgen gleichfalls Baers Regel, obgleich sie gefiederte Erstlingsblätter tragen, die den erwachsenen Formen fehlen;¹⁾ die Fiederblätter erweisen sich dadurch als der allgemeinere Typus, darum betrachten wir ihn als Grundtypus und leiten die phyllodinen von den fiederblättrigen Spezies ab. Nach Darwins Idee

¹⁾ Vgl. Reinke, Einleitung in die theoretische Biologie (1901). S. 473 ff.

schliessen wir darauf, dass die fiederblättrigen Arten die älteren sind, von denen die phyllodinen abstammen. Da für letzteres noch andere Momente sprechen, so lässt sich daraus ein Indizienbeweis für das phylogenetische Verhältnis der fiederblättrigen und der phyllodinen Akazien konstruieren, ein Indizienbeweis, der natürlich so gut wie jeder Indizienbeweis hypothetische Elemente in sich schliesst. Wir glauben aber wohl allgemein, dass die phyllodinen Arten in den gefiederten Erstlingsblättern Reste von Vorfahren mit sich schleppen, die sie von diesen erblich überkommen und nicht abgestreift haben.

Man kann hiernach Darwins Idee dahin erweitern, dass in einer Organismengruppe ein Merkmal für desto älter gelten darf, je allgemeiner es ist, was wohl der allgemeinen Annahme der Biologen wie der Paläontologen entspricht.

Ist diese Annahme richtig, so ergibt sich daraus die Frage nach dem Causalzusammenhange zwischen Phylogonie und Ontogonie; wobei stets im Auge zu behalten ist, dass die Phylogonie eine unbekannte, die Ontogonie eine bekannte Erscheinung ist.

Bei Haeckel lautet die Antwort ganz einfach: die Phylogonie ist die *causa efficiens* der Ontogonie. Damit huldigt Haeckel jener Auffassung von Causalität, die E. Mach¹⁾ mit feinem Humor als eine pharmazeutische bezeichnet: auf eine Dosis Ursache folgt eine Dosis Wirkung. Wenn ich mir eine *Laminaria* oder irgend eine beliebige Pflanze vorstelle, so würde es mir nicht leicht in den Sinn kommen zu sagen, dass ihr Aufbau und ihre Verrichtungen durch ihre Phylogonie bewirkt worden sind.

Statt dessen würde ich sagen, dass die Pflanze ihre Eigenschaften von den Eltern und Voreltern ererbt hat, und dass die Ontogonie sich in einer funktionellen Abhängigkeit von der Phylogonie befindet, wie das Individuum von der Reihe der Vorfahren. Hierbei ist von den Eigenschaften der Vorfahren mehr oder weniger hängen geblieben, mehr oder weniger ist hinzugekommen. Allein diese funktionelle Abhängigkeit ist keine exakt bestimmbare wie in der Mathematik, wo ich beim rechtwinkligen Dreieck aus der Grösse der Seite die des gegenüberliegenden

¹⁾ E. Mach, Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. III. Aufl. Jena 1902. S. 70.

Winkels berechnen kann. Darum wäre es methodisch falsch, die Rätsel der Ontogonie aus einer phantastisch aufgebauten Phylogonie lösen zu wollen, und noch falscher, bündige Schlüsse aus den Phasen der Ontogonie auf den einstigen Gang der Phylogonie ziehen zu wollen. Bei den Laminariaceen (wo man wohl keinen Anlass hat, „Cenogenesis“ anzunehmen) kann man sagen, die Übereinstimmung der Ontogenese so verschiedenartiger Formen scheint dafür zu sprechen, dass der Gang der Phylogenese aller Typen durch ein *Laminaria*-ähnliches Stadium hindurchgeführt hat. Darwins Idee ist eine anziehende Arbeitshypothese¹⁾, die bei allen phylogenetischen Spekulationen zu Rate gezogen werden sollte; mehr ist sie nicht.

Es darf aber auch nicht ausser Acht gelassen werden, dass, wie schon Wiegand²⁾ hervorgehoben hat, in vielen Fällen eine Inkongruenz zwischen Phylogonie und Ontogonie daraus folgen muss, dass meistens in der Phylogonie äussere Bedingungen der Entwicklung eine weit grössere Rolle spielen, als in der Ontogonie; man denke nur an den Schwankungen äusserer Einflüsse fast ganz entzogenen Embryo der Säugetiere. Bei den Laminariaceen würde die Hypothese nahe liegen, dass ihre Phylogonie sich unter denselben äusseren Bedingungen vollzogen hat, denen die unter unsern Augen verlaufende Ontogonie ausgesetzt ist. Damit würde die Analogie zwischen Ontogonie und Phylogonie im wesentlichen auf innere Wachstumsursachen zurückzuführen sein; und mit Recht hat Fr. Ehrhardt³⁾ es ausgesprochen, dass wir zu Gunsten der Rekapitulations-Hypothese besondere final wirkende Bildungskräfte annehmen müssten, da die physiko-chemischen Eigenschaften der Materie unmöglich Träger einer aufsteigenden organischen Entwicklung sein können. Damit wird Haeckel wenig einverstanden sein, da nach ihm ja die Phylogenese die mechanische Ursache der Ontogenese sein soll. Was sich Haeckel unter dem Worte Mechanik hierbei denkt, bleibt freilich unklar, jedenfalls wendet er

1) Protothese im Sinne Ostwalds.

2) Wiegand, l. c. I. S. 311.

3) Franz Ehrhardt, Mechanismus und Teleogie, eine Abhandlung über die Prinzipien der Naturforschung, Leipzig 1890 S. 138. — Diese höchst lesenswerte Schrift ist mir erst in neuester Zeit bekannt geworden.

es nicht in dem Sinne an, wie die Physiker es thun, z. B. Kirchhoff oder Hertz, die doch für die Anwendung dieses Begriffes wohl als Sachverständige gelten dürften. Allerdings thut Haeckel so, als wäre die Phylogonie eine Art Naturkraft wie Zug oder Stoss, wenn er durch sie die Ontogonie mechanisch bewirkt werden lässt. Thatsächlich sucht er ein kleineres Rätsel mittelst Ersetzung durch ein grösseres zu lösen.

Dass eine Abhängigkeit der Nachkommen von den Vorfahren besteht, beweist schon die Ähnlichkeit menschlicher Gesichtszüge durch eine lange Ahnenreihe hinauf; insofern steht hier das Problem der Vererbung in Geltung. Aber wie weit die Abhängigkeit geht, und wie weit neben den übereinstimmenden auch die abweichenden Eigenschaften der Ahnen in der Vererbung sich geltend machen, ist die grosse Frage.

Den Gipfel der Verwirrung aber bildet es, und es wird das Ideal der Biologie als Naturwissenschaft dadurch zur Karrikatur entstellt, wenn man mit Haeckel eine immerhin berechtigte Hypothese als Gesetz oder gar als Grundgesetz proklamiert. Ich kann es mir nicht versagen, K. E. von Baer hier noch einmal sprechen zu lassen:

„Den Männern der Wissenschaft möchte ich nur sagen, dass eine Hypothese wohl berechtigt und wertvoll sein kann, wenn wir sie als Hypothese behandeln, d. h. wenn wir ihr Gesichtspunkte für die spezielle Untersuchung entnehmen, dass es aber für die Wissenschaft schädlich und entehrend ist, eine Hypothese, die der Beweismittel entbehrt, als den Gipfel der Wissenschaft zu betrachten. Unser Wissen ist Stückwerk. Das Stückwerk durch Vermutungen zu ergänzen mag dem Einzelnen Beruhigung gewähren, ist aber nicht Wissenschaft“. (Studien S. 473).

Ich überlasse es jedem Leser zu beurteilen, inwiefern es berechtigt ist, mich zu den Anhängern des Haeckel'schen „biogenetischen Grundgesetzes“ zu zählen. Allerdings giebt es ein biogenetisches Grundgesetz, das sich auf der Gesamtheit unserer biologischen Erfahrungen aufbaut, und zu dessen freudigen Anhängern ich mich bekenne, aber es lautet ganz anders, als das von Haeckel verkündigte. Dies wahre biogenetische Grundgesetz lautet: *Omne vivum ex ovo; omnis cellula ex cellula.*

Proxime instat laetissimus et exoptatissimus Augustissimi Imperatoris Regis **GUILELMI II** dies natalis. Et in communem omnium civium laetitiam universaeque patriae gaudium pio se lubentique animo consociari ut testificetur Academia nostra Christiana Albertina, in magna aula die **XXVII** mensis Ianuarii hora **I** post meridiem sollemnia celebrabuntur, in quibus **Alfredus Schoene** philologiae professor publicus ordinarius oratione patrio sermone habenda communia omnium vota auspicatissima pronuntiabit.

His solemnibus ut prompto propensoque animo interesse velint, eo quo par est obsequio atque observantia magistratus Imperatorios Regios perillustres et civiles et militares, magistratus huius urbis summe colendos, sacrorum antistites maxume reverendos, gymnasii scholarumque superiorum praeceptores honoratissimos nec non viros spectatissimos ornatissimosque qui aliquo officii vel studiorum vinculo cum universitate nostra coniuncti sunt, denique urbis incolas et quicumque patriae nostrae favent cupiuntque, rogatos invitatos esse volunt Rector et Consistorium academicum universitatis Kiliensis.

Dabamus Kiliae Holsatorum die XV. Ianuarii MCMIII.

DIGEST OF THE LIBRARY REGULATIONS.

No book shall be taken from the Library without the cord of the Librarian.

No person shall be allowed to retain more than five volumes at any one time, unless by special vote of the council.

Books may be kept out one calendar month; no longer without renewal, and renewal may not be granted more than once.

A fine of five cents per day incurred for every volume not returned within the time specified by the rules.

The Librarian may demand the return of a book after the expiration of ten days from the date of borrowing.

Certain books, so designated, cannot be taken from the library without special permission.

All books must be returned at least two weeks previous to the Annual Meeting.

Each member is responsible for all injury or loss of books charged to his name.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 00898 8156