

# Über Ursprung, Gliederung und systematische Stellung der Cheilanthineen.

Dr. I. Horvat.

Die Systematik der Farne erlebte in neuester Zeit einen tiefgreifenden Umschwung. Um sich über dessen Weite klar zu werden, genügt es vielleicht auf die Tatsache hinzuweisen, dass Bower (1908., 1913., 1918.) die bis dahin äusserst natürliche und gut charakterisierte Familie der Polypodiaceen in mehrere Gruppen einzuteilen versuchte, die von verschiedenen, selbst unter sich nicht näher verwandten Ahnen abzuleiten wären. Das ausgeprägte Merkmal, das polypodioide Sporangium, sollte somit auf verschiedenen Wegen zustande gekommen sein und alles was früher engst verwandt erschien, sollte dadurch weit auseinandergesetzt werden.

Als ich vor mehreren Jahren von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. V. Vouk zur pteridologischen Untersuchung ange-regt wurde, versuchte ich die erwähnten Ausführungen Bowers in bezug auf die Gestalt des Gametophyten zu bekräftigen (Horvat 1921.). In einigen weiteren Arbeiten wandte ich meine Aufmerksamkeit den cheilanthoiden Farnen zu (Horvat 1923., 1925., 1926.). Dabei wurde mein Interesse speziell der Frage nach dem Zusammenhange der Gattungen *Mohria* und *Cheilanthes* zugewendet, einer Frage, die zwar von den Vätern der modernen Pteridologie öfters erwähnt, aber nicht näher besprochen wurde.

Schon Hooker (1868.) bemerkt: »*Mohria* combines the capsules oft the order (*Schizaeaceae*) with the habit oft *Cheilanthes*.« Prantl (1882.) wies auf die Ähnlichkeit der Sporangienentwicklung bei *Mohria* und *Cheilanthes* hin ohne daraus die Schlussfolgerungen zu ziehen. Trefflich äussert sich aber darüber Christ (1897.): »*Mohria*, vielleicht der auffallendste aller Farne, indem er die Fruktifikation einer so weit entlegenen Gruppe mit der Organisation einer Pteridee vereinigt.« Auf die habituelle Ähnlichkeit macht auch Diels (1902.) aufmerksam, und Bower (1913., 1918.) glaubt sogar an die Möglichkeit eines phyletischen Zusammenhanges der Cheilanthineen mit den Schizaeaceen.

Es schien mir nicht uninteressant gerade auf diesem Musterbeispiel die neuen Gedanken und Schlussfolgerungen Bowers (1918.) über die polyphyletische Abstammung der Polypodiaceen zu

prüfen. Ich hatte die Absicht, die ganze Gruppe der Cheilantheen näher zu untersuchen und erst nach genauer ontogenetischen Kenntnis die angeführten Probleme zu berühren. Leider sind meine Bemühungen, brauchbares Material zu erlangen, misslungen.\* Da ich in absehbarer Zeit auf die Möglichkeit weiterer Untersuchungen auf diesem Gebiete leider verzichten muss, so entschloss ich mich zur Publikation dieser Zeilen.

Es wird an dieser Stelle zuerst die Möglichkeit eines Anschlusses der Cheilantheen an ihre mutmasslichen Vorfahren untersucht, nach der Feststellung ihres Ausgangspunktes die weitere Entwicklung der Sippe verfolgt und ihre Gliederung versucht. Ein Vergleich mit den Verwandten dürfte nach meinem Dafürhalten, eine bessere Einsicht nicht nur in die systematische Stellung der cheilanthoiden Farne, sondern auch in die verwickelten Probleme der Phylogenie und Systematik der Filicineen versprechen.

## I. Die Vorfahren der Cheilantheen.

Wie aus meinen früheren Ausführungen (Horvat, 1925.) hervorgeht, sind die Vorfahren der Cheilantheen höchstwahrscheinlich bei den unindusiatischen marginalen *Simplices* zu suchen. Wir betrachten zunächst diese.

### Die Aneimieen.

Die Familie der Shizaeaceen wird in drei Unterfamilien eingeteilt (Diels 1902.), die in einzelnen Merkmalen ganz klar zu unterscheiden sind. Die Lygodieen besitzen normal herzförmige, die Schizaeaceen fadenförmige, und Aneimieen mit seitlichem Meristeme wachsende und mit nierenförmigen Papillen bedeckte Prothallien (Lotsy 1909., Horvat 1921.). In Prothalliumzellen wurden nach eingehenden Untersuchungen von Bauke (1876.) die kolenchymatischen Verdickungen gefunden. Noch klarer tritt der Unterschied im Baue des Sporophyten zutage. So zeichnen sich die beiden ersterwähnten Gruppen mit primitiver Haplostele, bei Aneimieen kommen (mit Ausschluss der *Aneimia* Sect. *Aneimiorrhiza*) die diktyostelen Formen vor. (Bower, 1908.) Differenzen bestehen auch im Baue der Sporangien, jedoch sind alle durch einen scheitelständigen Ring und Längsriss charakterisiert. Diese erheblichen Unterschiede weisen nach Diels (1902.) zwar nicht auf verschiedene Abstammung, wohl aber an eine frühzeitige Differenzierung hin.

Als Vorfahren der Cheilantheen kommen nur die Aneimieen, mit Gattungen *Mohria* und *Aneimia* in Betracht (Horvat, 1923.).

\* Zu besonderem Danke bin ich Herrn Prof. Dr. L. Diels verpflichtet, der mir lebenswürdigerweise wertvolles Material zugesandt hat. Leider ist aber dieses beim Transporte verloren gegangen.

Bei *Mohria* stehen die Sporangien einzeln, selten zu zwei, am Ende von Nerven überragt von dem umgeschlagenen Blattrande. *Aneimia* trägt die Sporangien nicht an besonderen Nerven, weil die Segmente eine starke Reduktion erlitten haben, sondern neben der relativen Mittelrippe nahe dem Rande. (Diels, 1902.) Von Prantl (1881.) wurde die Entstehung der Sporangien aus dem Blattrande festgestellt. Die Sporangien entwickeln sich zwar aus einer Zelle, aber die Teilungsvorgänge sind darin charakteristisch, dass die erste Teilungswand die viereckige basale Anfangszelle tangiert. Bower (1908.) bemerkt: »such segmentation is a feature characteristic of the more robust types of Fern-sporangium.« Die Sporenproduktion ist bei beiden Gattungen gross, und beträgt gewöhnlich 128 Sporen im Sporangium.

Die Aneimien zeigen fast in allen Merkmalen einen deutlichen Fortschritt gegen die anderen Sippen der Schizaeaceen; sie sind in der Verbreitung enger beschränkt als die anderen Vertreter der Familie. (Christ, 1910.)

Im Habitus ist *Mohria* mit *Cheilanthes* auffallend ähnlich, was mein Interesse dahin erweckte, einen genauen Vergleich auch in inneren Merkmalen zu ziehen.

#### Cheilanthes, Swartz.

Wenn auch die Gattung *Cheilanthes* zum Gegenstande zahlreicher Untersuchungen von mehreren Autoren gewesen ist, so liegt doch heute keine zusammenfassende entwicklungsgeschichtliche Schilderung weder der ontogenetischen noch der phylogenetischen Verhältnisse. Wir verdanken Mettenius (1859/61.), und Luerssen (1889.) musterhafte Schilderungen, doch wäre es wohl erwünscht die Gattung nach neueren Untersuchungen zusammenfassend zu behandeln.

Die einzelnen Arten dieser Gattung unterscheiden sich in nicht wenigen Merkmalen beider Generationen. Sadebeck (1899.) fand bei *Cheilanthes farinosa* aus Sect. *Aleuritopteris*, dass sich »bald zwei Prothalliumlappen entwickeln, wobei das Meristem im Laufe der Entwicklung zu einem lateralen wird, teils von Anfang an eine laterale Anlage zurückzuführen ist.« Demgegenüber fand ich (Horvat, 1925.) bei *Cheilanthes odora* aus der Sect. *Eucheilanthes* normal gebaute, herzförmige Prothallien, die sich anfänglich mittels einer zweischneidigen Scheitelzelle entwickeln, und nach Erlöschung ihrer Tätigkeit mit einem zentralen Meristeme weiter wachsen. Die Prothallien tragen weder Haare noch Drüsen, wohl aber eine dicke Kutikula, die vielleicht mit xerophytischer Lebensweise in Zusammenhang zu bringen ist (Horvat, 1922.). Die Rhizoiden sind bräunlich, die Geschlechtsorgane zeigen keine Besonderheiten, die Deckelzelle des Antheridiums ist ungeteilt. Äusserst eigentümlich sind aber die säulchenförmigen Verdickungen in den Zellecken und an

den Querwänden der Prothalliumzellen. Das sind genau die gleichen Gebilde, welche Bauke (1876.) als charakteristisch für die Schizaeaceen erwähnte. Die Prothallien sind sehr oft zweigestaltig, was Picket (1925.) auch für *Cheilanthes gracillima* erwähnt. Embryo ist in der Jugend mit braunen Haaren (Schlauchhaaren nach Prantl, 1882.), bei weiterer Stammesenentwicklung mit Schuppen bedeckt. Bei mehreren Arten zeigt sich in der Ontogenie ein Fortschritt von Haaren zu Schuppen, doch existieren auch Arten, die zeitlebens mit Haaren bedeckt sind. Selbst bei nahe verwandten Arten kommen beide Bedeckungsformen zustande, so ist nach Christ (1897.) *Cheilanthes persica* Mett. (*Ch. Szovitsi* Fisch.) der einzige Vertreter der Gruppe *Physapteris* in Eurasien mit Haaren und eingemischten linealen Schuppen bedeckt und damit von der sonst gar identischen nur haarbedeckten amerikanischen *Cheilanthes lanuginosa* Mett. verschieden. In der Morphologie zeigt die Gattung grosse Übereinstimmung (abgesehen von abweichenden Blattformen der Sect. *Aleuritopteris*). Das Rhizom ist mehr oder weniger kurz, dorsiventral oder radiär gebaut. Die Blätter sind von einem ungegliederten Stiel getragen, einfach oder mehrfach gefiedert. Die dorsiventralen Typen sind gewöhnlich solenostelisch, die radiären diktyostelisch, doch sind auch Abweichungen bekannt. Marsh (1914.) fand die typische Solenostele bei der dorsiventralen *Cheilanthes Fendleri*. Bei *Cheilanthes gracillima* tritt hie und da auch die Diktyostele auf, im noch höherem Grade sind diktyostelisch *Cheilanthes lanuginosa* und *Ch. persica*. Ähnlich verhalten sich nach Gynne-Vaughan (1903.) *Cheilanthes lendigera* und *Ch. microphylla*; nach Williams (1924.) trifft dasselbe bei *Cheilanthes tenuifolia*. Auch *Cheilanthes odora* hat einen diktyostelen Stamm. Marsh (1924.) stellte dabei fest, dass sich parallel mit der Morphologie der Stele auch ihre Histologie differenziert; so sind die Xyleme bei *Cheilanthes Fendleri* aus massiv nebeneinander liegenden Tracheiden gebaut, bei anderen Arten kommt dagegen inmitten von Tracheiden das Parenchym eingestreut vor. Auch in dem Aufbaue der Stele im Blattstiel zeigen sich nicht geringe Unterschiede. So sagt Parmentier (1899.) »Le genre *Cheilanthes* vient en premiere ligne a cause de ses affinites sporadiques avec les Gymnogrammees. Nous voyons l'unique faisceau liberoligneux du pétiole, tantot rapprocher ses deux bois pour former l'échancre inferieure des *Hemionitis* ou existe un petit faisceau ligneux (*C. viscosa*), tantot avoir ses deux bois netement distincts (*C. Martensii*, *odora*).

Marsh (1924.) vergleicht die Blattspur der *Cheilanthes*-Arten mit *Pellaea andromedaefolia* und kommt zum Resultate, dass bei dieser *Pellaea* und in der Basis von *Cheilanthes Fendleri* die primitivste Form mit drei endarchen Protoxylenen vorkommt, die anderen untersuchten Arten zeigen abgeleitete Verhältnisse.

Die Morphologie der Gattung behandelte ausführlich Mettenius (1859/61.) und charakterisierte sie mit rundlichen Sori an

verdickten Nervenenden. Prantl (1882.) untersuchte bei *Cheilanthes hirta* und *Cheilanthes maderensis* die Entwicklung der Sporangien in bezug auf den Blattrand, und stellte fest, dass sich die Sporangien entwickeln »derart, dass die jungen Sporangien sich anfangs rascher entwickeln als der Blattrand und fast den Schein erwecken, als gingen sie (wie das z. B. für *Mohria* tatsächlich der Fall ist), direct aus den Randzellen hervor.« Infolge des späteren Wachstums des Randgewebes erscheinen sie weiter gerückt, wie das auch für *Mohria* zutrifft. Ein Vergleich der Abb. 12. bei Bower (1918.) von *Mohria caffrorum* und meiner Abb. 1. (Horvat, 1925.) von *Cheilanthes odora* kann das zu genüge illustrieren.

Die Form der Sori ist nicht immer rundlich, nach Mettenius (1859/61.) und Prantl (1882.) kommen selbst bei nahe verwandten Arten runde und verlängerte Sori vor. So besitzt *Cheilanthes profusa* und *Ch. rufa* runde, *Ch. tenuifolia* verlängerte Sori, bei *Ch. microphylla* kommen runde Sori vor und bei der vor ihr kaum zu trennenden *Ch. micromeria* verlängerte. Die Struktur der Sori hat Prantl nicht näher studiert, er bemerkt nur, dass bei *Cheilanthes* gewöhnlich die Sori aus wenigen Sporangien bestehen.

Williams (1924.) studierte die Anatomie von *Cheilanthes tenuifolia* und behandelte dabei auch die Struktur der Sori; er stellte sie zu dem Typus der »mixtae« hin. Ich selbst konnte das an dem Herbarmaterial bestätigen. Demgegenüber fand ich bei *Cheilanthes odora* die Entwicklung der Sporangien auf dem aufgehobenen Rezeptakel in einer bestimmten zeitlichen und räumlichen Folge. Sie haben also die gradate Struktur in Sinne Bowers (1908.). (Vergl. meine Abb. 2. Horvat, 1925.)

Dabei studierte ich auch die Sporangienentwicklung. Die Sporangien entstehen aus einer Zelle, die sich im Rezeptakel emporwölbt. Die erste Teilungswand ist eine Antikline, welche die Basis der Initialzelle tangiert, dann folgen die weiteren Teilungen in typisch leptosporangiaten Weise und es entsteht ein polypodioides Sporangium mit kurzem, dickem Stiel (jedoch nur aus drei Zellreihen), mit geradem Annulus und differenziertem Stomium mit Epi- und Hypostomium. Der Annulus besteht aus wenigen Zellen und erreicht nicht die Insertion des Stieles, lässt vielmehr einige unverdickte Zellen.

Bei den primitiven Formen ist die Sporenproduktion stärker, bei den abgeleiteten hingegen geringer. Ein Querschnitt durch das Archespor bei *Ch. odora* zeigt kleine Sporenproduktion. Marsh (1914.) betont das Verhältniss des gesammten Aufbaues zur Sporenzahl: »The petiolar structure, the stem anatomy, and the greater output of spores per sporangium all point to *Ch. Fendleri* as a near approximation to ancestral type from which *Ch. gracillima* and *Ch. lanuginosa* have been derived.« Bei *Cheilanthes Fendleri* zählte er 57 und 53, bei *Ch. lanuginosa* 32 und 30, bei *Ch. gracillima* 31 und 30 Sporen.

Die Gattung *Cheilanthes* vereinigt also die Formen mit primitiven und fortgeschrittenen Merkmalen. In der Entwicklungsgeschichte haben sich aber nicht alle Merkmale parallel differenziert, vielmehr zeigt sich in einzelnen Merkmalen verschiedene Progression, denn es existieren Arten mit primitiver Anatomie und fortgeschrittener Fruktifikation. Eben darin liegt die Schwierigkeit der näheren Gliederungen dieser Gattung. Es werden daher weitere ontogenetische Studien notwendig sein, bevor man zu einem befriedigenden Resultate kommen wird.

Momentan war es mir leider nicht möglich, in dieser Richtung Untersuchungen durchzuführen. Andererseits sind solche Untersuchungen für die uns vorschwebenden Fragen nebensächlicher Natur, denn wir wollen unser Hauptinteresse den Beziehungen der Gattung *Cheilanthes* zur *Mohria* widmen.

#### Über die Verwandtschaft der Gattungen *Mohria* und *Cheilanthes*.

Es ist der grösste Verdienst von Mettenius (1856.), dass er, um mit Christ (1897.) zu reden, gezeigt hat, dass »der gesammte Aufbau der Farnpflanze herangezogen werden muss, um zu einer natürlichen Anordnung derselben zu gelangen.« In einer Studie (Horvat, 1921.), wo ich auf die Bedeutung des Gametophyten für die Phylogenie eingegangen bin, war ich noch nicht so sehr von den weittragenden Verdiensten der älteren Forscher (Mettenius, Milde u. a.) überzeugt, wie ich es heute bin nach einer längeren Beschäftigung mit den Farnen. Jetzt tritt mir immer klarer die Wichtigkeit vieler rein morphologischer und floristischer Untersuchungen der Autoren des vergangenen Jahrhunderts für jegliche systematisch-phylogenetische Untersuchung hervor, und es ist zu bedauern, dass sich die trefflichsten Äusserungen in recht bescheidener Form in schwer zugänglichen Lokalpublikationen befinden. Wenn ich heute irgend eine wichtigere Arbeit nicht berücksichtige, so liegt der Grund sicher nicht in der Unterschätzung, sondern allein in der Unzugänglichkeit des Originals.

Es ist heutzutage klar, dass bei Besprechung der Verwandtschaftsverhältnisse bei Archegoniaten beide Generationen in allen Merkmalen in Betracht zu ziehen sind, sogar viel mehr als dies bei höheren Pflanzen der Fall ist. Vergleichen wir nun zuerst den Gametophyten. Der Gametophyt von *Mohria* hat ein seitliches Meristem, keulenförmige Papillen und charakteristische Verdickung in Prothalliumzellen. Der Gametophyt von *Cheilanthes* hat entweder normalherzförmige Prothallien, oder solche mit seitlichen Meristemen, besitzt keine Papillen, zeigt aber dieselben kolenchymatischen Verdickungen, wie die flächenförmigen Prothallien der Schizaeaceen. Solche Verdickungen sind mir nur noch bei *Nothochlaena*

und *Adiantum* bekannt, und weisen meiner Meinung nach auf die engste Verwandtschaft hin. Würde es sich bei den weiteren Untersuchungen herausstellen, dass sie tatsächlich nur in diesem Verwandtschaftskreise vorkommen, so wäre das sicher einer der besten phylogenetischen Kriterien im Vergleiche mit dem Sporophyten, umso mehr als auf eine parallele Konvergenz in beiden Generationen kaum zu glauben ist.

Mit dem Aufbau des Sporophyten der Gattungen *Mohria* und *Cheilanthes* verhält sich die Sache ganz sonderbar. Wenn auch in der Beurteilung der Verwandtschaft dem Habitus keine absolute Bedeutung zuzuschreiben ist, so ist der morphologische Aufbau in diesem Falle doch so auffallend ähnlich, dass er auf innere Beziehungen hinweist. Im anatomischen Baue stehen selbst die Anemioideen mit ihrer Diktyostele höher als einige Arten der Gattung *Cheilanthes*, bei denen die Solenostele vorkommt. Das gleiche gilt auch für die Dermalgebilde. In der Stellung der Sori sind die Beziehungen äusserst klar, in der Struktur der Sori zeigt sich dagegen bei beiden Gattungen viel eigenartiges. Bei *Mohria* entwickelt sich ein, höchstens zwei Sporangien simultan am Nervenende. Das ist ein Anzeichen der Primitivität. Bei der Gattung *Cheilanthes* besteht in bezug auf die Sorus-Struktur keine Einförmigkeit. *Cheilanthes odora* zeigt die Entwicklung der Sporangien in bestimmter zeitlichen und räumlichen Reihenfolge, also die gradate Struktur, bei *Ch. tenuifolia* dagegen ist die räumliche Reihenfolge nicht bestimmt und es mischen sich die älteren und die jüngeren Sporangien. Ihre Struktur gehört zu der »mixtae«. Es zeigt sich also ein gradueller Unterschied zwischen primitivster *Mohria*, fortgeschrittener *Cheilanthes odora* und abgeleiteter *Ch. tenuifolia*. Es wäre höchst interessant festzustellen, ob die noch nicht untersuchten Arten der Gattung *Cheilanthes* vielleicht auch simultanen Sorus aufweisen. Wenn aber die Unterschiede in der Struktur der Sori mit einem graduellen Fortschritt zu deuten sind, so verhalten sich die beiden Gattungen in bezug auf das Sporangium äusserst verschieden. Es nehmen wohl bei *Cheilanthes* die Sporangien den Anfang genau so wie bei *Mohria*, in dem die erste Teilung eine Antikline ist, welche die basale Wand tangiert, und doch entwickelt sich bei *Mohria* ganz eigenartiges shizaeaceoides Sporangium mit scheitelständigem Ringe und Längsriss, bei *Cheilanthes* dagegen ein polypodioides mit vertikalem Ring und Querriss.

Wenn wir also beim Vergleiche beider Gattungen in einigen Merkmalen fast eine völlige Identität, in den anderen einen leicht zu deutenden Fortschritt haben, so ist die Struktur des reifen Sporangiums prinzipiell verschieden, und lehnt selbst jede Möglichkeit des Vergleiches ab.

Hier konzentriert sich das Problem darauf, inwieweit diesem Merkmale die Wichtigkeit beizulegen ist, mit anderen Worten

inwieweit das polypodioide Sporangium ein Ausdruck innigster Verwandtschaft ist, oder handelt es sich um blossе Konvergenzerscheinung.

Nach dem durchgeführten Vergleiche der Gattungen *Mohria* und *Cheilanthes* müssen wir gestehen, dass es uns unmöglich erscheint die Frage objektiv zu beantworten. Am Ende dieser Ausführungen kommen wir wieder auf dieselbe Frage, die wir auf einem anderen Wege, durch vergleichende Betrachtungen des Entwicklungsganges der homosporen Filicineen, beleuchten wollen.

Nun wollen wir auf die weitere Betrachtung der Sippe mit der Supposition übergehen, dass die hypothetischen Vorfahren der Gattung *Cheilanthes* einen gemeinsamen Ursprung mit Aneimieen hatten.

## II. Die Gliederung der Cheilanthineen.

Bei der Gliederung der hier zu behandelnden Farne kommt seit altersher die Trennung der Gymnogrammeen und Pterideen zutage. Dasselbe wird bei Christ (1897.) und noch neuerdings bei Hickens (1909.) beibehalten. Prantl (1892.) vereinigt die beiden Gruppen unter dem Namen *Pterideae* und gliedert sie weiter in *Lonchitinae*, *Pteridinae* und *Gymnogramminae*. Diels (1902.) schliesst sich in der Vereinigung der Sippen an Prantl, stellt aber vier Unterfamilien: *Gymnogramminae*, *Cheilanthinae*, *Adiantinae* und *Pteridinae* auf. Zu einem abweichenden Resultate kommt aber neuerdings Bower (1918.), obzwar er sich früher an Diels angeschlossen hatte. Er sagt wörtlich: »Within the *Pterideae* of Prantl there are two probably distinct lines of phylaxis. The first may be styled *Pterideae bi-indusiatae*, or better, the *Pterid* series; the second the *Pterideae uni-indusiatae*, or better, the *Cheilanthoid* series. The latter will be held over for the present. The former, which include *Lindsaya*, *Paesia*, *Pteridium*, *Lonchitis*, *Histiopteris*, *Anopteris*, *Pteris* und *Acrostichum*, L., are traceable from a two-lipped Dicksonioid origin. Perhaps *Saccoloma* may also be included.« Bower untersuchte die *Pterideae-biindusiatae*, für die *Cheilanthoideae* sagt er: »The *Cheilanthoideae* have usually been rankend with the Pterids. But until they have been tested by detailed examination, there is not sufficient reason to assume a near phyletic relationship.«

Nachdem wir die Ahnen der Cheilanthoideen in dem Verwandtschaftskreise der *Mohria* zu finden glauben, wäre die Behandlung der Gruppe von diesem Standpunkte erwünscht.

### *Nothochlaena*, R. Braun.

Die Gattung *Nothochlaena* ist wohl mit *Cheilanthes* engst verwandt, und unterscheidet sich durch weniger verdickte Nervenenden, und den nicht modifizierten Blattrand. Die Beziehungen sind so enge, wie das Mettenius (1859./63.) klar hervorgehoben

hat, indem er die beiden Gattungen vereinigte, dass eine Umgrenzung grösste Schwierigkeiten bereitet. »Vergleicht man nun die Arten«, schreibt Mettenius (1859./63. p. 53.), »welche nach den Diagnosen von Swartz und R. Braun zu *Notholaena* und *Cheilanthes* gehören, so wird Niemandem entgehen, dass die Arten der ersteren Gattung und diejenigen der letzteren, deren Rand mit der Entwicklung der Fruchthaufen nur unbedeutende Veränderungen erfährt, in der übereinstimmenden Stellung der Fruchthaufen eine innige Verwandtschaft bekrunden, ja man wird finden, dass diese Arten nirgends nach Maassgabe der Diagnosen unter *Cheilanthes* oder *Notholaena* verteilt wurden.«

Prantl (1882., 1892.) versuchte die beiden Gattungen weit auseinandertzutrennen, indem er *Nothochlaena* sogar zu Gymnogammeen stellte. Christ (1897.) glaubt aber, dass »eine prinzipielle Grenze gegen *Cheilanthes* nicht vorhanden ist«, und Diels (1902.) betont ausdrücklich »eine Abgrenzung von Nachbargattungen sehr schwierig, namentlich gegen *Cheilanthes* kaum durchführbar.« Es erscheint mir noch immer die Meinung Luerrens (1889.) als berechtigt, wenn er betont, dass »die Berechtigung oder Nichtberechtigung (der Gattung) nur durch eine eingehende, zeitraubende Untersuchung eines umfangreichen, vorzüglichen Materials nachgewiesen werden kann.« Die einzelnen Arten sind in bezug auf den Gametophyten und Sporophyten näher untersucht worden, aber eine zusammenfassende befriedigende Bearbeitung liegt noch nicht vor.

In der Gestalt des Gametophyten sind die untersuchten Arten verschieden. Schon längst stellte Berggren (1888.) bei *Nothochlaena distans* die Apogamie fest. Woronin (1908.) beobachtete dasselbe bei den Arten *N. Eckloniana* und *N. sinuata*. Beide bilden keine Archegonien, die letztere auch keine Antheridien. Demgegenüber sind die Arten *N. Marantae*, *N. squamosa*, *N. trichomanoides* und *N. vellea* nicht apogam, entwickeln normale herzförmige Prothallien, die bei *N. trichomanoides* und *N. Schafferi* mittels Papillen Wachs ausscheiden, und so ein »eigentümliches Aussehen haben.« Ich habe selbst (Horvat, 1926.) die Art *Nothochlaena Marantae* untersucht und dabei die säulchenförmigen Verdickungen in vegetativen Prothalliumzellen gefunden.

Der Sporophyt ist mit Haaren oder Schuppen bedeckt, radiär oder dorsiventral gebaut. Bei den Arten *N. Marantae*, *N. ferruginea* und *N. trichomanoides* befindet sich nach Gynne-Vaughan (1903.) eine zur Diktyostele übergehende Solenostele. Tansley (1909.) illustriert an *N. Marantae* den Uebergang von solenostelen zu diktyostelen Stamm. Pelourde (1906.) erwähnt bei *N. vellea* um die Endodermis der Wurzel eine Schicht sklerenchymatischer Zellen, die bei *N. Marantae* fehlt. Parmentier (1899.) studierte die Blattspur und sagt: »Le genre *Nothochlaena* se rattache au précédent par ses poils 1-series, ainsi que par la conformation de son unique faisceau ligneux. Les branches de ce faisceau portent inte-

rierement un crochet plus accentue, souvent terminé en massue (*N. Marantae* R. Br.).«

Die Morphologie des Sporophyten bei *N. Marantae* hat L u e r s s e n (1889.) zum Gegenstande seiner Untersuchungen gemacht. Allerdings rechnet M e t t e n i u s (1859./61.) diese Art zu *Gymnogramme* und zwar wegen der eigenartigen Ausbildung der Sori. Es sind »die Sori schleierlos... bei spärlicher Entwicklung nur das unveränderte Ende der den schwach umgebogenen krautigen Rand der fertilen Segmente nicht ganz erreichenden Nerven einnehmend, und dann aus wenigen (bisweilen 1) Sporangien gebildet, bei kräftiger Entwicklung weiter herablaufend.« (L u e r s s e n, 1889.). Die Sori breiten sich also längs der Nerven. Dasselbe kommt auch bei *N. lanuginosa*, während ich bei *N. ferruginea* und *N. Ascherborniana* dem Rande genäherte Sori fand. Es ist höchst interessant, dass bei *N. Marantae* und ähnlichen Formen eine Ausbreitung der Sori von dem Nervenende längs der Nerven stattfindet, also ein Uebergang von der marginalen zur superficialen Stellung zutage tritt. Meiner Meinung nach ist das sicher ein abgeleiteter Zustand (H o r v a t, 1926.), gegenüber den auf das Nervenende begrenzten Sori bei anderen Arten. Von keinem geringeren Interesse sind die Altersverhältnisse im Sorus. Bei *Nothochlaena Marantae* fand ich sehr oft Sporangien gleichen Alters, also simultane Struktur. (Vergl. H o r v a t, 1926., Abb. 1., 2.) Doch wurde diese Struktur nicht streng beibehalten, es entwickeln sich hier und da auch jüngere Sporangien neben zuerst gebildeten. Auch die Entstehung der Sporangien ist ganz eigentümlich und stellt vielleicht einen speziellen Fall vor. Die Sporangien nehmen ihren Ursprung sehr tief, indem sich die erste Zelle mit der Antikline teilt und diese die basale Zelle tangiert. Neben dieser ist noch eine parallele Wand zu finden, welche die basale Wand tangiert. Erst dann folgen die weiteren Teilungen. Dieser Teilungstypus, leider nur an *N. Marantae* studiert, ist mit *Cheilanthes* und den Schizaeaceen vergleichbar und ist sicher ein primitives Anzeichen (H o r v a t, 1926. Vergl. Abb. 3a, 3b). Das reife Sporangium ähnelt genau dem bei *Cheilanthes* beschriebenen.

Die Verhältnisse sind in der so gefassten Gattung von Interesse, weil hier bei anatomisch primitiven Typen, bei ursprünglicher Sporangientwicklung, die Ausbreitung derselben vom Rande längs den Nerven zustande kommt, es findet ein Uebergang von marginalen zu superficialen Farnen statt.

Die durch unveränderte Blattrande und unverdickte Nerven charakterisierte Gattung vereinigt doch recht verschiedene Formen. Ich weise nur auf die von K ü m m e r l e (1914.) auszuscheidende Sippe *Chrysochosma*, die meiner Meinung nach in einen anderen Verwandtschaftskreis gehört. Inwieweit das aber auch für die von D i e l s u. a. zu *Nothochlaena*, von M e t t e n i u s (1859/61.) grössten-

teils zu *Gymnogramme* einzureihenden, mit dreieckigen Blätter basiskop geförderten Segmenten und Haaren oder Schuppen bedeckten Arten (*N. Eckloniana*, *N. inaequalis*, *N. Buchananii*, *N. chinensis* und *N. eriophora*) zutrifft, bleibt noch zu untersuchen.

#### **Pellaea** im Sinne von Diels.

Die Meinungen über die Umgrenzung der Gattung *Pellaea* gehen bei Prantl (1882.), Christ (1897.) und Diels (1902.) weit auseinander. Prantl vereinigte nämlich eine Anzahl kleinerer Gattungen mit »sori inferi, apices vel decursum anteriorem nervorum vel anastomoses intramarginales occupantes.« Es sind das *Platyloma*, *Eupellaea*, *Cincinalis*, *Pteridella*, *Cassebeera*, *Doryopteridellastrum*, *Doryopteris* und *Pteridellastrum*.

Diels begrenzte die Gattung enger, indem er *Doryopteridellastrum* und *Doryopteris* zu der Gattung *Doryopteris* vereinigte und *Cassebeera* zu eigener Gattung innerhalb *Pteridinae* emporhob.

Demgegenüber diagnostiziert Christ (1897.) die Gattung mit der »Sori am Ende der Nervchen und zwar auf einem durch Anastomose der Nervenenden gebildeten, länglichen Rezeptakel.« *Pellaea* in diesem Sinne steht der Gattung *Pteris* am nächsten »von *Cheilanthes* durch unterbrochene Soruslinie, von *Pteris* nur habituell, nicht durch Sorus verschieden.« Die Sect. *Cincinalis* wurde pro parte der Gattung *Nothochlaena*, *Doryopteris* der *Pteris* untergebracht.

Wohl ähnelt die Ausbildung der Sori auf der intramarginalen Kommissur bei beiden letzterwähnten Gattungen, und doch wies Prantl (1882.) auf einen wichtigen entwicklungsgeschichtlichen Unterschied. Leider an wenigen Arten untersucht, stellte Prantl fest, dass sich die ersten Sporangien bei *Pellaea* im weitesten Sinne immer an beiden Nervenenden entwickeln und sogar bei jenen Arten, wo sie an die Anastomose längs des Randes übergreifen, zuerst an Nervenenden erscheinen. Bei der Gattung *Pteris* entwickeln sich dagegen die ersten Sporangien zuerst an der Anastomose und breiten sich nachträglich ev. auch an das Nervenende.

Diese Entwicklungsgeschichtliche Tatsache ist, wie wir später sehen werden, von grosser Wichtigkeit für die Beurteilung der »pteroiden« intramarginalen Sori innerhalb der Cheilanthoiden Farnen.

In der Umgrenzung der Gattung *Pellaea* schliesse ich mich Diels (1902.) an mit einer näheren Scheidung von *Platyloma* mit *Eupellaea* und *Cincinalis* einerseits, und *Pteridella* mit *Pteridellastrum* andererseits.

Die so aufgefasste Gliederung ist auf dem Grad der Spezialisierung der Sori gegründet; bevor wir aber diese näher betrachten, möchte ich kurz den Aufbau des Gametophyten besprechen. Der Gametophyt ist bei mehreren Arten der erwähnten Sectionen bekannt. Es fand Steil (1911.) bei der Art *Pellaea atropurpurea* die

Apogamie. Dasselbe fand Woronin (1908.) bei *P. nivea* und *tenera*, Pickett und Manual (1925.) bei *Pellaea glabella* weiter Czaja (1923.) nochmals bei *P. atropurpurea*, wobei er sogar im Prothallium entwickelte Tracheiden entdeckte. Woronin bespricht die Erscheinung der Apogamie bei den Gattungen *Pellaea* und *Nothochlaena* und macht auf die von Goebel geäußerte Meinung, dass »die Apogamie durch Mutation entstanden ist, dann fixiert worden und jetzt sogar von systematischer Bedeutung sein kann, indem sie bei nahe verwandten Formen auftritt, wie bei *Nothochlaena* und *Pellaea* Arten« aufmerksam.

Die von mir bei *Cheilanthes* und *Adiantum* beobachteten säulenförmigen Verdickungen sind für *Pellaea* nicht erwähnt und ich selbst war nicht in der Lage, die Gattung mit Rücksicht auf dieses Merkmal zu untersuchen, obzwar das sicher von grösstem Interesse wäre.

Die Stammstruktur wurde bei mehreren Arten untersucht. Bei den Arten *P. atropurpurea* und *P. falcata* kommt typische Solenostele, bei *P. rotundifolia* und *P. andromedaefolia* befindet sich ein Uebergang von solenosteler zu diktyosteler Struktur. (Gwynne-Vaughan, 1903.) Die letzte Art wurde von Marsh (1914.) näher besprochen und in der Blattstele äusserst primitive Struktur mit drei endarchen Protoxylemen gefunden.

In der Sorusstruktur unterscheide ich anschliessend an Prantl drei Typen (1882.). Dem ersten Typus begegnen wir bei *Eupellaea* und *Platyloma*, dem zweiten bei *Cincinnati* und dem dritten bei *Pteridella* und *Pteridellastrum*.

«Bei *Eupellaea* und *Platyloma* ist der Sorus wirklich terminal, d. h. das Nervenende ragt nicht über die Sporangien vor; die Anlage der Sporangien erfolgt hier (untersucht an *P. rotundifolia* und *P. atropurpurea*) übereinstimmend mit *Adiantum* nach beiden Seiten hin; sowohl hinter, als vor den zuerst auftretenden erscheinen junge Sporangien, jedoch mit geringem Altersunterschiede...» Diese Sectionen zeigen also einen Fortschritt gegen *Cheilanthes*, da hier, allerdings vielleicht noch gradate Sori die terminale Region des Nervchens einnehmen und der Blattrand sich umschlägt. Bei *Cincinnati* ist die Progression viel weiter gegangen. Die Entstehungsweise ist wohl nicht prinzipiell von der bei *Eupellaea* und *Platyloma* verschieden, vielmehr glaube ich sie als eine fortgeschrittene Etape deuten zu können. Es entwickeln sich nämlich die Sporangien in bezug auf das Nervenende so, dass »das Nervenende über die Sporangien, welche selbst minder dicht angeordnet sind, vorragt.« Sie entstehen also superficial und gleichen jenen bei *Nothochlaena*. Der Blattrand ist nur wenig verschmälert und damit im Zusammenhang kommt nach Prantl eine kaum wahrnehmbare Umrollung des Randes, also kein typisch »pellaeoider« Sorus. Mettenius (1859/61.) glaubte deswegen diese Arten zu *Gymnogramme* stellen zu können. Er sagt darüber: »Ferner stehe ich nicht an, zu *Gymnogramme* alle diejenigen Arten

zu ziehen, welche Fee als *Cincinalis* von *Notholaena* abzutrennen versuchte. Unter diesen bilden *N. dealbata* und eine bisher unbeschriebene Art (*G. candida* Mett.) ihre Sporangien an der ganzen Ausdehnung der Nerven aus, während bei *G. flavens* nur der Anfang der Nerven steril bleibt und bei *G. nivea tenera* die von den Nerven bedeckte Strecke der Nerven zwischen einem und zwei Dritttheilen ihrer Ausdehnung schwankt.« Von nicht kleiner Bedeutung ist auch das ontogenetische Verhalten bei *Pellaea candida* (Mett.). Prantl, denn sie ist charakterisiert mit »sporangii sorum juvenillium jam in toto decurso nervorum evolutis«, es zeigt sich also ontogenetisch sehr früh typisch superficiale Struktur. Dasselbe kann ich für *Pellaea pulchella* nach Herbarmaterial konstatieren. Prantl (1882.) zählt zu Sect. *Cincinalis* (Desv.) sieben Arten, von denen nach Hieronymus (1897.), einige nur Varietäten darstellen und von Diels eingezogen wurden. Die Arten der Sect. *Cincinalis* tragen häufig Wachsdrüsen, die Behaarung oder Schuppenbedeckung tritt stark zurück und dadurch unterscheidet sich *Cincinalis* von *Nothochlaena*. In der Entwicklungsgeschichte der Sori konnte doch Prantl keine Unterschiede finden und glaubt auf die Möglichkeit der Vereinigung der Gattungen *Pellaea* im weit. Sinne mit *Nothochlaena*. Die bei *Nothochlaena* stark ausgebildete Behaarung könnte als Sectionsmerkmal verwertet werden. Solange diese Beziehungen nicht klargelegt werden, möchte ich die Sect. *Cincinalis* als eine abgeleitete superficial gewordene Sippe der *Pellaea* betrachten.

Die dritte Entwicklungsreihe stellen die Sect. *Pteridella* und *Pteridellastrum*, mit rundlichen terminalen, oder längs des Randes zusammenfließenden Sori. Bei ihnen kommt die Tendenz der Ausbreitung der Sori in der Bildung intramarginalen Sori zum Ausdruck.

Alle drei Sippen d. h. drei Entwicklungsreihen der Gattung zeichnen sich durch gegliederte Blattsegmente, den umgerollten Rand und die zurücktretende Behaarung aus. Sie nehmen den Anfang wahrscheinlich bei *Cheilanthes*. Diese Behauptung hätte man vor ungefähr drei Jahren mit einer bestimmten Reserve angenommen, heute kann sie als höchstwahrscheinlich gelten. Christensen (1924.) fand nämlich bei Bearbeitung des von Smith in China gesammelten Materials einen aus Hsiitsing stammenden Farn, für den er schreibt: »I am rather in doubt to which genus this fern should be referred. In several respects, colour texture the fragile castaneous stipe and partly also in the sori it agrees with *Adiantopsis*, but in the shape of the impari-pinnate pinnae it comes near to the American species of *Pellaea* allied to *P. andromedaefolia*, especially resembling *P. flavescens* from Brasil. In the shape of the pinnules it approaches smaller forms of *P. flexuosa*... The whole mode of growth of the plant recalls much more certain species of *Cheilanthes* than *Pellaea*, but I do not know any species of *Cheilanthes* with impari-pinnate pinnae.«

Die Art stellt einen äusserst interessanten Typus vor. Sie besitzt einen aufrechten mit gelben, linearischen Schuppen bedeckten Stamm. Die (ob rundlichen?) Sori beschränken sich auf unverdickte Nervenenden und bestehen aus wenigen 2—4, zuweilen nur einem grösseren Sporangium. Die Sporenproduktion ist wahrscheinlich stark. Zwar ist das Nervenende nicht verdickt, aber nichtsdestoweniger weisen die terminalen Sori auf *Cheilanthes*. Es wäre zweifellos eine lohnende Aufgabe die Ontogenie, namentlich die Entwicklung des Gametophyten, die Anatomie und speziell die Sorusentwicklung derselben näher zu untersuchen.

»This remarkable species«, sagt trefflich Christensen, »thus shows characters of both *Adiantopsis*, *Pellaea* and *Cheilanthes*. I could add *Nothochlaena*, since the margins sometimes are not at all reflexed. It connects these genera and therefore I have named it *connectens*«. Wir können Christensen innigst beipflichten und betrachten die beschriebene Art als einen alten Typus, der sich in recht frühen Zeiten aus hypothetischen Protocheilanthineen heraus differenziert, und so noch die alten, synthetischen Merkmale beibehalten hat.

Die Nachkommen von diesen alten Entwicklungstypen haben einen deutlichen Fortschritt erzielt, der sich einerseits in der Ausbreitung der Sori längs der terminalen Region der Adern sogar der ganzen Länge nach oder in der intramarginalen Soruslinie, anderseits in der Vergrösserung der Zahl von Sporangien und damit zusammenhängender Verkleinerung der einzelnen Sporangien äussert. So trägt z. B. die anatomisch primitive *Pellaea falcata* 60 bis 56, die abgeleitete *P. andromedaefolia* dagegen 31 bis 30 Sporen in Sporangium. Diese Progression hat sich parallel wenigstens in drei Entwicklungslinien geäussert.

#### Llavea, Lagasca.

Diese monotypische Gattung wurde von Prantl wegen anadromer Nervatur zu *Cryptogramme* s. ampl als Untergattung gestellt. Nach Luerssen ist sie von *Cryptogramme* wohl nur dadurch verschieden, dass die fertilen Segmente die obere Hälfte der Spreite einnehmen. Christ (1897.) und Diels (1902.) aber haben sie zur selbstständiger Gattung erhoben. Soweit ich übersehen kann, wurde sie nicht ontogenetisch näher untersucht.

Nach Prantl (1882.) besitzt der Blattstiel einen tetrarchen Leitbündel und trägt dimorphe Blattsegmente. Diese sind nach Glück (1895.) durch Mittelformen verbunden, die fertilen stehen oben sind enger und länger, die sterilen unten, sind kürzer und breiter. Die Nervatur ist frei, die Sori »apicem et decursum nervorum occupantes«. Die Sporangien »ziehen sich selbst über die Gabelung der Nerven herab«, und treten ungefähr gleichzeitig an der Spitze, sowie auf dem Rücken der Nerven auf. Nachträglich werden

noch weitere Sporangien eingeschaltet (Prantl, 1882. p. 405). So gehört *Llavea* nach der Sorusstruktur zu den »mixtae«.

Leider bin ich nicht in der Lage, diese Art näher zu studieren. Nach der trefflichen Abbildung von Diels (1902.) und Hooker bei Christ (1897.) glaube ich die Abstammung der *Llavea* von *Cincinalis* als nicht ausgeschlossen, umso mehr als die Sorusentwicklung der beiden viel Ähnlichkeit zeigt. Ich glaube auch die Blattstruktur der beiden Gattungen vergleichen zu können (Vergl. Diels, 1902. die Abb. 142. und 148. A.). Aus diesem Grunde scheint mir die Möglichkeit eines Anschlusses der *Llavea* an *Cincinalis* als nicht ausgeschlossen, doch ist sie mit bestimmter Reserve anzunehmen.

Bower (1913.) erklärt *Llavea* nebst *Cryptogramme* als primitive Typen der *Cheilanthes*. Ich bin geneigt in *Llavea* eine ökologisch spezialisierte, in der Blattdimorphie und Sorusstruktur stark abgeleitete Gattung ersehen.

#### Aleuritopteris, Fee.

Diese Sippe der Gattung *Cheilanthes* zeichnet sich durch Wachüberzug auf der Unterseite, ganz eigentümlichen Habitus und auch durch die Form der Sori aus. Alles das könnte sicher nicht zu Wiedererhebung der Sect. *Aleuritopteris* zu einer selbstständigen Gattung führen, wenn auch andere Gründe nicht dafür wären. An *Aleuritopteris* schliesst sich aber eine grössere Gruppe der Farne innigst an, die sich mit mehr oder weniger deltoider Blattstruktur und basiskop geförderten ungegliederten Segmenten auszeichnet. Das sind die Gattungen *Doryopteris*, *Chrysochosma* und *Saffordia*. Sie haben meiner Meinung nach wahrscheinlich bei *Aleuritopteris* Ursprung genommen. Und sogar die erwähnten eigenartigen Merkmale erscheinen in ganz ausgeprägter Form bei Gymnogrammeen. So scheint es mir als höchst wahrscheinlich, dass es sich hier um einen engeren Verwandtschaftskreis handelt, welcher bei *Aleuritopteris* den Ausgang genommen hat.

*Aleuritopteris* findet sonst in der Gattung *Cheilanthes* den besten Platz, indem er typische Merkmale dieser Gattung zeigt. Er wurde von Christ (1897.) als Sect. von *Cheilanthes* und von Diels (1902.) sogar zu *Eucheilanthes* gestellt. Die Sori nehmen die angeschwollenen Enden der Nerven ein, berühren sich längs des Saumes, und sind mit verbreitetem, zusammenfliessendem Indusium bedeckt.

Die Untergattung umfasst nach Christ (1897.) die Arten *Ch. farinosa*, *Ch. argentea* und *Ch. rufa* mit einigen Kleinspezies. Später sind noch weitere Arten beschrieben geworden. (*Ch. albofusca* Bak., *Ch. taliensis* Christ, *Ch. Dalhousiae* u. a.) Besonders reichliches Material fand neuerdings Christensen (1924.) in dem von Smith in China gesammelten Material. Er beschrieb z. B. die Arten: *Ch. nipholoba* und *Ch. rosulata*.

Von besonderem Interesse ist die *Ch. argentea* var. *obscura* Christ, da sie auf die Möglichkeit der engeren Beziehungen zu *Doryopteris* hindeutet.

*Aleuritopteris* betrachte ich als eine innerhalb der Gattung *Cheilanthes* früh herausdifferenzierte Sippe, die vielleicht an den Anfang einer Entwicklungsreihe der *Cheilanthinæ* zu stellen ist.

#### **Chrysochosma** (Sm.) Kümmerle.

Die von J. Smith beschriebene Sippe *Chrysochosma* trennt Kümmerle (1914.) von *Nothochlaena* und erhebt sie zu selbstständiger Gattung. Er weist dabei auf den Umstand hin, dass die hier anzureihenden Arten im Systeme lange herumwanderten. Sie finden deshalb nach Kümmerle den besten Platz innerhalb einer selbstständigen Gattung.

»Sie haben alle mit den Arten der Gattung *Nothochlaena* wenig Ähnlichkeit. Im Habitus, Wachsbelag und Fiederteilung sind sie vielmehr Arten der Section *Aleuritopteris* (Fee) der Gattung *Cheilanthes* frappant ähnlich; sie entfernen sich aber von diesen durch das Fehlen der aus dem zurückgeschlagenen, mehr oder weniger membranös veränderten Rande des Blattsegments gebildeten Indusiums und schießen sich der Gattung *Nothochlaena* an. Der für die Gattung *Nothochlaena* charakteristischen Behaarung oder Schuppenbekleidung, blattrandständiger und von hie den Nerven entlang einwärts sich linienförmig erstreckender Sori entbehrt die neue Gattung; statt dessen treten bei ihr die Merkmale wie Wachsmehlbelag, die nur am Blattrand in eine einzige deutliche Linie zusammenfließenden Sori, die meist ebenholzschwarzen und auch kastanienbraunen Blattstiele, die meist ebenholzschwarze hervortretende Nervatur, und unterste fussförmig geteilte Fieder so markant hervor, dass man ihr unumgänglich eine generische Bedeutung zuerkennen muss. Nahe Verwandtschaft besteht auch mit der Gattung *Pellaea*, deren Vertreter aber durch die vom Blattrand zugedeckten Sporangiengruppen, durch die gegliedert gestielten Fiedern und gestielten Blättchen einen wesentlichen Unterschied aufweisen.« Nach Kümmerle gehören hier die Arten *Chr. Hookeri*, *Chr. sulphureum*, *Chr. candidum*, *Chr. pulveraceum* und *Chr. Borsigianum*. Die Gattung *Chrysochosma* zeigt in mehreren Merkmalen nähere Beziehungen zu *Aleuritopteris*, und unterscheidet sich von ihr eigentlich nur durch den unveränderten Blattrand und kastanienbraune Stiele. Bei *Chr. sulphurea* sind die Sori noch rund, bei *Chr. candida* schon verlängert. Die Sorusstruktur bedarf allerdings noch näheren Prüfung.

Ich glaube *Chrysochosma* zu *Aleuritopteris* in ähnliches Verhältniss wie *Nothochlaena* zu *Eucheilanthes* stellen zu können, denn die beiden Gattungen *Chrysochosma* und *Nothochlaena* zeigen konvergente Progression.

### **Doryopteris** in Sinne von Diels.

Wenn Diels (1902.) die Gliederung der Blattsegmente als den Unterschied zwischen *Pellaea* und *Doryopteris* hervorhebt, so ist das sicher richtig. *Doryopteris* umfasst die Arten mit runden, oder zuweilen längs des Randes zusammenfliessenden Sori, mit Paraphysen und schmalen Blattrand. Die Blattadern sind entweder frei, oder anastomosierend, das erste trifft bei primitiven, das letztere bei fortgeschrittenen Formen zu.

Die Gattung *Doryopteris* im Sinne von Diels ist mit *Pellaea* kaum näher verwandt, sie gehört meiner Meinung nach einem anderen Verwandtschaftskreise, welcher den »pellaeoiden« Charakter in einer parallelen Progression erworben hat. Die Gattung *Doryopteris* ist höchstwahrscheinlich an *Aleuritopteris* anzuknüpfen. Christensen (1924.) glaubt auch auf die Möglichkeit der Vereinigung beider Gattungen. Er sagt darüber: »It is not clear, where the boundary between *Cheilanthes* and *Doryopteris* is to be drawn, if we give the two genera the limits as now generally accepted. The question could be solved quite naturally if we accept a genus (*Aleuritopteris* Fee), which besides the silver ferns allied to *Ch. farinosa* also should include the free-veined species of *Doryopteris* (*D. concolor*), the Chinese species, now referred to *Doryopteris* and *Ch. argentea* and its allies. The Chinese species of *Doryopteris* differ from the American ones in often being powdery beneath, the powder varying in colour from pure white to deep yellow, and in all species varieties without powder occur. *Cheilanthes argentea* var. *obscura* is very difficult to distinguish from *Doryopteris concolor*, and I suspect that the plants from China referred to this species.«

Ich betrachte *Doryopteris* als eine durch umgeschlagenen Blattrand und zusammenfliessende Sori charakterisierte von *Aleuritopteris* abzuleitende Sippe. Sie zeigt in einer Tendenz zur Ausbildung der Heterophyllie, weniger geteilter Blattspreite und maschenförmiger Nervatur einen deutlichen Fortschritt von den primitiven bis zu spezialisierten Formen.

### **Cassebeera**, Kaulfus.

Diese Sippe wurde von Prantl (1882.) zwischen *Pteridella* und *Doryopteridellastrum* eingeordnet, von Christ (1897.) hingegen zu selbstständiger, mit *Cheilanthes* zu vergleichenden Gattung erhoben und schliesslich von Diels (1902.) wegen der längs des Randes des Lappchens anastomosierenden Sori zu *Pteridinae* gestellt.

Die Sori breiten sich innerhalb der zurückgeschlagenen Lappchen auf der Anastomose aus wobei sich aber das Mesophyll des Blattrückens stärker entwickelt als der eigentliche Blattrand und so entsteht ein eigenartiges Gebilde, welches wie Diels (1902.)

hervorhebt, einer genauen Untersuchung ihrer Entwicklungsgeschichte bedarf. Dieses Gebilde erscheint ganz fremdartig, ich glaube es jedoch mit anderen »pellaeoiden« Sori in die nähere Beziehung bringen zu können. Sie ist bei diesen letzteren wohl nicht in so abweichender Gestalt ausgebildet, zeigt doch viel Ähnlichkeit. An einem Querschnitt durch einen »pellaeoiden« Sorus, sogar auch ohne diesen, wenn man den Blattrand der unteren Blattseite unter Mikroskop im durchfallenden Lichte betrachtet, tritt ein Auswuchs des Blattrandrückens, wenn auch in geringerem Grade als das »indusium spurium« der *Cassebeera*, hervor. Dieser Auswuchs ist bei *Cassebeera* äusserst spezialisiert und erscheint so fremdartig. Die Sorusentwicklung bedarf näherer Prüfung, namentlich in bezug auf die Reihenfolge der Sporangien an Kommissur.

Ich bin doch geneigt, den Ursprung dieser Gattung in der Nähe von *Aleuritopteris* anzunehmen, und den abweichenden Habitus als abgeleiten zu betrachten. Allerdings ist *Cassebeera* in dem gesammten Aufbau (schwarze Blattstiele u. a.) höchstwahrscheinlich zu den Cheilanthen anzureihen.

#### **Saffordia, Maxon.**

In denselben Verwandtschaftskreis mit *Aleuritopteris* gehört neuerdings die von Maxon (1913.) beschriebene Gattung *Saffordia* aus Peru. Autor vergleicht die neue Gattung mit *Nothochlaena*, *Doryopteris* und *Trachypteris*. Von *Nothochlaena* ist sie verschieden »by its strictly areolate venation and by position of its sori, which are borne in a rather broad marginal band, largely upon leaf-tissue instead of upon the tips of veins.« Im Habitus ähnelt sie der Gattung *Doryopteris*, unterscheidet sich aber von ihr »in its dense paleaceous covering, in the absence of any indusium whatever, and in its more soriation.«

Die so gefasste Gattung repräsentiert einen sehr interessanten intermediären Typus der Farne, welcher nach Maxon zwischen *Doryopteris* und *Trachypteris* zu stellen ist. Mit dem ersten hat er den gemeinsamen Habitus und Aufbau, mit dem letzteren dagegen die Schuppenbekleidung und den charakteristischen Sorus.

Bei dieser Gattung findet ein Fortschritt gegenüber den Ahnen in Schuppenbekleidung und Ausbreitung der Sori statt.

#### **Adiantopsis, Fee.**

Christ (1897.) hat diese Gattung als Sect. zu *Cheilanthes* gestellt. Diels (1902.) hat ihr Gattungscharakter wieder anerkannt. Von *Cheilanthes* ist *Adiantopsis* durch eigenartigen Habitus wohl verschieden, zeigt aber in der Form und in der Struktur der Sori viel gemeinsames. Indusiumartig umgeschlagener Blattrand ist rundlich, die Lappchen sind stark getrennt und stehen an der Spitze eines

Nerves. Die rundlichen Sori nehmen die verdickten Nervenenden ein und entwickeln sich in einiger Entfernung von dem Blattrande.

Die Gattung ist viel mehr im Habitus als in der Struktur von ihren Verwandten verschieden. Was den Aufbau der Blätter betrifft sei auf Diels (1902. S. 271 ff.) hingewiesen. Die Ähnlichkeit mit *Pellaea connectens* wurde von Christensen (1924.) betont. Von besonderem Interesse wäre es sicher, die Ontogenie der Jugendblätter sowie auch die Sorusstruktur näher zu studieren. Die Gattung *Adiantopsis* betrachte ich als einen von den hypothetischen Urformen der cheilanthoiden Farne früh abgezweigten Ast, der noch synthetische Merkmale der Sippe beibehalten hat.

#### Cryptogramme, im Sinne von Diels.

Eine eigenartige Stellung im Systeme der cheilanthoiden Farne nimmt die Gattung *Cryptogramme* in der Fassung von Diels (1902.) ein. Nachdem Diels die Sect. *Llavea* zu besonderen Gattung innerhalb der *Cheilanthisinae*, *Anopteris* dagegen innerhalb *Pteridinae* emporgehoben hat, so sind von der Gattung *Cryptogramme* in der Fassung Prantls (1882.) nur noch die Sectionen *Cryptogramme* und *Onychium* übrig geblieben. Bei *Cryptogramme* nehmen die Sori die freien Nerven ein, bei *Onychium* breiten sie sich in gleicher Weise wie bei *Doryopteris* an eine die Nervenenden verbindende Anastomose.

Der Gametophyt von der Gattung *Cryptogramme* war schon lange bekannt; er zeichnet sich teils durch einen seitlichen Meristem, teils durch normale Herzform aus. Die Blattspur ähnelt nach Parmentier (1899.) der Gattung *Nothochlaena*. Sorusaufbau hat Mettenius (1859/61.) besprochen und bemerkt darüber folgendes: »die äussersten Ende der Nerven schwellen weder kopfförmig an, noch tragen sie dichter gehäufte Sporangien... dieser Gattung nähern sich diejenigen Arten von *Cheilanthes*, deren Fruchthaufen von dem angeschwollenen Ende der Nerven abwärts auf den unveränderten Teil derselben sich erstrecken.« Die Morphologie des Sporophyten von *Cryptogramme crista* hat Luerssen (1889.) näher beschrieben. Es sind nach Luerssen die »Sori anfänglich von zurückgerollten allmählich sich verdünnenden, schleierartigen Rande bedeckt...; ... rundlich bis kurz länglich oder sich auf den Nervenrücken weiter hinabziehend, oder die ganze Nervenlänge einnehmend.« Prantl (1882.) bringt die Gattung im weit. Sinne (incl. *Anopteris*) in Verhältniss zu *Pteris*; er sagt nämlich: »Man kann *Pellaea* zu *Adiantum* ungefähr in ein ähnliches Verhältniss stellen, wie *Pteris* zu *Cryptogramme*... *Cryptogramme* dürfte einer Reihe angehören, welche *Pteridium*, *Lonchitis*, vielleicht *Paesia* und *Pteris* nebst *Actiniopteris* umfasst.«

Im Gegensatz zu Prantl hat Diels *Cryptogramme* (*Eucryptogramme*, *Onychium*) und *Llavea* zu *Cheilanthisinae* gestellt.

Dieses akzeptierte auch B o w e r (1913.), welcher *Cryptogramme* als einen alten Typus betrachtet.

*Eucryptogramme* mit freien Nervenenden stellt die primitiven, *Onychium* mit intramarginaler Kommissur die abgeleiteten Typen vor. Es zeigt sich aber auch in der Blattdimorphie eine Progression. So sind die Blätter innerhalb engst verwandter Arten verschieden gestaltet, *Cryptogramme aurata* und *Cr. melanolepis* haben dimorphe *Cr. japonica* gleiche Segmente.

Die Gattung *Cryptogramme* stellt nach B o w e r (1913.) einen alten Typus vor. Sie steht doch meiner Meinung nach isoliert innerhalb cheilanthoiden Farnen. Die direkte Anknüpfung an die Verfahren kann wohl einwandfrei gemacht werden, doch sind die Beziehungen zu Nachbargattungen schwieriger zu deuten und bedürfen genauer vergleichender Betrachtungen.

#### Actiniopteris, Link.

Mettenius (1859/61.) war der erste, der die systematische Stellung der Gattung *Actiniopteris* bei Pterideen erkannte. Milde (1866.) hat sie näher untersucht und Prantl (1882.) mit *Pteris* in nähere Beziehung gebraucht. Nach Diels (1902.) gehört sie zu den *Pterideae*. Mein Interesse erweckte diese monotypische Gattung, nachdem ich an einem Querschnitt von *Cryptogramme densa* die auffallende Ähnlichkeit mit gleichem Querschnitt von *Actiniopteris* gefunden zu haben glaubte (Vergl. Diels 1902. Abb. 151. A—C). Es wäre demnach die Untersuchung der Sorusentwicklung in bezug auf die intramarginale Kommissur vom Interesse. Mir scheint die gemeinsame Abstammung der Gattungen *Actiniopteris* und *Cryptogramme* wahrscheinlich und so stelle ich die Gattung zu *Cheilanthinæ*. Allerdings ist *Actiniopteris* äusserst eigenartig und stark modifiziert.

#### Die Gymnogrammeen.

Nach Diels (1902.) nehmen die Sori bei den Gymnogrammeen die gesamten Adern II. O., eventuell mit Ausnahme ihrer Enden an. Die Gymnogrammeen sind also die superficialen Pterideen im strengsten Sinne des Wortes. »Die Grenzen gegen die *Cheilanthinæ* sind stellenweise sehr undeutlich und bedürfen noch eingehenden Studiums« (Diels 1902. S. 265.). Seit dieser Konstatation sind mehrere Untersuchungen über einzelne Sippen ausgeführt (Dunzinger 1901., Underwood 1902., Hieronymus 1916., u. v. a.), es sind einige neue Sippen beschrieben worden und desto weniger scheint es mir, dass die Beziehungen zu einander endültig nicht geklärt sind. Die Entwicklungsgeschichte der Sori bei Gymnogrammeen zeigt viel interessantes und sie wurde öfters mit *Nothochlaena* verglichen. Mettenius (1859/61.) behandelte die Unterschiede gegen *Cheilanthes*. Er sagt, dass die Sporangien der Gymnogram-

meen niemals auf dem Ende der Nerven in grösserer Zahl angehäuft sind. »Wegen übereinstimmender Anordnung der Sporangien sind der Gattung *Gymnogramme* zuzuteilen: *Nothochlaena lanuginosa*, ferner *N. Marantae*, deren vorzüglich auf der äusseren Hälfte der Nerven ausgebildete Sporangien von dem plötzlich zusammengebogenen schmalen Rand niemals bedeckt werden und *N. sinuata*, deren fertile Abschnitte einen völlig unveränderten Rand bedecken und auf der äusseren völlig unveränderten Hälfte der Nerven die Fruchthaufe ausbilden.« L u e r s s e n (1889.) studierte die Sorusentwicklung in bezug auf die Ausdehnung an den Nerven bei *Anogramme leptophylla*. Hier »nehmen die Sporangien allerdings oft nur auf die oberste Nervenhälfte ein; sie gehen aber auch eben so häufig bis zur letzten Gabelung und gar noch über dieselbe hinaus abwärts. Umgekehrt folgen bei *G. (Anogramme) chaerophylla* die Sori dem Nervenlaufe in so ausgedehnter Weise, dass sie selbst mit den wiederholt gabelnden Nerven gegabelt erscheinen. (S. 62.—63.)« Im ersten Falle haben wir also einen analogen Prozess mit *Nothochlaena Marantae*, und darin liegt der Grund, dass M e t t e n i u s (1859/61.) diese Arten mit *Gymnogramme* vereinigte und P r a n t l (1892.) selbst die Gattung *Nothochlaena* zu *Gymnogrammeen* rechnete. Aber nicht nur die Ausdehnung vielmehr auch die Struktur der Sori ist bei *Gymnogrammeen* ganz eigentümlich. Nach P r a n t l (1882.) entsteht »bei allen *Gymnogrammeen* nämlich das erste Sporangium in der Gabelung eines Nervens; dieser Charakter wird natürlich da unzuverlässig, wo wie bei *Anogramme* gelegentlich ungeteilte Nerven fertil sind.« Demgegenüber betont L u e r s s e n (1889.) dass dieses Verhalten für *Anogramme* nicht zutrifft, sicher kommt nach meinen Untersuchungen die erwähnte Struktur doch bei *Hemionitis palmata* vor. (H o r v a t, 1926.). Bei dieser Art entstehen die ersten Sporangien fast gleichzeitig auf dem ganzen Segmente über Nervenknoten, so dass der Sorus simultan erscheint. Nach einer bestimmten Zeit entwickeln sich die weiteren Sporangien längs der Nerven und so kommt die mixte Struktur zustande. Es ist dies sicher ein abgeleiteter Zustand, welcher mit der Anatomie (Diktyostele) parallel geht. (Vergl. H o r v a t, 1926. Abb. 5.)

Da mir kein brauchbares Material von *Gymnogrammeen* zu Verfügung steht, so beschränke ich mich hier nur auf einige allgemeine Ausführungen.

Die Beziehungen zu den Cheilanthineen weisen meiner Meinung nach an *Aleuritopteris* Ast hin. Schon P r a n t l (1882.) hat, allerdings nur nebenbei, auf das Auftreten der bestimmten Blattform innerhalb der ganzen Gruppe hingewiesen, und C h r i s t (1910.) ist noch weiter gegangen, indem er *Bommeria* zu *Doryopteris* in Beziehung zu stellen glaubt. In der Tat, kann man diese äusseren Beziehungen nicht leugnen, sogar glaube ich in dem häufigen Auftreten deltoidischer, mit basiskop geförderten, ungegliederten Segmenten charakteristischer

Blätter, sowie im Wachsbelag und in den wachssezernierenden Haaren (Blasdale 1893.) die innigsten verwandtschaftlichen Beziehungen erblicken zu können. Ich bin geneigt die Gattung *Ceropteris* Link, die von Christ (1897.) als Unter-gattung zu *Gymnogramme*, von Diels (1902.) pp. zu *Neurogramme* gestellt wurde, an den Anfang der *Gymnogramminae* stellen. Die *Gymnogramminae* möchte ich danach als eine weit gegliederte, von *Aleuritopteris* abzuzweigende superficial gewordene Sippe erklären. Der *Neurogramme triangularis*, *N. calomelanos* und *N. tartareum* sind möglicherweise noch die anderen, mit Indument ausgerüsteten, *Neurogramme*-Arten anzuschliessen. An die Anfangsreihe sind höchstwahrscheinlich die *Bommeria* Arten direkt anzuknüpfen, und von diesen ist wohl ohne weiteres *Hemionitis* abzuleiten, den auch Diels (1902.) glaubt, dass diese »kleine schwach charakterisierte Gattung am nächsten wohl mit *Neurogramme* verwandt ist.« Auch nach Dunzinger (1901.) ist *Hemionitis* von *Gymnogramme* kaum zu trennen. *Hemionitis* zeigt in der Maschennervatur, Anatomie und Sorusentwicklung eine Progression bezugnehmend auf seine Vorfahren. Näher an die Gattung *Hemionitis* ist vielleicht auch *Trismeria* anzuknüpfen, was schon Bower (1918. a) angedeutet hat. Von früher betontem Standpunkte ausgehend möchte ich auch *Eugymnogramme* Diels als einen frühzeitigen Zweig des *Ceropteris*-Astes betrachten und über *Ampellogramme* hier noch die *Jamesonia* anzuschliessen. Sie sind aber stark spezialisiert.

An *Eugymnogramme* wäre auch *Anogramme* (nach Schussnig (1913.) als stark abgeleiteter Typus erklärt), anzugliedern. Es ist von Interesse, dass bestimmte Arten in einzelnen Merkmalen recht hohe Progression zeigen, in den anderen dagegen primitiv erscheinen. So ist die abgeleitete Art *Anogramme leptophylla* nach Lueresen (1889.) solenostel, nach Gwynne-Vaughan (1903.), trifft dasselbe sogar für einige äusserst spezialisierte *Jamesonia*-Arten.

Aus dem ganzen Verwandtschaftskreise sind auch nach Underwood (1902.), *Hemionitis*, *Gymnopteris*, *Gymnogramme*, *Pitirogramme* (*Ceropteris*), *Neurogramme*, und *Coniogramme* näher untereinander verwandt. Ich glaube daher, dass die strenge Anwendung des Prinzipes von dem Ursprung der *Gymnogrammeen* in der nächsten Nähe des *Aleuritopteris*-Astes, zu einer natürlichen Gliederung der *Gymnogramminae* beitragen könnte.

Die mutmasslichen Beziehungen der einfach gefiederten *Neurogramme* Arten zu *Nothochlaena* bedürfen noch eingehenden Studiums, worauf schon Diels (1902.) aufmerksam gemacht hat. Es soll festgestellt werden, in wie weit es sich um wirkliche Verwandtschaft oder um Konvergenzerscheinungen handelt.

Leider muss ich wegen Mangel an Material auf näheres Eingehen auf diese noch sehr viel zu versprechende Sippe verzichten und mich nur an diese hypothetischen Ausführungen beschränken.

#### Adiantum, L.

Die Gattung *Adiantum* ist so klar umgrenzt, dass sie Diels (1902.) zu eigenem Repräsentanten der Untergruppe *Adiantinae* innerhalb der Pterideen hervorhebt. In der Einzelstruktur zeigt die Gattung dagegen bei ganz origineller Einförmigkeit eine so grosse Mannigfaltigkeit, dass die Gliederung sehr erschwert ist. Nach der Verschiedenheit in dem Habitus, in der Gliederung der Spreite und in der Ausbildung der fertilen Segmente sind weit über hundert Arten beschrieben worden, die schon Kuhn (1881.) in zwei Untergattungen eingeteilt hat. Bei *Euadiantum* sind die Sori auf Nerven beschränkt, bei *Adiantellum* breiten sich die Sporangien auf das Blattgewebe.

Die Gattung wurde zum Gegenstande zahlreicher, sowohl zytologischer, anatomischer als auch morphologischer Untersuchungen.

Der Gametophyt ist bei der Art *Adiantum Capillus Veneris*\* schon längst beschrieben worden und von Sadebeck (1899.) abgebildet. Das Prothallium zeigt die normale typische Herzform. Ich untersuchte (Horvat, 1923.) den Gametophyten bei *Adiantum Bausei* und *A. concinnum*. Dabei fand ich in den Prothalliumzellen die bei Schizaeaceen, und neuerdings noch bei *Cheilanthes* und *Nothochlaena* nachgewiesenen säulchenförmigen Verdickungen.

Die Anatomie wurde bei mehreren Arten näher studiert. Gwynne-Vaughan (1903.) erwähnt bei den Arten *A. trapeziforme* und *A. Kaufusii* einen Übergang von der solenostelen zur diktyostelen Struktur, bei *A. lunulatum* dagegen radiäre Diktyostele. Dasselbe ist bei *A. Capillus Veneris*. Vom Interesse ist die Feststellung von Pelourde (1906.), dass äusserlich sehr ähnliche Arten *A. Capillus Veneris*, *A. cuneatum* und *A. tenerum* im Baue ihrer Wurzelrinde und in der Form des Xylems ihrer Blattstielstele sich sehr unterscheiden.

Luerßen (1889.) behandelte die Morphologie und die Ausbildung der Fruktifikationsorgane bei *Adiantum Capillus Veneris*. Die Sori entwickeln sich auf kleinen, spezialisierten Läppchen, und nehmen die terminale Partie der freien Nervenenden ein. Die Entwicklung stimmt nach Prantl (1882.) mit *Pellaea* (*Eupellaea* und *Platyloma*) überein.

Obwohl in der Sorusstruktur auf den ersten Moment nichts eigentümliches erscheint, untersuchte ich die Entwicklung der Sori zweier Arten, *Adiantum Capillus Veneris* und *Adiantum concinnum* (Horvat 1926.), die allerdings verschiedenen Sectionen angehören. Dabei stellte es sich heraus, dass sich diese Arten nicht nur in bezug

\* Vergl. auch Perrin (1908.).

auf die Verbreitung der Sporangien am Blattgewebe, sondern sogar auch in der Struktur der Sori weit unterscheiden.

Aus dem Längsschnitt eines jungen Blattes von *Adiantum Capillus Veneris* ist die marginale Entwicklung des Rezeptakels zu erkennen (Vergl. Horvat 1926. Fig. 6.). Der Blattrand wächst weiter, schlägt sich um, und entwickelt am flachen Rezeptakel in der terminalen Region der Adern die ersten Sporangien. Infolge der Ausbildung des Stranges hebt sich das Gewebe längs dieser empor, und so entsteht im Querschnitt ein fast halbkreisförmiges Rezeptakel. Damit ist mehr Platz zur Sporangienentwicklung gegeben.

Die ersten Sporangien entstehen fast gleichzeitig noch auf dem flachen Rezeptakel, trennen sich aber infolge ihres Emporhebens nach beiden Seiten hin. Hinter diesen entstehen auf der äusseren Seite später neue und nachdem auch diese einen bestimmten Entwicklungsgrad erreicht haben, nochmals neue. (Vergl. Horvat, 1926. Fig. 7, 8). Die Struktur gleicht dem gradaten Typus, da sich die Sporangien in bestimmter zeitlicher und räumlicher Folge entwickeln. Inmitten der Sporangien befinden sich zwei oder dreizellige Papillen.

Besonders instruktiv ist ein noch nicht völlig entwickelter Sorus von oben gesehen, denn man sieht die Orientierung der Sporangien im reichlichen Sorus.

Die Sporangien selbst nehmen den Anfang aus einer Zelle, die sich gewöhnlich mit einer der basalen Wand paralleler Teilung abgrenzt; es ist dies also eine Entstehungsweise der bekannten polypodioden Sporangien. Doch teilt sich die Sporangiuminitialzelle hie und da auch mit Antikline, wie das aus der Figur in einem jungen Sorus zu ersehen ist (Vergl. Horvat 1926. Fig. 6.). Bei der Art *Adiantum Capillus Veneris* verbleiben die Sporangien oberhalb des Nerven, und nur ausnahmsweise breiten sie sich vereinzelt an das Blattgewebe über. Es findet auch hier, wenn auch äusserst sporadisch, ein analoger Prozess, wie bei *A. macrophyllum*. (Schumann, 1915.).

Einen abweichenden Typus der Sorusstruktur fand ich bei *A. concinnum* (Horvat 1926.), wo ein schwaches Nervchen das dünne Lämpchen durchläßt (Vergl. meine Abb. 9.). Die Sporangien entstehen beiderseits des Nervchens in bestimmter Reihenfolge. Die zunächst liegenden sind die ältesten, gegen den Rand werden sie jünger. Die Altersunterschiede sind aber so klein, dass die Struktur nur wenig von einer simultanen abweicht. Sicher ist sie eher als eine abgeleitete als primitive zu betrachten.

Wir sehen also, dass sich die einigen bis jetzt untersuchten, oft sogar ähnlichen, Arten in der Anatomie und die anderen in der Sorusstruktur usw. unterscheiden. Das zeigt zu genüge, wie viel von erweiterten Untersuchungen zu erwarten ist.

Die Gattung *Adiantum* neben seiner grossen Eigenartigkeit im Habitus zeigt doch gewisse Beziehungen zu anderen Gattungen.

Es steht unzweifelhaft die Meinung Prantls (1882.) von der Ähnlichkeit in der Sorusentwicklung mit der Gattung *Pellaea* fest. Prantl glaubt sogar, dass sich »Gattung *Pellaea* wohl am nächsten an *Adiantum* anschliesst, von welchem sie nur durch die metadrome Nervatur abweicht, sowie durch die Lage des Receptakulums; letztere ist indess im Wesen nicht so sehr verschieden«; »vielleicht liesse sich eine Reihe *Lindsaya*, *Cheilanthes*, *Pellaea* *Adiantum* aufstellen.« Die Gattung *Adiantum* ist von *Pellaea* in dem Habitus und in der Ausbildung der besonderen modifizierten Läppchen verschieden. Es zeigt sich aber auch bei *Pellaea ornithopus* eine Tendenz zur Ausbildung gesonderten Läppchen, bei *P. pteroides* und *P. dichotoma* erscheinen sogar völlig getrennte Lappen. Nicht desto weniger betrachte ich die Gattung *Adiantum* als einen äusserst spezialisierten Typus.

Es ist noch die auffallende habituelle Ähnlichkeit mit *Lindsaya* nicht ausser Acht zu lassen, da nach Sadebeck (1879.) diese Gattung sogar höchst wahrscheinlich zwischen *Davallia* und *Adiantum* einzureihen ist. *Adiantum* wäre damit in nähere Beziehung mit biindusiaten Farnen zu bringen und als eine durch verlorenen Indusiumlappen charakterisierte Sippe zu erklären. Die Beziehungen zu biindusiaten Gattung *Lindsaya* sind seinerzeit auch bei Bower (1908.) und Lotsy (1909.) zum Ausdruck gebracht. Nachdem aber Bower (1918.) neuerdings die Entwicklungswege der bi- und uniindusiaten Pterideen auseinandergetrennt hat, sind die erwähnten Beziehungen fraglich geworden. Die Frage nach der Möglichkeit der Vereinigung dieser beidem Gruppen tritt hier klar zutage. In der negativen Beantwortung dieser Frage ist die Gattung *Adiantum* als ein frühzeitiger Nebenzweig der hypothetischen Protocheilanthineen zu betrachten, was ich am Stammbaume zum Ausdrucke bringen wollte.

#### Allgemeine Betrachtungen über die Gliederung der cheilanthoiden Farnen.

Wir haben die einzelnen Sippen der cheilanthoiden Farnen näher besprochen, die wichtigsten Merkmale emporgehoben und die Beziehungen erörtert. Alle diese Sippen zeichnen sich durch so viele gemeinsame Merkmale aus, dass die Grenzen sehr oft fast undurchführbar sind, und dass sie die Vereinigung zu einer höheren Einheit berechtigen.

Nach dem Grade der Spezialisierung in der Fruktifikation unterscheidet Diels (1902.) innerhalb *Pterideae* vier Tribus. Mit kleineren Abweichungen übernehme ich von Diels die drei ersteren, *Gymnogramminae*, *Cheilanthinae* und *Adiantinae*, vereinige sie zu *CHEILANTHINEAE* und superponiere den *PTERIDEAE* (*Pteridinae* Diels pp.). Damit schliesse ich mich teilweise auch Bower (1918.) an. Die drei Tribus entsprechen meiner Meinung noch drei fröhendifferenzierten Entwicklungslinien.

Für die *CHEILANTHINEAE* gebe ih die folgende Diagnose:

»Der Blattrand der fertilen Segmente unverändert und wenig modifiziert oder indusiumartig verdünnt oder der Länge nach umgeschlagen oder in einzelne, zuweilen stark modifizierte Läppchen geteilt. Die Sori marginal, rundlich an das verdickte oder unverdickte Nervenende beschränkt, später zuweilen längs des Randes zusammenfließend, oder längs der Nerven sich ausbreitend oder von Anfang an superficial, terminal hier und da auch an das Blattgewebe sich ausbreitend. Die Sporangien mit geradem durch den Stiel unterbrochenen Annulus mit Epi- und Hypostomium, unbestimmter Sporenproduktion. Sporen kugelig-tetraedrisch. Blattstiel oft schwarz poliert, ungegliedert angefügt. Die Blätter mit ungegliederten oder gegliederten Segmenten, meist reichlich geteilt, seltener ungeteilt. Mit besonderen Verdickungen in vegetativen Prothalliumzellen oder ohne solche.

Die Vorfahren der Cheilanthineen waren wahrscheinlich die hypothetischen *Protocheilanthineae*, die sich schon am Ende des Paläozoikums als ein zu Aneimieen parallel verlaufender Seitenzweig aus *Primoitlices* differenzierten. Wahrscheinlich war ihr Gametophyt massiv mit kollenchymatischen Verdickungen, weder mit Haaren noch mit Drüsen bedeckt. Die Antheridiumdeckzelle war voraussichtlich geteilt. Der Stamm haplo- oder solenostel und mit Schlauchhaaren bedeckt. Sporangien haben den Ursprung aus Randzellen genommen, die Initialzelle war sehr tief und die grossen Sporangien, mit starker Sporenproduktion, hatten einen wenig spezialisierten Annulus.

Aus diesen hypothetischen Vorfahren sind wahrscheinlich am Anfang des Mesozoikums die heutigen Cheilanthineen entstanden, denn schon im Jura begegnen wir gut charakterisierte, sogar spezialisierte Formen, wie z. B. *Adiantum*. (Potonie bei Diels, 1902.).

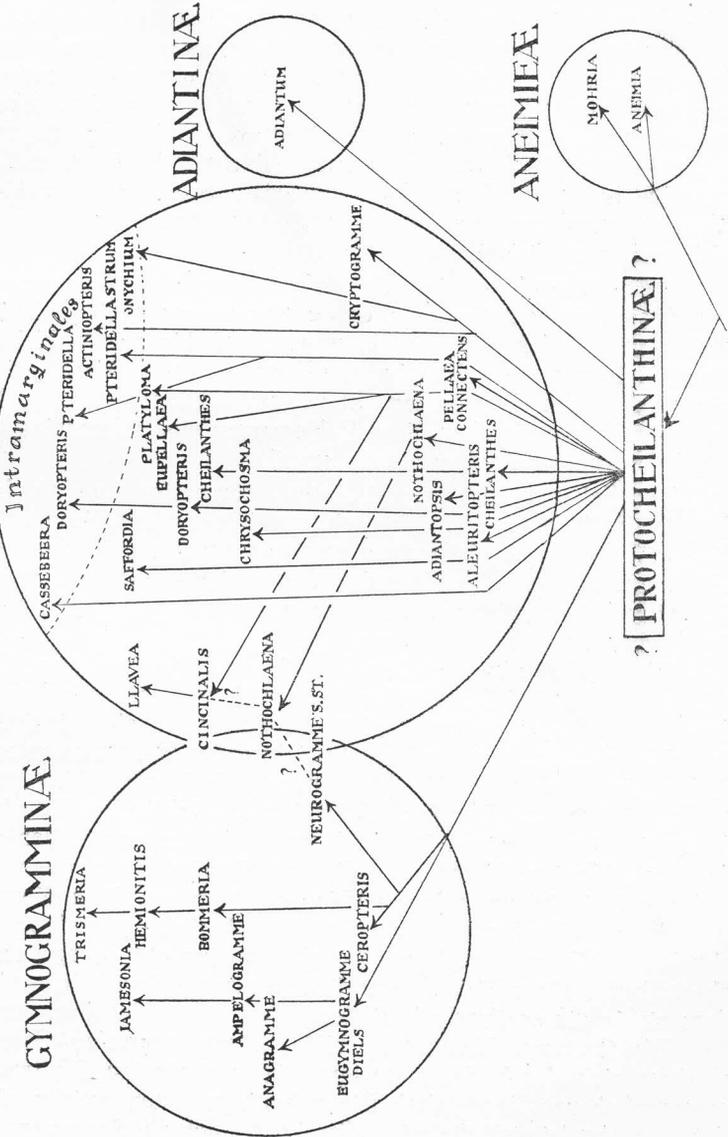
Von den heute lebenden Sippen steht sicher die Gattung *Cheilanthes*, *Nothochlaena* und *Pellaea* (*P. connectens*!) diesen hypothetischen Vorfahren am nächsten. Als frühzeitiger Seitenzweig ist auch *Adiantopsis* zu betrachten. Diese Gattungen zeichnen sich noch durch viele gemeinsame synthetische Merkmale aus. Die anderen haben aber verschiedene Veränderungen erlebt in der Gestalt beider Generationen. Der Gametophyt zeigt öfters das Wachstum mit seitlichem Meristeme, die Verdickungen sind verloren gegangen und besondere Anpassungsformen (wachssezernierende Haare) erworben, sogar die Apogamie ist bei einigen Sippen erblich geworden. Der Stamm ist diktyostel mit Schuppen bedeckt und die Blätter der

# MIXTÆ GRADATÆ SIMPLICES

## CHEILANTHINÆ

### CHEILANTHINÆ

### GYMNOGRAMMINÆ



besonderen Lebensweise stärker angepasst. Die grössten Veränderungen haben die Sippen in der Fruktifikation erlitten, sowohl in bezug auf den Blattrand, als in bezug auf die Form und die Struktur der Sori. Von der streng marginalen, simultanen Sorusstruktur führen schrittweise Übergänge zu abweichenden Formen. Die Sporangienzahl vermehrt sich, sie werden kleiner und ihre Sporenproduktion wird vermindert. Die Sporangien verlassen das aufgehobene, runde Rezeptakel und breiten sich weiter aus. Die Ausbreitung ist in einer Richtung längs der Nerven stattgefunden. So entstehen die superficialen Formen. In der anderen Richtung findet die Ausbreitung längs des Randes statt und so entstehen die intramarginalen Formen. Bei noch stärker abgeleiteten Formen greifen sogar die Sporangien an das Blattgewebe über, und bilden acrostichoide Sori. Diese Zustände sind aber auf verschiedenen Wegen zustande gekommen und parallel mit ihnen hat sich auch der Blattrand spezialisiert.

Meine Ansichten über die Beziehungen der einzelnen Sippen und ihren phylogenetischen Entwicklungsgang wollte ich in dem vorliegenden Schema näher illustrieren. Ich bin mir wohl bewusst, dass damit nur die subjektive Auffassung ausgedrückt wird, die mir von einem bestimmten Standpunkt ausgehend als logisch erscheint. Inwieweit aber diese Folgerungen eine allgemeine Gültigkeit haben können, sollen andere urteilen.

Das Schema zeigt in drei Kreisen eingereiht die Unterfamilien der Cheilanthineen. Auf der rechten Seite stehen die marginalen *Cheilanthinae* und *Adiantinae*, auf der linken die superficialen *Gymnogramminae*. Alle diese drei Sippen haben wahrscheinlich den Ursprung bei marginalen, simultanen Formen, den hypothetischen Prothocheilanthineen genommen.

Die *Cheilanthinae* stellen die ältesten Formen der *Cheilanthineae* dar und bei ihnen finden die erwähnten synthetischen Typen ihren Platz. Sie sind eher phyletische Schar, als eine einzige Linie. Es haben sich schon in tieferen Schichten der Erde wenigstens vier Typen abgezweigt, die in bestimmten Merkmalen eine parallele Progression zeigen. Der Fortschritt äussert sich in der Morphologie, Anatomie, Nervatur und in den Dermalgebilden, namentlich aber in der Fruktifikation. Einmal sind die superficialen Formen entstanden, andersmal die intramarginalen. Die unterhalb gestellten Sippen sind in mehreren Merkmalen primitiv, die oberhalb gestellten zeigen abgeleitete Charaktere. Damit ist aber noch nicht gesagt, dass alle oberhalb gestellten Sippen eigentlich gemischte Sori haben, vielmehr dass sie in diesen ihr Ende finden.

Die Gattung *Cheilanthes* bildet einen zentralen Stock. Sie zeichnet sich durch den indusiumartig veränderten Blattrand und emporgehobenes Rezeptakel. Die primitiven Arten weisen die gradate, die abgeleiteten die mixte Struktur. Auch die Sporenproduktion schwebt in der Zahl von 67 bis 30 Sporen. Eng an *Cheilanthes*

schliesst sich die Gattung *Nothochlaena* die durch unveränderten Blattrand und flaches Rezeptakel gekennzeichnet ist. Die älteren Typen besitzen marginale (vielleicht simultane), die abgeleiteten superficiale Sori. Bei den beiden Gattungen, *Cheilanthes* und *Nothochlaena*, zeigt sich eine ähnliche Progression in der Stelärstruktur und in den Dermalgebilden.

In der Nähe von *Cheilanthes* hat wahrscheinlich sehr früh die Gattung *Pellaea* ihren Ursprung genommen und zwar möglicherweise durch die der Art *Pellaea connectens* ähnlichen Formen. Der Fortschritt gegen *Cheilanthes* besteht in stärker gegliederten Blattsegmenten, in dem umgeschlagenen Rande und in der Ausbreitung der Sori. Die erste Linie führt bei *Eupellaea* und *Platyloma* von runden zu terminalen, an den Vorderteil des Nerven begrenzten Sori. Von dieser Linie zweigte sich wahrscheinlich schon früh *Cincinnatiensis* mit superficiale Sori. Diese Entwicklungslinie endet vielleicht in der äusserst spezialisierten *Llavea*. Die Sectionen *Pteridella* und *Pteridellastrum* beginnen auch mit runden und enden mit intramarginalen zusammenfliessenden Sori. Innerhalb der zentralen Gattung *Cheilanthes* haben sich schon längst *Adiantopsis* und *Aleuritopteris* abgezweigt. Während aber die erste Gattung blind endet, wurde *Aleuritopteris* zum Ausgangspunkte einer ganzen Gruppe der *Cheilanthinae*, die sich mit mehr oder weniger deltoider Blattstruktur und basiskop geförderten Segmenten auszeichnet. Mit wenigen Ausnahmen treten die Dermalgebilde stark zurück, in der Anatomie und in der Fruktifikation zeigt sich eine parallele Progression, wie bei *Pellaea*. In der nächsten Nähe von *Aleuritopteris* hat sich mit marginalen Sori, unverändertem Blattrande und xerophytischer Textur die Gattung *Chrysochosma* herausdifferenziert. Die Ontogenie des Sorus bedarf noch näherer Prüfung. Andererseits steht *Aleuritopteris* so nahe *Doryopteris*, dass gewisse Formen kaum zu trennen sind und doch ändert sich bei der letzteren Gattung der Blattrand und die anfangs runden Sori fliessen bei abgeleiteten Formen längs des Randes zusammen. Die Nervatur zeigt auch den Fortschritt von der freien bis zur maschenförmigen Nervatur.

Mit *Aleuritopteris* ist möglicherweise auch *Saffordia* in nähere Beziehung zu bringen; sie zeigt aber eine Progression in den Dermalgebilden und in acrostichoiden Sori. Die Gattung *Cassebeera* bin ich geneigt als eine von *Aleuritopteris* ausgehende äusserst spezialisierte und abgeleitete intramarginale Sippe anzusehen.

Die vierte Entwicklungsschar der *Cheilanthinae* bildet *Cryptogramme*. Sie schreitet von freien bei *Eucryptogramme* zu zusammenfliessenden Sori bei *Onychium*. Mir scheint es nicht unmöglich, auch *Actiniopteris* als einen spezialisierten Seitenzweig von *Cryptogramme* abzuleiten. Die Untersuchung der Sorusentwicklung soll darüber entscheiden. Die Anknüpfung der *Cryptogramminae* an *Protocheilanthinae* in der Nähe anderen *Cheilanthinae* ist wegen

Mangel an synthetischen Formen nicht einwandfrei, allerdings wurde das auch am Schema zum Ausdruck gebracht.

Die *Gymnogramminae* haben wahrscheinlich den Ursprung in der Nähe des *Aleuritopteris* Zweiges genommen. Ich glaube die nähere Verwandtschaft mit *Aleuritopteris* in der steten Wiederholung deltoischer Blattstruktur mit basiskop geförderten Segmenten sogar in dem häufigen Wachsüberzuge verfolgen zu können. Dabei ist aber das ausgeprägte superficiale Sorus sehr früh entstanden. Die primitivsten Arten zeigen freie Nervatur und nicht spezialisierte Blattform, die abgeleiteten verhalten sich aber äusserst eigenartig. Da ich nicht in der Lage war mit der Sippe mich näher zu beschäftigen, versuchte ich die Durchführung des erwähnten Prinzipes von Blattarchitektur anschliessend an die Gliederung von Christ (1897.) und Diels (1902.), ohne Rücksicht auf die neu aufgestellten Sippen, durchzuführen.

Die dritte Unterfamilie stellen die *Adiantinae* vor. Sie sind in der Fruktifikation äusserst spezialisiert und haben sich wahrscheinlich sehr früh von Protocheilantheen abgezweigt. In dieser frühzeitigen Abzweigung ist auch die Begründung der grossen Mannigfaltigkeit innerhalb der Gattung gegeben.

Nach dem gesagten möchte ich *Cheilanthineae* folgendermassen einteilen:

#### I. CHEILANTHINAE Diels p. pt.

1. *Eucheilanthinae*: Stiel oft schwarz poliert, Segmente meistens gegliedert gestielt, nicht oder kaum basiskop gefördert. Wachsüberzug zurücktretend: *Cheilanthes* (*Eucheilanthes*, *Physapteris*), *Nothochlaena*, *Pellaea* (*Eupellaea*, *Platyloma*, *Cincinalis*, *Pteridella*, *Pteridellastrum*), *Adiantopsis*, *Llavea*.\*

2. *Aleuritopterinae*: Stiel schwarz poliert, Segmente nicht gegliedert gestielt, basiskop stark gefördert, Behaarung stark zurücktretend: *Aleuritopteris*, *Chrysochosma*, *Doryopteris*, *Saffordia*, *Cassebeera*.

3. *Cryptogramminae*: Stiel nicht schwarz poliert, Segmente meist ungegliedert gestielt, nicht basiskop gefördert, Behaarung zurücktretend: *Cryptogramme* (*Eucryptogramme*, *Onychium*) *Actiniopteris*.

#### II. GYMNOGRAMMINAE Diels.

#### III. ADIANTINAE Diels.

Das Auseinanderhalten dieser drei Tribus von Diels (1902.) zeigt meiner Meinung nach recht natürliche Verhältnisse, inwieweit aber die nähere Gliederung der *Cheilanthinae*, die ich durchzuführen versuche berechtigt ist, sollen die erweiterten Untersuchungen entscheiden.

\* Anmerkung: Die Stellung der *Llavea* zu *Eucheilanthinae* und das Verhältniss zu *Cryptogramminae* bedarf noch eigenhender Untersuchung.

Bei allen Sippen gibt es noch viel zu arbeiten. Es soll der gesamte Aufbau möglichst vieler Arten genau studiert werden. Der Gametophyt soll in bezug auf die Form, die Haare oder Drüsen und namentlich auch auf die kohlenchymatischen Verdickungen in Prothalliumzellen, der Sporophyt dagegen soll in bezug auf die Anatomie untersucht werden. Es ist zu prüfen, ob die abgeleiteten Zustände ontogenetisch von haplo- oder solenostelen abzuleiten sind, ob sie mit Haaren oder Schuppen bedeckt waren. Es wäre sehr erwünscht, die Ontogenie der Jugendblätter zu untersuchen, was sicher viel zur Klärung der Verhältnisse beitragen wird. Endlich soll die grösste Aufmerksamkeit der Sorusentwicklung (marginal oder superficial) deren Ausbreitung und Struktur und namentlich auch der Sporangienentwicklung und Form zugewendet. Sehr viel ist von floristischer Durchforschung zu erwarten, die in neuester Zeit höchst interessante Sippen entdeckte, welche die Beziehungen der ganzen Familie in ein neues Licht geworfen haben. Mit anderen Worten: es ist noch viel Detailarbeit erwünscht, bevor man zu einem endgiltigen Resultate kommen wird. Wenn diese Ausführungen auch jemanden, dem das Material zur Verfügung steht, die Anregung zur weiteren Arbeit geben, so wird das die beste Berechtigung für die Publikation dieser Zeilen sein.

### III. Die Stellung der Cheilanthineen im Systeme.

Eine Supposition, dass die Vorfahren der Cheilanthineen in einem hypothetischen, den Aneimieen parallel verlaufenden Zweig zu suchen sind, ermöglichte die phylogenetische Gliederung dieser Familie durchzuführen. Aber desto mehr blieb es unentschieden, inwieweit wir zu dieser Supposition berechtigt waren. Die Entscheidung nämlich von der Möglichkeit einer direkten Anknüpfung der Cheilanthineen an die mutmasslichen Vorfahren scheiterte an dem Fehlen jeglicher fossilen wie auch lebenden Übergangsformen im Baue der Sporangien. Es bleibt uns also noch übrig, die Bedeutung des Sporangiums für die Systematik der homosporen Filicineen zu behandeln und damit im Zusammenhange die systematische Stellung der Cheilanthineen festzustellen. Durch die negative Beantwortung der obigen Frage erfährt nämlich die heutige Systematik der Farne eine totale Umänderung. Wenn ich mich seinerzeit (Horvat, 1921.) für diese, hauptsächlich von Bower (1908., 1913.), und Lotsy (1909.) angenommene Auffassung, entschlossen habe, war ich von vergleichenden Betrachtungen geleitet.

Die Familie der Polypodiaceen ist durch den geraden Annulus und differenziertes Stomium charakterisiert, dazu kommt noch grösstenteils die mixte Struktur der Sori, der diktyostele Aufbau und die Schuppen als Anhangsgebilde. Diels (1902.) bemerkt: »Die heute zu Polypodiaceen gestellten Farne bilden eine Pflanzenfamilie von grosser Natürlichkeit, deren Glieder deutliche Wahrzeichen

engster Verwandtschaft tragen. Ebenso sehr in dem ausnahmslosen Besitz so vieler minutiöser Charaktere der Fruktifikationsorgane, wie in der steten Wiederholung der Tendenzen, die den vegetativen Bauplan trotz aller Einzelmännigfaltigkeit beherrschen. Aus diesen Gründen leitet sich die Schwierigkeit und Unsicherheit her, welche noch heute die Systematik der Familie kennzeichnen.« (S. 156.). Und wirklich, wenn sich auch in den einzelnen Unterfamilien die typisch ausgebildeten Repräsentanten gut unterscheiden, so existieren doch viele Formen, die bei keiner Sippe eine sichere Stellung einnehmen. Die Unterfamilien repräsentieren einen bestimmten Entwicklungsgrad dar, welcher nach P r a n t l (1874.) von der Gruppe der Cypeloseen ausstrahlend in verschiedenen Reihen erreicht wurde. Die nächsten Verwandten bestimmter Sippen der *Polypodiaceae* liegen innerhalb Cyatheaceen im Sinne von Mettenius. So betont trefflich Diels (1902.): »Es lassen sich z. B. zwischen Davallien und Dicksonieen vielleicht bequemere Übergänge vorstellen als zur Dicksonieen und Cyatheen.« Ähnlicherweise ist der Anschluss vieler polypodioider Formen an Cyatheen ermöglicht (B o w e r 1908., S c h l u m b e r g e r 1911., H o r v a t 1921.). Die Gruppe der *Cyatheaceae* Mett. ist auch nach C a m p b e l l (1918.) mit der *Polypodiaceae* in nähere Beziehung zu bringen. Die ersten sind durch schiefen und die letzteren durch geraden Annulus charakterisiert. Es unterscheiden sich aber auch die drei Unterfamilien der *Cyatheaceae* (C h r i s t 1897., D i e l s 1902.) in nicht wenigen Merkmalen. Nach genauen Untersuchungen von S c h n a r f (1904.) besitzen sogar »die beiden grösseren Unterfamilien der *Cyatheaceae* (nämlich die *Dicksonieae* und die *Cyatheae*) zwei verschiedene Sporangientypen, die allerdings eine gewisse Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des Ringes aufweisen, welche als Hauptmerkmal für die Charakterisierung der Familie *Cyatheaceae* herangezogen wird.« Ausserdem unterscheiden sich die Dicksonieen und Thyrsopterideen prinzipiell von den Cyatheen (Alsophylleen) in der Stellung der Sori. Bei den ersten beiden Unterfamilien sind sie marginal, bei letzteren dagegen superficial. Die Polypodiaceen sind also teilweise von marginalen und teilweise von superficialen Ahnen abzuleiten; bei ihnen wurde aber die Stellung der Sori nicht immer streng beibehalten und die Unterschiede im Sporangiumbau sind geringer geworden. Diese Unterschiede werden leider wenig beachtet und doch sind sie nicht so klein, wie das auf den ersten Moment aussieht. Die Ausführungen F e e - s (nach Diels, 1902.) über die Unterschiede in der Zahl der Ringzellen waren mir leider unzugänglich, es liegen aber die äusserst interessanten Untersuchungen von S c h n a r f (1904.) vor. S c h n a r f konnte die Struktur innerhalb eines engsten Verwandtschaftskreises (*Asplenium*, *Ceterach*, *Phyllitis*) systematisch verwerten. Er behandelt genau die Sporangienwandbau auch in anderen Kreisen und kommt zu einem wich-

tigen Resultate, welches später leider unbeachtet und auch von Goebel (1924.) unerwähnt geblieben ist. Goebel schreibt sogar: »Mir ist kein Polypodiaceen Sporangium bekannt, das nicht ein Stomium mit Epi- und Hypostomium besitzt. Es darf also wohl einstweilen angenommen werden, dass Sporangien, bei denen man diese Gliederung nicht unterscheiden kann, sich nur in den Büchern, nicht aber in der Natur vorfinden.« Dem gegenüber hat sich aber Schnarf (1904.) schon 20. Jahre vorher ein reifes Sporangium von *Asplenium viviparum* besprechend folgendermassen geäussert: »Wir sehen vier Stomiumzellen, die alle in bekannter Weise verdickt sind. Nach oben hin schliessen sich an diese sofort die unverdickten Annuluszellen an, ohne dass unverdickte Stomium oder Epistomiumzellen dazwischen auftreten.« Es existieren also solche Sporangien in der Natur, sogar in einem ganzen Verwandtschaftskreise, und charakterisierten ihn sehr gut. Dunzinger (1901.) konnte die Sporangienstruktur bei den untersuchten Gymnogrammeen nicht verwerten. Ich glaube im Gegenteil (Horvat, 1926.) eine grössere Anzahl der Sippen innerhalb Cheilantheen mit ganz bestimmter Sporangienstruktur charakterisieren zu können.

So ist es ganz klar, dass sich die Sporangien der Polypodiaceen einerseits unterscheiden, und andererseits dass das polypodioide Sporangium auf verschiedenen Wegen wenigstens zweimal zustande gekommen ist und zwar einmal bei Abkömmlingen der Cyatheen und das zweitemal bei Davallieen. Diese Tatsache zeigt zu genüge, dass das Sporangium gleich allen anderen Merkmalen einer Veränderung untergeworfen ist und nicht als ein ausschliessliches, absolutes Kriterium für die Verwandtschaft angenommen werden kann.

Wenn Bower (1913.) die Farne nach der Stellung der Sori in zwei Gruppen, *Marginales* und *Superficiales* einzuteilen versuchte, so leitete er notwendigerweise die Cyatheen von den Gleicheniaceen, die Dicksonieen dagegen von Schizaeaceen. Die Ausführungen Bowers innerhalb des superficialen Astes bereiten keine Schwierigkeiten, wegen nicht zu grosser Unterschiede im Sporangienbau und wegen des Vorhandenseins bestimmter morphologischer Mittelformen. Dagegen wandte sich Goebel (1916.) am stärksten gegen eine Anknüpfung der Dicksonieen an die Schizaeaceen, indem er den Aufbau der Sporangien bei *Loxsonia* als abgeleitete deutete. Nachdem aber von Christ (1904.) *Loxsonopsis costaricensis* beschrieben wurde, das sich einerseits an *Loxsonia* andererseits an Dicksonieen und Pterideen eng anschliesst, und nach der Entdeckung von zweiter Art der Gattung *Loxsonopsis*, erscheint die Meinung Bowers (1923.) als höchst wahrscheinlich. Wenn wir noch die Beziehungen von *Matonia*, *Dipteris* und *Platyterium* berücksichtigen (Seward and Dale, 1901.), wobei sicher nochmals das polypo-

dioide Sporangium aus den Sporangien von *Matonia* entstanden ist, so glaube ich die Veränderlichkeit der Sporangien als sichergestellt annehmen zu können. Daraus folgt aber, dass die Systematik nicht allein auf diesem Merkmale basieren kann, vielmehr soll auch die Sporangienstruktur als funktionell veränderndes, einer Pro- oder Regression untergeworfenes Merkmal betrachtet werden. Die Stellung der Sori, wenn auch selbst grösserer Veränderung unterworfen, namentlich bei der hier näher besprochenen Cheilanthineen, bleibt doch in gewissen Verwandtschaftskreisen streng beibehalten, stimmt sogar mit anderen Merkmalen gut überein und kann meiner Meinung nach mit einer bestimmten Begrenzung als Einteilungsprinzip gelten.

Innerhalb der marginalen Filicineen unterscheidet Bower (1918.) drei Entwicklungslinien. Die zwei ersten Linien umfassen die biindusiaten Formen. Sie wurden näher behandelt, die dritte stellt die uniindusiaten dar und wurde nur angedeutet. Innerhalb der erwähnten biindusiaten Farnen trennt Bower *Dicksonioid*-series von *Pterid*-series. »The Dicksonioids probably sprang ultimately from some Schizaeoid source, through type of the nature of *Loxsomopsis* and *Thyrsopteris*. They culminated in the Davallioid sequence.« Diese Linie ist charakterisiert durch getrennte Sori, die von simultanem ausgehend über gradaten zu mixten führen. Die zweite Linie charakterisiert Bower in folgender Weise: »The Pterid series is distinguished from the Dicksonioids by the lateral fusion of their marginal Sori, which are linked together by vascular commissures.« Sie umfasst *Lindsaya*, *Paesia*, *Pteridium*, *Lonchitis*,\* *Histiopteris*, *Anopteris* und endet in acrostychoiden Typen.

Die dritte Linie ist die uniindusiate Reihe. Ich versuchte diese näher zu begründen. Sie ist um so interessanter, als es sich um die Anknüpfung morphologisch sehr ähnlicher Typen handelt und Differenzen eigentlich nur in dem Sporangium existieren. In allen anderen Merkmalen können wir die schrittweisen Übergänge bis an die abgeleiteten Sippen verfolgen und oft die ganz parallele Umgestaltung gewisser Merkmale, eine Progression in allen Teilen wahrnehmen. So glaube ich auch im Sporangiumaufbau an die Möglichkeit des Vorhandenseins gewisser Übergangsformen, die entweder in ausgestorbenem Zustande existieren oder vielleicht heute noch leben, rechnen zu können. Die Cheilanthineen stellen eine interessante Sippe vor, bei der ein Übergang von den marginalen zu den superficialen Formen zu-

\* Allerdings unterscheidet neuerdings Kümmerle (1915.) innerhalb der Gattung *Lonchitis* zwei Sporentypen und trennt die Arten in zwei Gattungen, was sicher ein natürliches Verhältniss zeigt. Inwieweit sich diese Trennung auch phylogenetisch verwerten könnte, wäre noch zu untersuchen.

stande gekommen ist. Danach nehmen sie die systematische Stellung neben den Pterideen und Vittarieen an.

Inwieweit aber die Beziehungen auch zu diesen bestehen, inwieweit die Sorusentwicklung bei *Pteris* und *Lindsaya* nicht mit gewissen cheilanthoiden Formen zu vergleichen ist, oder inwieweit z. B. Spikularzellen bei *Hemionitis* und *Adiantum* auf eine Verwandtschaft hindeuten, müssen wir übrig lassen. Die weiteren morphologischen auch serologischen\* Untersuchungen sollen darüber entscheiden.

Die homosporen Filicineen haben in langen Erdperioden von den ältesten bis auf die jüngsten Schichten eine interessante Geschichte erlebt. Manche Sippen haben ihre Formen seit dem Paläozoikum bis heute unverändert bewahrt, die anderen haben dagegen die grössten Umgestaltungen erlitten, und so sind ganz eigentümliche Gebilde entstanden. Wir können innerhalb Sippen jeder Ordnung Veränderungen in allen Merkmalen verfolgen, gewissen Fortschritt sogar funktionell deuten, und selbst die näheren Beziehungen der äusseren Form mit bestimmter Lebensweise in Zusammenhang zu bringen. Nichts destoweniger bleibt bei den Farnen noch mehr als bei den Blütenpflanzen die Interpretation dieser erheblichen Progressionen in Dunkelheit und erwartet den Entdecker.

### Rückblick.

Der Gegenstand unserer Betrachtungen waren die Fragen nach den Vorfahren der Cheilanthineen, ihrer systematischer Gliederung und ihrer Stellung im Systeme der Farne.

Im ersten Teile wurden die Beziehungen der Gattungen *Mohria* und *Cheilanthes* näher besprochen. Die beiden Gattungen zeigen nebst ganz auffallender Ähnlichkeit gewisse Abweichungen, die nicht ohne weiteres abzulehnen sind. In den kollenchymatischen Verdickungen des Gametophyten, in der Morphologie und Anatomie des Sporophyten, sowie auch in der Stellung der Sori und der Entstehungsweise der Sporangien stimmen die beiden Gattungen überein. In der Sorusstruktur äussert sich eine Progression von simultanen Sori bei *Mohria* über gradate und mixte bei *Cheilanthes*. Das reife Sporangium ist aber grundverschieden; bei *Mohria* ist es durch grosse Sporenproduktion, scheidelständigen Ring und Längsriss, bei *Cheilanthes* dagegen durch immer kleinere Sporenproduktion, geraden vertikalen Ring und Querriss charakterisiert. Die direkte Abstammung kann also nicht objektiv festgestellt werden, sie wurde aber doch supponiert.

\* Neuerdings wurden einige Versuche gemacht auch in der Pteridologie die serodiagnostische Methode anzuwenden. Obzwar eine Durchprüfung bestimmter systematischer Fragen in dieser Hinsicht sehr erwünscht wäre, haben meiner Meinung nach die bisherigen nicht planmässigen Untersuchungen unsere Kenntnisse in der Pteridologie nicht in höherem Maasse befördert. Vergl. Conradi (1926.)

Im zweiten Teile sind einige zu der Gattung *Cheilanthes* in engerer Beziehung stehende Sippen besprochen. Die *Cheilanthineae* sind neu kombiniert und nach Diels in *Cheilanthinae*, *Gymnogramminae* und *Adiantinae* eingeteilt, welche aus hypothetischen Ahnen, *Protocheilanthineae* abzuleiten sind. Die ältesten Typen mit synthetischen Formen repräsentieren die *Cheilanthinae*, die selbst wahrscheinlich in vier getrennten Linien eigentümliche Progression zeigen. Von dem marginalen, gradaten, an das aufgehobene Rezeptakel begrenzten Sorus findet ein Fortschritt in der Ausbreitung der Sporangien statt. In einer Richtung breiten sich die Sori längs unverdickter Nerven, werden superficial, in anderen übergeben sie an intramarginale Kommissur längs des Randes, schreiten sogar bei abgeleiteten Formen an das Blattgewebe über.

Ähnliche Progressionen finden in der Umgestaltung des Blatt-randes, in der Anatomie und Morphologie der Pflanze statt. Die Sippe der *Gymnogramminae* mit superficialen Sori hat wahrscheinlich den Anfang in der Nähe der Cheilanthineen, möglicherweise als Seitenzweig des *Aleuritopteris*-Verwandtschaftskreises genommen und die Progression in allen Merkmalen erlitten. Die *Adiantinae* mit äusserst spezialisierter Fruktifikation werden als ein dritter Seitenzweig der *Protocheilanthinae* aufgefasst.

Im dritten Teile wurde ein Vergleich der polypodioiden Farne mit mutmasslichen Vorfahren, insbesondere in bezug auf den Aufbau der Sporangien durchgeführt. Dabei werden die Veränderungen, welche das Sporangium unzweifelhaft erlitten hat, als ein Beweis für die Möglichkeit einer Umgestaltung der Sporangien auch innerhalb weiterer Grenzen angenommen. Von diesem Standpunkte sind die bestimmten, auf der Stellung der Sori basierten Entwicklungslinien als sehr wahrscheinlich zu betrachten, und so wird die Supposition von der Anknüpfung der Cheilanthineen an die marginalen *Simplices* (durch die hypothetischen Protocheilanthineen) stark bekräftigt. Die schrittweise Progression in fast allen Merkmalen und einerseits das Erhalten der marginalen, andererseits das Zustandekommen der superficialen Formen bestimmt die systematische Stellung der Cheilanthineen neben den Pterideen und Vittarieen.

Mit dieser Arbeit ist eine Darstellung der Phylogenie und Systematik der Cheilanthineen gegeben, wie sie mir an der Hand der bisher bekannten Tatsachen als wahrscheinlich erscheint. Ich glaube, dass nur in der genauen Durcharbeitung der einzelnen Sippen innerhalb der Filicineen die Möglichkeit weiterer Vertiefung unserer Kenntnisse über den Aufbau und die Geschichte der Farne liegt.

## LITERATUR.

- Bauke, H.: Beiträge zur Keimungsgeschichte der Schizaeaceen Pringsh. Jahrb. f. Wiss. Bot. X. 1876.
- Bauke, H.: Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platyserium*, *Lygodium* und *Gymnogramme*. Bot. Zeit. 1878. S. 753.—760., S. 769.—780.
- Berggren, S.: Über Apogamie des Prothalliums von *Nothochlaena*. Bot. Zentr. XXXV. 1888. p. 183—184.
- Blasdale, W. C.: On certain leaf hair structures. *Erythea* I. p. 252—258.
- Bower, F. O.: The Origin of a Land Flora. London 1908.
- Bower, F. O.: Studies in the Phylogeny of the Filicales, III. On *Metaxya* and certain other relatively primitive Fern. Ann. of Bot. Vol. XXVII. 1913. S. 443—447.
- Bower, F. O.: Farne im weitesten Sinne. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Jena 1913. S. 912—991.
- Bower, F. O.: Studies in the Phylogeny of the Filicales .VII. The Pterioideae. Ann. of Bot. XXXII. 1918. S. 1—68.
- Bower, F. O.: Hooker Lecture 1917. Linn. Soc. Journ. Bot. 1918. a.
- Bower, F. O.: Studies in the Phylogeny of the Filicales VII. On *Loxsonia* and *Loxsonopsis*. Ann. of Bot. 1923., 37, p. 349—354.
- Campbell, D. H.: The Structure and Development of Mosses and Ferns. III. Ed. 1918.
- Christ, H.: Die Farnkräuter der Erde. 1897.
- Christ, H.: *Loxsonopsis costaricensis* Christ. Bull. herb. Boiss. 1904. p. 393—400.
- Christ, H.: Einige Bemerkungen zu Index filicum *Hedwigia* XLVII. 1908.
- Christ, H.: Geographie der Farne 1910.
- Christensen, C.: III. Pteridophyta in »*Plantae sinenses a dre H. Smith annis 1921/22. lectae. Acta Horti Gothoburgensis Tom. I. 1924. S. 41—110. Taf. XVI—XX.*
- Conradi, A.: Das System der Farne unter Berücksichtigung der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Paläontologie und Serodiagnostik dargestellt. Bot. Archiv 1926. Bd. 14.
- Czaja, A. Th.: Studien zur Apogamie leptosporangiaten Farne I. Über die Apogamie der *Pellaea atropurpurea* (L.) Link und das Auftreten von Tracheiden im Prothallium. Ber. Deut. Bot. Ges. 40. S. 346—352.
- Diels, L.: Pteridophyta. Die Natur. Pflanzenfamilien I. 4. 1902.
- Dunzinger, G.: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Genera *Hemionitis*, *Gymnogramme* und *Jamesonia*. München 1901.
- Glück, H.: Die Sporophyllmetamorphose. Flora, Bd. 80. 1895.
- Goebel, K.: Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Desv. Bot. Zeit. 1877. S. 671, 681 und 697.
- Goebel, K.: Archegoniatenstudien XIV. *Loxsonia* und das System der Farne, Flora N. F. 5. 1913.
- Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 2. Auf. II. 2. 1916. S. 1154.

- Goebel, K.: Archegoniatenstudien XVI. Vittariaceen und Pleurogramma-  
ceen. Flora, N. F. 17. 1924. S. 91—132.
- Gwynne-Vaughan, D. T.: Observation on the Anatomy of soleno-  
stelic ferns. Part. II. Ann. of Bot. XVII. S. 689—743. 3. T.
- Hicken, C. M.: Un nuevo sistema de la Polipodiaceas. Apunt. d. Histor.  
Natur. Buenas-Aires. I. 5—8. 1909.
- Hieronymus, G.: Beiträge zur Kenntnis der Pteridophyten-Flora der  
Argentina und einiger angrenzender Teile von Uruguay, Paraguay und  
Bolivien. Engl. Bot. Jahrb. XXII. 1897. S. 359—420.
- Hieronymus, G.: Über die Gattung Coniogramme Fee und ihre Arten.  
Hedwigia LVII. S. 266—328. 1916.
- Hooker, J.: Synopsis Filicum 1868.
- Horvat, I.: Die Bedeutung des Gametophyten für die Phylogenie der  
Filicineen. Glasnik Hrv. Prirod. Društva, Zagreb XXXIII. 1921. S.  
137—157.
- Horvat, I.: Gametofit paprati Phyllitis hybrida i Ceterach officinarum.  
Rad. Jugosl. Akad. Zn. i Umj. Knj. 226. Razr. mat. pr. 68. 1922. S.  
208—219.
- Horvat, I.: Ein Beitrag zur Kenntnis der marginalen Filicineen. Öster-  
reich. Bot. Zeit., 1923. S. 335.—339.
- Horvat, I.: Razvoj i rodstvo paprati Cheilanthes. Development and  
affinities of the Fern Cheilanthes. Acta Instit. Bot. Zagrebensis. Vol. I.  
1925. S. 15.—21.
- Horvat, I.: Ontogenetska istraživanja paprati Nothochlaena, Hemionitis  
i Adiantum. Rad Jugosl. Akad. Zn. i Umj. Knj. 232. 1926. S. 125.—139.
- Kuhn, M.: Übersicht über die Arten der Gattung Adiantum. Jahr. d. Bot.  
Gart. u. Museums. Berlin. Bd. 1. 1881. S. 337.—351.
- Kümmeler, B. J.: Über die von Joseph Warscewicz gesammelten  
Pteridophyten des Wiener Hofmuseums. Mag. Bot. Lap. XIII. 1914.  
S. 35—52. Mit.
- Kümmeler, B. J.: Monographia generis Lonchitidis prodromus. Botan.  
Közlemlenyek 1915. S. 5—6.
- Lotsy, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. II. 1909.
- Luerssen, Chr.: Die Farnpflanzen in Rabenhorst: Kryptog. Fl. II.  
Auf. III. Bd. 1889.
- Marsh, B. A.: The anatomy of some xerophylous species of Cheilanthes  
and Pellaea. Ann. of Botany. Vol. XXVIII. 1914. S. 272—684.
- Maxon, W. R.: Saffordia, a new genus of ferns from Peru. Smiths Misc.  
Coll. LXI. 4. S. 1—5. 1913.
- Mettenius, G.: Filices Horti bot. Lips. 1856.
- Mettenius, G.: Über einige FarnGattungen. V. Cheilanthes. Abhand.  
Senck. Naturfor. Gesellschaft. III. 1859—1861. S. 47—99.
- Milde, J.: Über Pteris radiata Mett. Bot. Zeit. 1866. S. 180—181.
- Parmentier, M. P.: Recherches sur la structure de la feuille des  
Fougères et sur leur classification. Ann. Scienc. Natur. Serie 8. Tome  
IX. 1899. S. 289—361.

- Pelourde, F.: Recherches anatomiques sur la classification des fougères de France. Ann. Scienc. Natur. Serie 11. Tome IV. 1906.
- Perrin, G.: Recherches sur les prothalles des Polypodiacees. Theses Facult. Ser. A. No. 582. Clermond-Ferrand 1908.
- Pickett, F. L.: An ecological study of *Cheilanthes gracillima*. Bull. Torrey Bot. Club. 1923. 50. p. 328—338.
- Pickett, F. L. and Manuel, M. E.: Development of prothallium and apogamous embryo in *Pellaea glabella* Mettenius. Bull. Torrey Bot. Club. 1925. 52. S. 507—514. (32 text.).
- Prantl, K.: Vorläufige Mitteilung über die Verwandtschaftsverhältnisse der Farne. Sitz. phys. med. Gesell. Würzburg. 1874.
- Prantl, K.: Die Schizaeaceen. Unters. zur Morphologie der Gäßasskryptogamen Vol. II. 1881.
- Prantl, K.: Die Farngattungen *Cryptogramme* und *Pellaea*. Engler. Bot. Jahrbücher. III. 1882. S. 403—430.
- Prantl, K.: Das System der Farne Arb. Bot. Gart. Breslau I. 1892. p. 1—38.
- Sadebeck, R.: Gefäßskryptogamen. Schenk: Handbuch der Botanik 1879. I. p. 326 a.
- Sadebeck, R.: Pterydophyta in Engl. Prantl Natur. Pflanzen I. 4. 1899.
- Seward, A. C. and Dale, E.: On the Structure and Affinities of *Dipteris*. Phil. Trans. Ser. B. Vol. 194., 1901.
- Schlumberger: Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und ..... Flora, N. F. 2. 1911.
- Schnarf, K.: Beiträge zur Kenntniss des Sporangienwandbaues der Polypodiaceae und der Cyatheaceae und seiner systematischen Bedeutung. Sitz. Ak. d. Wiss. Wien. Mat. Natur. Kl. Bd. CXIII. Abt. I. 1904. S. 549—573. 1. Taf.
- Schumann, E.: Die Acrosticheen und ihre Stellung im System der Farne. Flora N. F. 8. 1915. S. 201—260.
- Schussnig, B.: Die Entwicklung des Prothalliums von *Anogramme leptophylla* (L.) Link. Öster. Bot. Zeit. Bd LXIII. 1913. S. 17.
- Steil, W. N.: Apogamy in *Pellaea atropurpurea*. Bot. Gazete. LII. 1911.
- Tansley, A. G.: Lectures on the Evolution of the Filicinean Vascular System. Cambridge 1909.
- Underwood, L. M.: American Ferns IV. The Genus *Gymnogramme* of the Synopsis *Filicum*. Bull. Torrey Bot. Club XXIX. 1902.
- Williams, M. M.: Anatomie of *Cheilanthes tenuifolia* Bot. Gazette. 78. 1924. S. 378—396. Taf. VIII.—X.
- Woronin, H.: Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Flora 1908. S. 101—162.