

EINIGE EIGENTÜMLICHKEITEN DER
BLATTFORM BEI DIPTERIS UND BEI ANDERN
NOCH LEBENDEN ODER FOSSILEN PFLANZEN.

Von

O. POSTHUMUS (Pasuruan, Java).

Mit Tafeln I—V und 16 Textfiguren.

(Arbeit des botanischen Instituts der Universität Groningen).

Von den vielen seltenen Farnen, welche in der Mannigfaltigkeit der malayischen Region schon früh die Aufmerksamkeit auf sich zogen, gehören wohl *Dipteris* und *Matonia* zu den interessantesten. Vom ersten Genus ist *D. conjugata* Reinwardt am weitesten verbreitet; man findet diese Art auf der Halbinsel Malakka und den ganzen Archipel hindurch bis Samoa¹⁾. Sie wächst hauptsächlich auf felsigem Boden, vom Flachlande bis ungefähr 2500 m.ü.d. M. Auf Java wurde *Dipteris conjugata* bis jetzt nur auf 1200—2200 m. ü. d. M. gefunden; auf Sumatra traf ich jedoch diese Pflanze in der Residenz Djambi auf ungefähr 200 m, und oberhalb Padang (Subangpass) auf ungefähr 250 m Meereshöhe an. Sie wächst sowohl im Schatten des Waldes als an mehr exponierten Stellen, z.B. an Wald-rändern und Gehängen, aber fast immer auf felsigem Boden.

Der Aufbau dieser Pflanze ist schon mehrfach beschrieben worden, z. B. von Seward und Dale²⁾. Es ist

¹⁾ In Bower, The Ferns, II, 1926, Karte B, S. 329, wird *Dipteris conjugata* nicht von Java erwähnt, wo jedoch diese Art zuerst gefunden wurde, auch nicht von Sumatra, wo sie gar nicht selten ist.

²⁾ Seward und Dale, *Dipteris*, 1901.

nun meine Absicht, nur einige Eigentümlichkeiten des Blattes zu erörtern, die bis jetzt nicht näher erwähnt worden sind und die zur Vergleichung mit andern Formen Anlass geben.

Diese Pflanze verdankt ihren Namen der Zweiteiligkeit des ausgewachsenen normalen Blattes. Sie wurde von Blume als *Polypodium Dipteris*¹⁾ beschrieben; dieser



Fig. 1. Gruppe von *Dipteris conjugata* Reinw., Gg. Ophir, Malacca [phot. Tansley in: Bower, the Ferns, II, 1926, p. 322, fig. 580].

Speziesname ist schon von Reinwardt²⁾ zum Gattungsnamen erhoben worden.

Bei normaler Stellung stehen die Blätter infolge der grossen Länge der Internodien ziemlich weit auseinander; der Blattstiel steht aufrecht, die Blattspreite ist etwas einseitig, ungefähr wagerecht schirmartig abstehend (Fig. 1). Diesem

¹⁾ Blume, Enumeratio, S. 135, 1828.

²⁾ Reinwardt, Sylloge Plantarum, II, S. 3, 1824.

Umstand verdankt sie auf West-Java den Namen pakis pajoeng¹⁾ d.h. Schirmfarn. An Hängen ist der Blattstiel bis wagerecht gestellt, und die Lamina ist dann überhängend, die Spitze des Blattes nach unten gerichtet. Wenn man den tiefen medianen Sinus ausser Betracht lässt, dann gleicht es vielen Blättern von Pflanzen, welche an ähnlichen Standorten wachsen (Kremnophyten)²⁾, wie z. B. vielen Araceen mit ungeteilten Blättern.

Die Lamina hat eine für die Gattung charakteristische

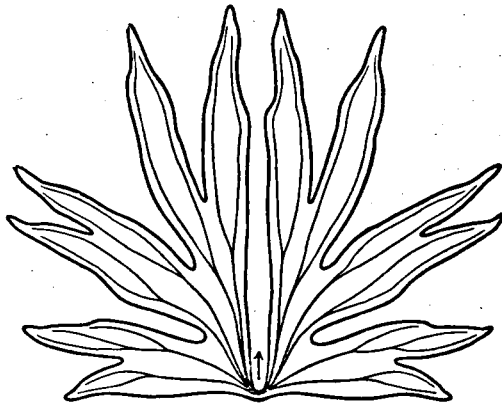


Fig. 2. Ein Blatt von *Dipteris conjugata* Reinw. in der natürlichen Stellung von der Oberseite gesehen (schematisch). Der Pfeil zeigt den Stand der Grube des nach unten gerichteten Blattstiels an. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.

Form (Fig. 2). Ihr Umriss ist an Herbariumexemplaren breit gerundet, meistens ungefähr 1—3 mal so breit wie lang. Die bis zum Blattstielansatz von einander getrennten Hälften haben bis 4 grössere, bis $\frac{4}{5}$ in die Tiefe gehende Einschnitte; die Segmente sind dann bis auf ungefähr

¹⁾ Lörzing, Trop. Natuur, 1921, S. 115, Fig. 8.

²⁾ Backer en van Slooten, Theeonkruiden, S. 14, 1924.

die Hälfte und die Loben oft wieder bis auf ein Viertel eingeschnitten. Die tiefsten Einschnitte sind jedoch nicht alle gleich gross, die basalen sind tiefer, die apikalen weniger tief, als ob vom untern Teile der Blatthälften die Loben nach aussen abgegeben wären. Mit diesem Aufbau steht die Nervatur im Einklang. Den medianen Sinus entlang verläuft beiderseits eine kräftige Hauptader, welche nach aussen deutliche Nebenadern abgibt, die sich verästeln, sodass in jedem Lappen deren zwei verlaufen. Zwischen diesen ist ein durch kleinere unregelmässig verschmelzende Adern gebildetes Maschennetz entwickelt.

Wenn von einer Dichotomie des Blattes gesprochen wird, hat dieses nur Bezug auf die Zweiteiligkeit durch die Anwesenheit eines tiefen medianen Sinus. Der Aufbau der beiden Hälften ist sichelförmig sympodial, immer wird nach derselben Seite das kleinste Stück abgegeben; der Rest teilt sich dann weiter nach oben wieder auf dieselbe Weise. Von den zwei Möglichkeiten, die man bei diesem Aufbau hat, wird die soeben erwähnte, wo die Äste nach aussen oder nach unten abgegeben werden, und der Hauptast der Verästelung oder Teilung nach innen oder nach oben gerichtet ist, als die anadrome Anordnung bezeichnet.

In Gegensatz dazu steht die sogenannte katadrome Verzweigungsart, wo auch von einer sympodialen Verästelung die Äste nur einseitig abgegeben werden, aber nach der Ober- bzw. nach der Innenseite. Der Hauptast ist dann immer nach unten oder nach aussen gerichtet. Diese Anordnung der Teile, welche vielfach auch als fussförmig bezeichnet wird, ist ersichtlich z. B. in Herbar-exemplaren und Figuren von *Adiantum pedatum* L.,¹⁾ *Matonia pectinata* R. Brown.²⁾

Schon die älteren Autoren erklären, dass für den

¹⁾ Diels in Engler-Prantl, I, Abt. IV, S. 285, Fig. 150-G, 1900.

²⁾ Diels, id., p. 345, fig. 182 A; Seward, Matonia, S. 176, Fig. 1, 1899.

Aufbau des Blattes von *Dipteris conjugata* die Dichotomie bezeichnend sei, nicht nur in der Zweiteiligkeit des Blattes, sondern auch in der Anordnung der Nervatur. Die Angaben einiger Autoren seien hier kurz angeführt.

Blume¹⁾ bildet von *Dipteris conjugata* (*Polypodium Dipteris*) eine Pflanze und ein halbes Blatt ab. Die letzte Figur zeigt die Details der Nervatur und der Sporangia, die erste Figur den Habitus der Pflanze. Man sieht auf einer kurzen Strecke an der nach der Spitze des Rhizoms gewendeten Seite eine Rinne verlaufen wie bei sehr vielen andern Farnen. Weiter nach oben dreht sich diese nach hinten, so dass man auf der Figur die glatte abaxiale Seite des Blattstiels sieht. Die Lamina zeigt jedoch ihre Oberseite, welche in der normalen Stellung adaxial gerichtet ist. Die Anordnung der Loben ist die oben als anadrom erwähnte, wo die Loben nach aussen abgegeben werden. Wenn man die Innenseite des medianen Sinus, welche von der kräftigen Hauptader begrenzt wird, nach unten verfolgt, sieht man diese nicht, wie zu erwarten war, nach unten in den Blattstiel übergehen, sondern sie verschwindet hinter dem sichtbaren Teil der Bifurkation, während von dieser eine Linie nach dem Unterrande des Blattes geht. Dies ist auf der linken Hälfte zu sehen, die rechte Hälfte der Figur ist undeutlich. Im Texte wird darüber nichts erwähnt; bemerkenswert ist jedoch, dass die Oberseite der Lamina korrespondiert mit der rinnenlosen abaxialen Seite des Blattstiels, welche bei andern Farnen immer mit der Unterseite gleichgerichtet ist. Die Anordnung der Adern wird von Blume im Text als dichotom bezeichnet.

Ein von Horsfield auf Java gesammeltes Exemplar ist von R. Brown²⁾ beschrieben und abgebildet worden. Man sieht auf der Figur ein ausgewachsenes Blatt von der

¹⁾ Blume, *Filices Javae*, Taf. 81, S. 174.

²⁾ R. Brown, Taf. 1, S. 1.

Unterseite. Vom Blattstiel ist nur eine kurze Strecke sichtbar, welche auf der Unterseite die Andeutung einer Rinne zeigt; übrigens sieht man an der Basis nichts Abweichendes; die Hauptnerven werden von einer den Sinus entlang verlaufenden starken Hauptader abgegeben. Bemerkenswert ist auch, dass die innere Struktur des Rhizoms in der Beschreibung erwähnt wird: „(in the first place) the existence of a complete circle of vasa scalariformia, separating the ligneous or fibrous vessels of the cortex into an outer and an inner portion, though not particular to *Dipteris*, seems to be of rare occurrence among Ferns. It exists, however, in the caudex of *Platyzoma*, though not in that of *Gleichenia* and I have observed it in some (probably it will be found in all) species of *Anemia*.” Das sind wohl, mit den von Link und von Mohl gegebenen, die ältesten Beschreibungen des innern Baues eines Farnrhizoms.

In Übereinstimmung mit diesen Autoren beschreibt Hooker¹⁾ die Nervatur der Blätter dieser Pflanze als dichotom: „the costae are from the summit of the stipe dichotomously branched through the frond.”

In einer Abbildung von Kunze²⁾, von der Diels³⁾ und Bower⁴⁾ eine Kopie geben, ist der Verlauf der Rinne undeutlich. Die Anordnung der Loben der beiden Hälften weicht, wie später noch näher erörtert wird, von den Bildern von Blume und Brown ab.

Von Beddome⁵⁾ wird diese Art auch abgebildet; die Figur zeigt hier eine Rinne auf dem Blattstiel und auch auf der Unterseite des Blattes ähnlich wie auf den

1) Hooker, Spec. Fil., V, S. 99, 1864.

2) Kunze, Analecta, S. 16, Taf. 10, 1837.

3) Diels in Engler-Prantl, I, Abt. IV, S. 202, Fig. 108 A, 1900.

4) Bower, The Ferns, II, S. 312, Fig. 368 A, 1926.

5) Beddome, Ferns Br. India, II, Taf. 321, 1869; Handbook Fig. 185, S. 336.

früher erwähnten Figuren. An der linken Seite sieht die Insertion wie tordiert aus, an der rechten Seite ist jedoch nichts Besonderes zu sehen.

Diels¹⁾ kennt bei dem Blatt von *Dipteris* auch nur einen rein dichotomischen Bau, eine anadrome Anordnung der Nervatur wird auch von ihm nicht erwähnt, seine Figur ist nur eine Kopie nach Kunze. Er bildet auch eine junge Pflanze mit zwei Blättern ab. Dieses Pflänzchen unterscheidet sich von den ausgewachsenen dadurch, dass durch die relativ grössere Breite und den abgestutzten oberen Rand das Blatt wohl in zwei abstehende Hälften geteilt wird, welche aber nicht wie bei dem Blatte der ausgewachsenen Pflanze bis zur Insertion von einander getrennt sind, sondern deren Einbuchtung reicht nur halbwegs. Obwohl die Anordnung der Nervatur bei diesen jungen Blättern in der Figur von Diels nicht deutlich zu sehen ist und keine grössere Regelmässigkeit zu zeigen scheint, ist doch gar keine Tendenz zu einer anadromen Anordnung vorhanden.

Seward und Dale erwähnen in ihrer Abhandlung beiläufig einige Eigentümlichkeiten des Blattes, ohne diese näher zu analysieren oder mit solchen von verwandten Formen zu vergleichen²⁾: „The long and slender petiole forks at the summit into two equal portions which bend apart and form a fork which may be compared with the gap between the two fingers of the hand stretched apart, seen from the upper face: the base of the fork is stretched by an almost straight line or edge, as in the human hand, while from the under surface the base of the fork is prolonged into a gradually narrowing groove, precisely similar to that between the fingers of a hand in back-view.”

Ich habe diese Stelle etwas ausführlicher zitiert, um zu

¹⁾ Diels in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., I, Abt. IV, S. 203, 1900.

²⁾ Seward und Dale, *Dipteris*, S. 495, 1901.

zeigen, dass auch Seward schon einen abweichenden Aufbau der Lamina beiläufig beschreibt, dass nämlich mit der Unterseite des Blattes eine Grube korrespondiert. Von dieser Grube setzen die Ränder sich in der Innenseite des Sinus fort. Näher wird es jedoch nicht besprochen, und während die Figur 20 (und Fig. 21 von *D. Lobbiana*) wohl einige Anomalie zeigt, macht Fig. 27 wieder den Eindruck, dass die Basis des Blattes in der Anordnung der Teile ganz normal ist.

In seinem Handbuch: „Fossil Plants“ erwähnt Seward¹⁾ keine weiteren Eigentümlichkeiten der Struktur der Blattes; nur sagt er, dass die Hauptadern vielfach dichotom verästelt sind, die sympodiale Anordnung des basalen Teiles der beiden Hauptadern wird nicht erwähnt.

Bower sagt in seiner „Landflora“: „The leaves are branched (in the genus) in a dichotomous manner; these branches may remain narrow with a marked midrib and 2 lateral flanges of no greater area, or they may be broader and more and less webbed together into a lamina, which however, is still divided by a median sinus into two sympodial halves.“

Nach diesem Autor kann man die Blattstruktur vergleichen mit der von *Matonia*, deren Blatt einen ähnlichen Umriss hat, und dessen Aufbau nach Bower auch auf Dichotomie zurückzuführen ist. Er führt diese Vergleichung nicht weiter aus, auch erwähnt er noch nicht den anadromischen Bau von *Dipteris* im Gegensatz zu dem katadromischen Bau von *Matonia pectinata*, welchen Gegensatz er später besonders betont. Seine Figur von *D. conjugata*²⁾ ist sehr interessant. Hier sieht man die Unterfläche des Blattes mit den Sori und deutlich die Nervatur. Unter der Ansatzstelle sieht man im Blattstiel

¹⁾ Seward, Fossil Plants, II, S. 298. 1910.

²⁾ Bower, Landflora, Fig. 465, 1906; the Ferns, II, S. 314, Fig. 573, 1926.

eine Rinne, wie man sie gewöhnlich bei den Farnen nur auf der Oberseite des Blattstiels findet oder welche ganz fehlen kann. Man kann in dieser Figur eine ähnliche Anomalie angedeutet finden, wie sie von Seward und Dale beiläufig erwähnt wird und schon auf der Tafel von Blume, Brown und Beddome hervortritt.

Im Jahre 1926 ist zuerst von Bower¹⁾ die Anordnung der Nervatur von *Dipteris conjugata*, welche vorher, wie oben erwähnt, immer als dichotom betrachtet wurde, als anadrom bezeichnet. Bei der Besprechung des Blattes von *Matonia*, erwähnt er das Blatt von *Dipteris* als „constituted on an anadromic scheme“ im Gegensatz zu dem Blatte von *Matonia pectinata*. Später sagt er noch vom Blatte von *Dipteris conjugata*: „In the adult leaf of *D. conjugata* the dichotomy shows a distinctly sympodial tendency. The inner anadromic branches are favoured, as compared with the outer ones. This is apparent from the plate, fig. B. The same method without the webbing underlies the constructions of the leaf of the probably related *Dictyophyllum exile* (fig. C.). The same again with the added point of a spiral curvature of the shank is seen in *Camptopteris spiralis* (fig. D.). All these are examples of sympodial dichotomies but showing in an increasing degree the consequences of an anadromic helicoid development.“

Interessant ist es hier zu sehen, dass er die Anwesenheit desselben Baues wie bei *Dipteris* auch bei *Dictyophyllum* und *Camptopteris*, bei der letzteren mit Spiraldrehung, betont; diese Verhältnisse werde ich später ausführlicher besprechen. Auch in den beiden Bänden seines Handbuches²⁾ über die Farne wird das Blatt von *Dipteris* als anadrom helicoid erwähnt im Gegensatz zu dem katadromen helicoid gebauten Blatte von *Matonia pectinata*. Lörzing³⁾

¹⁾ Bower, Leaf-Architecture, S. 698, 1916.

²⁾ Bower, the Ferns, I, S. 88, 1923; id., II, S. 311, 1926.

³⁾ Lörzing, Trop. Natuur, S. 115, Fig. 8, 1921.

gibt eine Abbildung von *Dipteris conjugata*, welche eine Rinne des Blattstiels zeigt. Diese Rinne liegt hier an derselben Seite wie die Unterfläche der Lamina. Die Figur, welche also dieselbe Abweichung zeigt wie die oben erwähnte von Bower, zeigt unter anderm jedoch keine Details bezüglich einer Drehung der Ansatzstellen der beiden Blatthälften.

Aus dieser Übersicht ist zu ersehen, dass in den älteren

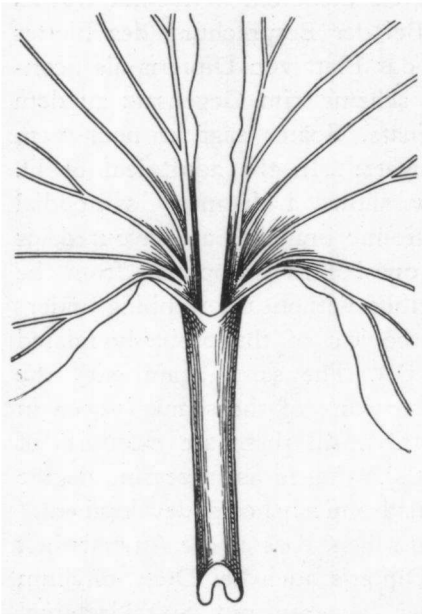


Fig. 3. Basalpartie des Blattes von *Dipteris conjugata* Reinw. Die Lamina von der Oberseite gesehen, die Rinne verläuft an der hinteren Seite des Blattstiels. $\frac{4}{5}$ nat. Gr.

Beschreibungen und Abbildungen der Blätter von *Dipteris* ihr Aufbau als dichotom erwähnt wird; in späteren Jahren werden die zweiteiligen Blätter als anadrom-helicoid betrachtet, welche Anadromie im Gegensatz stünde zu dem Aufbau bei *Matonia pectinata* und andern „fussförmigen“ Blättern; in der jungen Pflanze sind die Blätter mit einem unvollkommenen medianen Sinus mehr in die Breite gebaut; als Anomalie tritt nach der Beschreibung von Seward ein abweichender Verlauf der Rinne hervor, aber seine Figu-

ren geben darüber keine genügende Auskunft; auch auf älteren Figuren sieht man, dass die Rinne des Blattstiels nicht auf der Oberseite des Blattstiels zu verlaufen scheint.

Das Studium von Herbariumsexemplaren gibt Auskunft über die Verhältnisse. Legt man ein solches mit der Oberseite der Lamina nach oben, dann sieht man (Fig. 3) an jeder Seite des medianen Sinus eine kräftige Ader verlaufen von welcher die Nebenadern nach aussen abgegeben werden, diese beiden sind dann nach unten als Ränder der auf dem Blattstiel befindlichen Grube zu verfolgen.

Der Unterrand der Blatthälfte biegt, nach der Mediane verfolgt, nach der obenliegenden Seite um und verläuft über die Hauptadern hin bis auf die andere Seite. Man sieht die Unterseite des Blattstiels nach oben in einen Kragen sich fortsetzen. Dieser mittlere Teil des Blattes ist bisweilen als eine Fortsetzung des Blattstiels gebaut, vielfach ist aber auch ein schmaler Streifen Lamina mit Nervatur ersichtlich, welche sich nach beiden Seiten in die Lamina der Blatthälften fortsetzt, wodurch die beiden Hälften der Lamina verbunden werden.

Man kann diese Verhältnisse durch die Annahme deuten, dass in dem trocknen Blatte, so wie es in einem Herbariumsexemplar vorliegt, die beiden Blatthälften je um

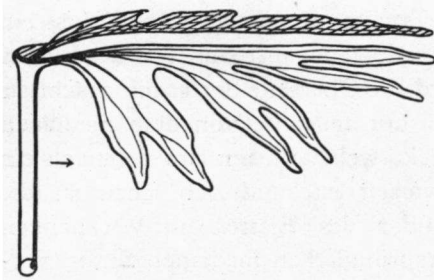


Fig. 4. Schematische Darstellung eines Blattes von *Dipteris conjugata* Reinw., in der natürlichen Stellung.

180° tordiert worden sind, sodass ihre Oberseite mit der Unterseite des Blattstiels korrespondiert. Tatsächlich lässt sich eine solche Torsion an getrockneten Exemplaren nach Erweichung wieder ausgleichen, wodurch man die theoretisch richtige

Stellung der Blattteile erhält (Fig. 17, Tafel I).

Die den medianen Sinus entlang laufenden Hauptadern

kommen dann an die Unterseite zu liegen, die Unterränder der beiden Blathälften werden dann die Ränder des medianen Sinus, der, wenn er nicht zum Blattstiel hinunterreicht, noch in der Mitte einen kleinen Laminastreifen bestehen lässt, der schon oben erwähnt wurde.

Man sieht an einem solchen zurücktordierten Blatte den medianen Sinus ungefähr zur Insertion der Spreite hinabreichen, rechts und links davon reicht der erstfolgende Sinus weniger tief. Je mehr man nun nach aussen geht, desto weiter sind die unteren Grenzen der Einschnitte von der Insertion entfernt; in der natürlichen (tordierten) Stellung geht diese Reihenfolge von aussen nach oben, in der zurückgedrehten von innen nach aussen. Bei der Beurteilung von Abbildungen kann man sich hiernach orientieren. Die Figur Kunzes¹⁾ ist danach offenbar von einem zurücktordierten Blatte genommen.

Wie aus den Figuren ersichtlich ist, ist die Richtung der Drehung immer dieselbe; die morphologischen Unterränder liegen nebeneinander und bilden die Fortsetzung der Seiten der Rinne; wenn der mediane Sinus nicht vorhanden wäre, würde die Lamina mit ihrer Unterseite nach aussen gewendet einen Trichter bilden. Tatsächlich ist ein Trichter vorhanden, da jedoch der mediane Teil des Blattes nicht entwickelt ist, wird die Oberseite der Lamina sichtbar und bleibt ganz unten nur teilweise von dem medianen Teile der Lamina verdeckt, welcher nur relativ selten als ein schmaler Streifen entwickelt ist, und der scheinbar die gegenwärtigen Unterränder des Blattes, in Wirklichkeit aber die Ränder des ursprünglichen medianen Sinus, verbindet.

Wenn man das zurückgedrehte Blatt mit einem normalen vergleicht, (siehe Fig. 5) sieht man, dass der Aufbau und die Nervatur jetzt von Grund aus verschieden sind.

¹⁾ Kunze, Diels, Bower l.c.

Die Nebenäste der Aderung werden jetzt nach oben statt nach aussen abgegeben; die Anordnung ist wesentlich katadrom wie in *Matonia pectinata*. Der von Bower betonte Gegensatz ist deshalb nur scheinbar vorhanden und durch die Torsion der beiden Blatthälften bedingt.

Wenn bei unserer Betrachtung von einer Torsion gesprochen wird, so muss dazu bemerkt werden, dass in der Entwicklung des Blattes keine tatsächliche Torsion statt-

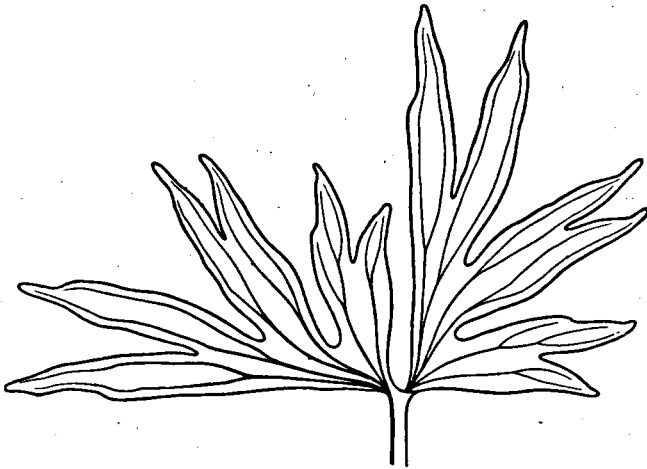


Fig. 5. Ein Blatt von *Dipteris conjugata* Reinw. schematisch dargestellt, dessen linke Hälfte die theoretisch richtige, zurückgedrehte Stellung und dessen rechte Hälfte den in den Herbarexemplaren üblichen Stand hat.

findet. An Blättern verschiedener Altersstadien lässt sich feststellen, dass zuerst nach Auswachsen des Blattstiels der Basalteil der Blattlamina ausdifferenziert wird. Die räumlichen Verhältnisse sind dann schon dieselben wie bei erwachsenen Blättern, die den Sinus entlang verlaufende Hauptader ist auch hier als gerade Fortsetzung der beiden Ränder der Grube anzusehen. Später wächst die Lamina

aus, wovon die noch unentwickelten Teile dicht mit braunen Haaren besetzt sind. Wenn man also von Torsion spricht, geschieht es nur, um die Art der Abweichung der normalen Blätter vom theoretisch richtigen Zustand zu unterscheiden.

Wenn man ein normales und ein zurücktordiertes, theoretisch richtig gestelltes Blatt vergleicht, so liegt der auffälligste Unterschied hauptsächlich in den Grössenverhältnissen, wie die Betrachtung der Umrisse der beiden Blattformen lehrt.

Durch die Zurückdrehung der Hälften wird der Innenrand des Sinus der Unterrand der Blatthälfte und umgekehrt. Wenn der Winkel zwischen diesen beiden sich 90° nähert, wie es meistens der Fall ist, wird dieser Zustand ungefähr erreicht.

Die Änderung der Grössenverhältnisse der Blattform lässt sich dann in Zahlen ausdrücken. Nennt man z. B. den Innenrand einer Blatthälfte eines normalen, nicht zurückgedrehten Blattes von *Dipteris conjugata* a, eine senkrecht darauf stehende Linie, welche ungefähr mit dem Unterrande der Hälfte zusammenfällt, b, dann ist im normalen Blatte das Verhältnis der Breite zur Länge $\frac{2b}{a}$, in dem zurückgedrehten, theoretisch richtigen Blatte $\frac{2a}{b}$.

Eine Betrachtung von 38 (Herbarium)-Blättern aus dem Herbarium zu Leiden, an welchen ich Messungen anstellte, ergab die folgenden Resultate. Anzahl Blätter:

	1	3	3	4	6	6	7	4	2	1	1
a/b	1.2	1.25	1.3	1.35	1.4	1.45	1.5	1.55	1.6	1.65	2
2a/b	2.4	2.5	2.6	2.7	2.8	2.9	3.—	3.1	3.2	3.3	4
2b/a	1.66	1.6	1.54	1.48	1.48	1.36	1.33	1.29	1.25	1.2	1

Bei der Mehrzahl, bei 30 von den 38 Blättern, variiert das Verhältnis der physiologischen Breite zur Länge von

1.54 bis 1.3. In der theoretisch richtigen Stellung wären diese Ziffern 2.6 bis 3.1, die Blätter würden dann ungefähr $2\frac{1}{2}$ bis 3 mal so breit wie lang sein, eine im Pflanzenreiche wohl sehr ungewöhnliche Form (Fig. 17 Taf. I). Betrachtet man die Extreme dieser Reihe, dann hat man einerseits ein Blatt, ungefähr eben so breit wie lang; in dem theoretisch richtigen Stand aber ist es sehr breit, nämlich 4 mal so breit wie lang. Das andere Extrem ist ein breites Blatt, dessen Lamina ungefähr 1.66 mal so breit wie lang ist; aber in der theoretisch richtigen Stellung ist es noch ungefähr 2.4 mal so breit wie lang, also besteht auch hier noch ein grosser Unterschied in der Blattform.

Die Annahme wird wahrscheinlich, dass von einem in die Breite gewachsenen Blatt durch die Torsion der Umriss wieder mehr 'normale Grössenverhältnisse bekäme. Dann wäre die Tendenz zum Breitenwachstum schon in den Blättern des Jugendpflänzchens zu finden, und durch die Verkümmernng des mittelsten Teiles und die Bildung eines Sinus würde diese Breite abnorm gross werden. Nach dieser Betrachtung wäre die Torsion eine Anpassung an die gewissermassen zu grosse Breite des Blattes. Diese Annahme und die Einwände dagegen werden weiter unten besprochen.

Ähnliche Verhältnisse konnte ich an Herbarexemplaren von *Dipteris Wallichii* (Hooker and Greville) Moore,¹⁾ *D. Nieuwenhuisii* Christ und *D. chinensis* Christ beob-

¹⁾ Beddome gibt eine Abbildung von *Dipteris Wallichii*. Eine Rinne ist hier nicht deutlich abgebildet, der basale Teil der rechten Hälfte zeigt keine Torsion, an den nach oben geringer werdenden Einschnitten ist jedoch zu sehen, dass man eine solche doch hätte erwarten können. Die linke Hälfte ist umgeschlagen, um die Unterfläche zu zeigen, die Lamina ist aber zu kurz abgeschnitten gezeichnet, um sehen zu lassen, wie der Zeichner sich diese Hälfte gedacht hat.

Beddome, Ferns Br. India, Taf. 80, 1865; Handbook, Fig. 184, S. 335.

achten; auch hier ist an der Insertion der Blatthälften eine Torsion sichtbar, ähnlich wie bei *D. conjugata*. Auch die Grössenverhältnisse sind, wenigstens für diese Exemplare, ungefähr dieselben.

Einen ganz andern Typus zeigt *Dipteris Lobbiana* (Hooker) Moore¹⁾ (Fig. 6). Auch hier sind die Internodien lang, darum die Blätter entfernt stehend. Die Lamina ist jedoch tiefer eingeschnitten als bei *D. conjugata*,

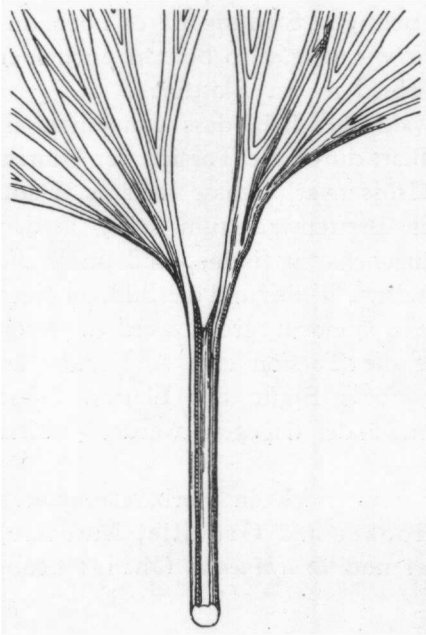


Fig. 6. Die Basalpartie eines Blattes von *Dipteris Lobbiana* (Hooker) Moore. Die Figur zeigt die Oberseite des Blattstiels und die Unterseite der Lamina.
Nat. Gr.

die Segmente mit schmäler Spreite haben nur eine Hauptader; sie sind ungefähr gleichlang. Aus der Form der Herbarexemplare wird es wahrscheinlich, dass die Segmente von dem Ende des Blattstiels schräg aufwärts allseitig abstanden.

Die Anordnung der Segmente ist bemerkenswert. Da die Lamina nur in schmalen Streifen zu beiden Seiten der Hauptader vorhanden ist, stimmt der Umriss des Blattes überein mit dem Typus der Nervatur. Wenn das Blatt in den Herbariumexemplaren ausgebreitet ist, dann

¹⁾ Beddome, Ferns Br. India, Taf. 233, 1867; Handbook Fig. 186, S. 337.

sieht man, dass, wie bei *D. conjugata*, in jeder Hälfte der tief zweiteiligen Lamina die Hauptadern und die Segmente nach aussen abgegeben werden, so dass das Blatt anadrom zu sein scheint. Man findet hier jedoch, wie bei *D. conjugata*, eine ähnliche Stellung und zwar in der Weise, dass, wenn das Blatt in die theoretisch richtige Stellung zurückgedreht wird, die Anordnung der Teile eine katadrome wird, wie bei *Dipteris conjugata* und *Matonia pectinata*.

Bei dieser helicoid-sympodialen Verästelung setzt sich der Blattstiel in der Lamina als zwei kräftige Hauptadern fort, welche dann entweder nach oben oder nach aussen die Adern zweiter Ordnung abgeben. Bei den tief eingeschnittenen Blättern werden in gleicher Weise die Segmente nach oben bezw. nach aussen abgegeben. Da die äussersten Teile der Nebenadern oder der Segmente ungefähr gleich gross sind, beschränkt sich bei der Betrachtung die Ungleichseitigkeit in der Verästelung der Adern oder der Segmente auf den basalen Teil des Blattes. Je grösser diese Hauptader erster Ordnung im Verhältnis ist, desto deutlicher tritt beim Anblick die Art der Verzweigungsweise hervor. Bei *D. Lobbiana* ist dieser basale Teil des Blattes ziemlich klein, man kann nur bei genauer Untersuchung diese Verhältnisse feststellen, das Ganze macht zuerst den Eindruck einer rein dichotomen Verzweigung. Bei *Dipteris conjugata* ist dieser Basalteil ziemlich gut entwickelt, z. B. auch bei den von Bower abgebildeten Exemplaren, bisweilen ist er aber weniger deutlich, und die Verhältnisse sind dann schwieriger zu sehen.

Bei *Dipteris Lobbiana* stehen, wie oben gesagt, die ungefähr gleichlangen Segmente von einem relativ kleinen Basalteil schräg aufwärts allseitig ab. In flach gedrückten Herbar-exemplaren gibt es eine deutliche Torsion; wenn man sich bei solchen Blättern die Hälften zurückgedreht denkt, so behält die Lamina doch ungefähr die nämliche Form bei. Eine deutliche Beziehung zwischen der Blattform und der

Torsion gibt es nicht. Wenn man nur *D. conjugata* betrachtet hätte, wäre diese Erscheinung vielleicht als Anpassung an die Blattform zu erklären; bei *D. Lobbiana* jedoch kann man diese Annahme nicht verallgemeinern. Umgekehrt kann man dann die ähnlichen Verhältnisse bei den verschiedenen Spezies dieses Genus als Genuscharaktere auffassen und die Grössenverhältnisse der Blätter bei *D. conjugata* als Anpassung an eine schon anwesende Torsion betrachten, welche Anpassung bei *D. Lobbiana* nicht auftritt, weil die Stellung der Segmente und ihre relative Grösse so ganz verschieden sind. *Dipteris quinquefurcata* (Baker) Christ, welche nur wenig von *D. Lobbiana* abweicht, zeigt in dem Aufbau ihrer Lamina die nämlichen Eigentümlichkeiten.

Wie oben erwähnt, wurde von den fossilen Farnen die Verwandtschaft von *Dictyophyllum* und *Camptopteris* zuerst von Zeiller¹⁾ vermutet. Diese Ansicht ist später von Seward und Dale näher begründet worden; in ihrer Abhandlung wird *Dipteris* nicht länger zu den Polypodiaceen gerechnet, sondern zusammen mit *Camptopteris*, *Dictyophyllum* und *Clathropteris* zu einer besonderen Familie vereinigt²⁾.

Es ist in dieser Hinsicht interessant, zu sehen, dass schon viele Jahre früher auf diesen Zusammenhang aufmerksam gemacht wurde. Während nun bei den rezenten *Dipteris*-arten eine Torsion nie besonders erwähnt ist und man im Texte und in den Figuren nur einige spärliche Andeutungen davon findet, hat schon 1878 Nathorst³⁾ eine ähnliche Drehung in der Basalpartie der Blatthälften von *Dictyophyllum* und *Camptopteris* ausführlich beschrieben

¹⁾ Zeiller, Revue trav. pal. S. 51, 1897.

²⁾ Seward, Flora Bernissart, S. 119, 1900; Seward and Dale, *Dipteris* S. 502, 1901.

³⁾ Nathorst, Flora vid Bjuf, S. 33, Taf. 3; Taf. 4, Fig. 1—8; Taf. 8, Fig. 1, 1878.

und abgebildet. Diese Struktureigentümlichkeit der fossilen Formen wurde in den Handbüchern weggelassen, von Seward und Dale wurde sie nur beiläufig¹⁾ erwähnt. Nachher hat Nathorst²⁾ 1906 diese Verhältnisse wieder ausführlich besprochen, von Seward werden sie im zweiten Bande seines Handbuches³⁾ dann auch erwähnt. Aber 1916, 1923 und 1926 werden von Bower⁴⁾ die Blätter von *Dictyophyllum* und *Camptopteris*, zusammen mit jenen von *Dipteris* als Beispiele von anadromen Blättern wieder erwähnt und abgebildet, obwohl schon 1906, von Nathorst gezeigt worden war, dass der Aufbau der ersteren katadrom ist, ganz ähnlich wie bei *Matonia*, und wie oben beschrieben, auch bei *Dipteris*.

Von *Dictyophyllum* gibt Nathorst⁵⁾ eine mehrfach kopierte Rekonstruktion. Er beschreibt dort die Verhältnisse folgendermassen: „Der Blattstiel gabelt sich oben in zwei Äste, die eine Länge von wenigstens 20 cm oder noch mehr erreichen können und die so gegeneinander gebogen sind, dass sie einen ovalen Raum umschliessen und sich zuletzt treffen oder sogar kreuzen; mitunter sind sie jedoch mehr parallel. Diese Gabeläste sind die unmittelbare Fortsetzung des Blattstieles und scheinen vollständig in demselben Plan wie dieser zu stehen. Sie sind um ihre Achse spiralig gedreht, sodass die Fiedern, welche ursprünglich an der inneren Seite der Äste standen, scheinbar von den äusseren abgegeben werden. Stellt man sich vor, dass die beiden Gabeläste von *Matonia pectinata* in entsprechender Weise gedreht worden seien, dann würde die Pflanze einen ähnlichen Bau wie *Dictyophyllum exile*

¹⁾ Seward and Dale, *Dipteris*, S. 503, 1901.

²⁾ Nathorst, *Dictyophyllum*, 1906.

³⁾ Seward, *Fossil Plants*, II, S. 381, Fig. 281, 287, 1910.

⁴⁾ Bower, *Leaf-Architecture*, plate; Bower, *the Ferns*, I, Fig. 82, id., II, S. 312.

⁵⁾ Nathorst, *Jordens Historia*, S. 834, 1893; *Dictyophyllum*, S. 13, Fig. 3, 1906.

zeigen: die Gabeläste würden auch hier einen ovalen leeren Raum umschliessen. Denkt man sich nun umgekehrt, dass die Drehung der Gabeläste bei *Dictyophyllum exile* wieder aufgehoben worden sei, dann würde der Bau des Blattes vollständig an *Matonia pectinata* erinnern."

Weiter sagt er noch, dass ähnliche Verhältnisse wie bei *Dictyophyllum exile* auch bei den übrigen Arten die Regel sind, und dass auch hier die Fiedern nur von der äusseren Seite der Achse abgegeben werden. Eine fächerförmige Verzweigung ist nur scheinbar vorhanden, wenn die Gabelzweige stark verkürzt sind: also ähnlich, wie oben bei *Dipteris* bemerkt worden ist.

Wie aus diesen zitierten Zeilen ersichtlich ist, hat Nathorst schon vor ungefähr 50 Jahren eine Drehung beschrieben an Pflanzen, welche später auf andere Gründe hin mit *Dipteris* vereinigt worden sind. Die Anordnung der Fiedern ist scheinbar eine anadrome; von einem Paar Basalarven durch Gabelung des Blattstiels entstanden, gehen die Fiedern nach aussen ab. Von Bower¹⁾ werden, wie gesagt, diese Pflanzen, wie *Dipteris* und ohne die Drehung zu erwähnen, als Beispiel einer anadromen Verzweigungsart erwähnt und abgebildet.

Nathorst²⁾ hebt nachdrücklich hervor, dass, wenn man die Fiedern in die theoretisch richtige Stellung zurückdreht, diese genau dieselbe Anordnung haben wie bei *Matonia pectinata*.

Eine ähnliche „Torsion“ wie bei *Dictyophyllum exile* (Brauns) Nathorst ist auch bei den andern Arten zu finden, z. B. bei *D. spectabile* Nathorst und bei *D. Nilssoni* Nathorst.

Noch schärfer ausgeprägt findet sich diese Erscheinung bei der verwandten Gattung *Camptopteris*³⁾; besonders

¹⁾ z. B. noch 1926: the Ferns, II, S. 311.

²⁾ Nathorst, *Dictyophyllum*, S. 9, 1906.

³⁾ Nathorst, *Jordens Historia*, S. 837, 1893; Nathorst, *Dictyophyllum*, S. 16, 1906.

gut ist sie zu beobachten an Material von *Camptopteris spiralis* von Bjuf, welches im Naturhistorischen Reichsmuseum in Stockholm aufbewahrt wird. (Fig. 18, Tafel II). Bei *Dictyophyllum exile* ist bei den äussersten Fiedern die Torsion schon etwas mehr als 180° , bei *Camptopteris spiralis*, wo der Blattstiel sich in zwei kräftige Arme teilt, sind die zahlreichen schmalen Fiedern in einigen Umgängen spiralg an diesen angeordnet; offenbar standen die beiden Arme aufrecht und waren die Fiedern ausgebreitet.

Es könnte nun noch ein Zweifel darüber bestehen, ob die Richtung dieser Torsionen dieselbe sei wie bei *Dipteris*. Nach den Figuren und den Beschreibungen von Nathorst ist dies nicht ganz deutlich. Eine Untersuchung des Originalmaterials von *Camptopteris* ergab jedoch die folgenden Resultate.

Das in Fig. 18 abgebildete Stück (das Original zu Nathorst, *Camptopteris*, 1906, Taf. 6, Fig. 27), zeigt den Blattstiel und seine beiden Arme als hohle Rinnen im Gestein; das Licht kommt von der linken Seite des Stieles, also bei der liegenden Stellung des Bildes auf Tafel II von unten her und gibt also an der linken Seite einen Schatten. Bei der Verzweigung der beiden Hauptäste sieht man die Fiedern nach hinten ins Gestein gehen; etwas höher sind diese Fiedern nach aussen gerichtet, dann nach oben, dann nach der Innenseite u.s.w. Im allgemeinen war an den schmalen Fiedern wenig Detail der Blattoberfläche zu sehen; an einigen Stellen der zuletzt erwähnten, nach innen gerichteten Fiedern jedoch war deutlich ihre Oberseite sichtbar. Die nach aussen gewendeten Fiedern haben also ihre Unterseite gezeigt, und neben der Bifurkation hatten die Fiedern, welche ins Gestein gingen, ihre Oberseite der Spitze des Blattes zugewendet; ihre normale Stellung ist dann, wenn sie nach oben gerichtet sind, mit der Oberfläche nach vorn; von dem Blattstiel sieht man die Oberseite (oder den Abdruck der Unterseite).

Lässt man den oberen Teil vorläufig ausser Betracht, dann kann man die Verhältnisse auch so beschreiben, als wären die Fiedern an dem Gipfel des zweiteiligen Blattstiels schirmartig von den zwei Basalarmen ausgebreitet, mit der Oberseite der Blattspreite nach oben gerichtet. Wenn man die Teilstücke der Spreite als ein Ganzes betrachtet, (an der von dem Zuschauer abgewendeten Seite laufen die Pinnae in der medianen Ebene durch), dann hat diese Lamina eine Trichterform mit der Oberseite nach innen; dieser Trichter ist an der nach der Vorderseite des Blattstiels gewendeten Seite offen und wird dort begrenzt durch die beiden Basalarme, welche nach dieser Seite keine Fiedern abgeben.

Vergleicht man diesen Zustand mit der Struktur des Basalteiles von *Dipteris conjugata*, dann sieht man im wesentlichen denselben Bau.

Wenn man den Blattstiel von der Oberseite, welche dort die Rinne trägt, betrachtet, dann sieht man, dass die Lamina rechts und links gewissermassen hinter den kräftigen Hauptadern herum nach vorn geht; rechts und links von diesen zeigt sie die Unterseite, die kleine mittlere Partie ist jedoch mit ihrer Oberseite nach dem Zuschauer hin oder nach oben gewendet. Die Torsionen sind also gleichgerichtet.

Beide Drehungsarten lassen sich, wie schon gesagt, so beschreiben, als wäre die Lamina (wenn man die Fiedern zusammen als ein Ganzes betrachtet) zu einem Trichter gefaltet mit der Oberseite nach innen. Die Lamina ist dazu median tief gespalten, sodass die beiden Hälften gewissermassen selbständig werden; bei *Dipteris* ist dann wieder jede Hälfte in einer Fläche ausgebreitet, bei *Camptopteris* geht die Drehung durch: der spiralig gedrehte Hauptarm zeigt mehr als zwei Umgänge.

Nathorst¹⁾ bildet ein halbes Blatt einer *Dictyophyllum* ab, welches er als eine besondere Spezies, *D. spectabile*,

¹⁾ Nathorst, l.c.S. 4, Taf. 1, 1906.

unterscheidet. Seine Figur zeigt einen Abdruck der Unterseite einer Blatthälfte; die Hauptadern der Fiedern werden einseitig von einem kurzen Basalteile abgegeben; da diese Partie sehr schwach entwickelt ist, scheint es zuerst, als ob die Fiedern ungefähr fächerförmig wären.

Eine Betrachtung des Originals ergab, (S. unsere Fig. 19, Tafel III), dass die unterste Partie der Blatthälfte nicht flach war, der innere Rand der Hälfte war im unteren Teile niedriger als der Rest des Fossils, sodass der Rand des Fossils unten nach der Innenseite ziemlich steil herabfällt. Da die Blatthälfte, wenn die Substanz noch vorhanden wäre, ihre Oberseite zeigen würde, wird bei Vergleichung mit *Dipteris conjugata* deutlich, dass hier dieselbe Anordnung der Teile vorhanden ist.

Während die abgebildete Blatthälfte von *Dictyophyllum spectabile* einer Blatthälfte von *Dipteris conjugata* ganz ähnlich ist, kann man bei andern *Dictyophyllum*-arten, *D. Nilsoni* und *D. exile*, einen Typus antreffen, welcher sich mehr dem von *Matonia* nähert.

Ich hatte Gelegenheit *Dictyophyllum Nilsoni*, das von Nathorst auf Taf. 2 abgebildete und in den Stockholmer Sammlungen aufbewahrte Stück, zu untersuchen; es ist in Fig. 20, Tafel IV abgebildet.

Man sieht hier den Abdruck der Oberseite des Blattes. Die Fiedern waren ziemlich flach ausgebreitet, scheinbar von einem Mittelpunkt ausgehend; eine nähere Betrachtung lehrt uns aber dass auch hier zwei, allerdings nur kurze Basalarme vorhanden sind; die äussersten Fiedern nähern sich in dem medianen Flach, während sie an der entgegengesetzten Seite, (um das besser zu zeigen, ist das Stück in schiefem Stande photographiert worden) ins Gestein drangen; an der Basis sind sie jedoch noch deutlich sichtbar. Es folgt daraus, dass die Fiedern des Blattes, die schirmartig nach allen Seiten flach ausgebreitet waren, ungefähr wagrecht abstanden, und der Blattstiel, wie auch

Nathorst schon bemerkt, im Gegendruck dieses Stückes senkrecht ins Gestein dringen würde, wie an andern Exemplaren deutlicher zu sehen ist. Hier wie bei den andern Formen hat das Blatt die Gestalt eines flachen Trichters, die Oberseite der Lamina ist noch oben, nach der Innenseite des Trichters gerichtet.

Bei *D. Nillsoni* haben sich die Fiedern einander an der Basis ziemlich genähert, und die Basalarne sind dadurch nicht scharf entwickelt; deutlicher findet man diese Teile bei *Dictyophyllum exile*. Von dem von Nathorst auf Taf. 5, Fig. 1 abgebildeten Exemplar der Stockholmer Sammlungen ist unsere Figur 21, Tafel V eine Photographie. Man sieht hier die zwei Basalarne, welche einen Raum umschliessen und die Fiedern nach aussen abgeben. Diese Arme sind nicht in einer Fläche ausgebreitet, sondern zeigen eine Torsion.

Der Innenrand der Arme ist nach innen gedreht, sodass der innere Rand niedriger gestellt ist als der äussere.

Weil man hier den Abdruck der Unterseite vor sich hat oder die Oberseite der Lamina sieht, ist die Torsion der Basalteile des Blattes von *Dictyophyllum* ähnlich gerichtet wie in der Blattbasis von *Dipteris*.

Der unterste Teil der Arme macht nicht ganz den Eindruck, die natürliche Stellung behalten zu haben, namentlich die rechte, auf der Tafel die obere, Hälfte scheint etwas umgeknickt zu sein. Eine Untersuchung des Exemplars zeigte, was an der Figur von Nathorst nicht zu sehen war, dass der Blattstiel nicht senkrecht zu der Gesteinfläche stand, sondern nach der rechten Seite umgeknickt war, gewissermassen als die Verlängerung des linken Armes, und dass der rechte Basalarm eine schärfere Umbiegung machte. Auf der Figur wird die Lage des Blattstiels angedeutet durch ein nach Entfernung der Kohlensubstanz in die Höhlung gestecktes Zündhölzchen.

Zu Lebzeiten hatte die Pflanze offenbar einen aufrecht gestellten Blattstiel, wovon die zwei Basalarne, die, wenn

flach ausgebreitet, an ihrer Ober- und Aussenseite die Fiedern trugen, horizontal hufeisenförmig abstanden und die Fiedern nach der Aussenseite hin mit der Oberseite nach oben schirmartig trugen.

Wenn das Ganze nun von der Oberseite betrachtet wird, ist die morphologische Oberseite des Blattstiels nach der Innenseite des Hufeisens gewendet. Bei der Einbettung ins Gestein wurde der obere Teil ungefähr als Ganzes bewahrt, der Stiel brach aber seitwärts zusammen, wodurch im Abdruck eine scharfe Umbiegung entstand. Wäre der Stiel nach der Öffnung des Hufeisens umgeknickt und mit dem Rest in einer Fläche sichtbar geworden, so hätte man wieder die theoretisch richtige Stellung. Wäre der Stiel aber nach der entgegengesetzten Seite umgebogen, dann hätte man die Stellung wie bei einem getrockneten Blatt von Dipterus. Der Nachdruck soll darauf gelegt werden, dass in beiden Fällen eine gewisse Verzerrung in der Basalpartie nicht ausbleiben konnte, wie sie auch jetzt bei der Seitwärtsbiegung entstanden ist, da in der natürlichen Stellung der Blattstiel und die Basalarme nicht in einer Fläche liegen.

Sehr schöne Exemplare einer nahe verwandten Spezies aus dem Rhät von Tonkin, *D. Nathorsti*, bildet Zeiller¹⁾ ab. Nach dem schon vorher Gesagten genügt es, auf seine Abbildungen, besonders auf Taf. 23 und 24 hinzuweisen.

Das auf Taf. 23 abgebildete Exemplar ist von der Oberseite gesehen, die Anordnung der Fiedern ist besonders deutlich, von zwei Basalarmen werden nach aussen flachschirmartig die zahlreichen (50) schmalen Fiedern abgegeben. Der Blattstiel steht senkrecht dazu, ins Gestein dringend, die Oberseite der Lamina ist nach oben und nach der Innenseite des Trichters gerichtet, die damit korrespondierende Oberseite des Blattstiels nach der Innenseite des von den beiden Basalarmen gebildeten

¹⁾ Zeiller, Tonkin, Taf. 23, 24, 1903.

Hufeisens. Auf Taf. 24 sieht man ein ähnliches, etwas zusammengedrücktes Exemplar, an dem der Blattstiel sich etwas zu der Spreite neigt.

Deutlich zeigt sich hier ein Übergang vom Schirmstande zu einer scheinbar anadromen Stellung der Fiedern durch eine geringe nach rückwärts gerichtete Umbiegung des



Fig. 7. Eine Gruppe von *Matonia pectinata* R. Brown; Gg. Ophir, Malakka, die Stellung der Blätter zeigend. (Phot. nach Tansley nach Seward, Fossil Plants, II, 1910, p. 293, Fig. 228).

Blattstiels. Wenn diese Umbiegung noch weiter gegangen wäre, bekäme man eine ähnliche Stellung wie bei den meisten Herbariumexemplaren von *Dipteris conjugata*, wie sie von Bower als Beispiele eines anadromen Blattbaues erwähnt und abgebildet worden sind.

Für die Betrachtung der Anordnung der Teile des Blattes an seinem Standort kann man hier am besten von *Matonia pectinata* R. Brown Fig. 7 ausgehen. Die kata-drome Anordnung der Fiedern, welche besonders von Bower im Gegensatz zu dem Aufbau von *Dipteris* so scharf betont wurde, ist hier sehr charakteristisch ausgebildet. Die Figuren in der Literatur¹⁾ zeigen, dass der Blattstiel nach oben sich in 2 Arme teilt, die, wenn man das Blatt flach ausgebreitet vor sich hat, nach unten umbiegen und nach aussen die tief fiederteiligen oder gefiederten Fiedern abgeben; man vergleiche unsere Fig. 8.

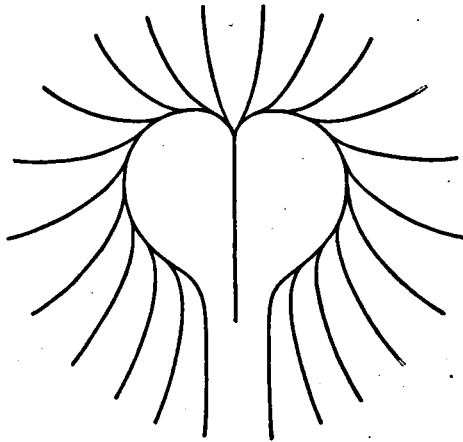


Fig. 8. Schema der Anordnung der Fiedern eines Blattes von *Matonia pectinata*, wie es in Herbariumexemplaren flach ausgebreitet ist.

Das Ganze wird in der Literatur als fächerförmig erwähnt. Die Zahl der Fiedern ist ungefähr 20, eine deutlich mittelste Fieder ist nicht vorhanden.

¹⁾ Seward, *Matonia*, S. 176, Fig. 1, 1899; Diels, l.c. S. 345, Fig. 182 A, 1900.

Am Standort (*Matonia pectinata* wächst auf Malakka, Sumatra,¹⁾ den Lingga-Inseln und Borneo bis Amboina) ist das Blatt jedoch nie flach ausgebreitet. Der Blattstiel steht ungefähr senkrecht, (Fig. 9) die beiden Arme biegen nach vorn, nach der adaxialen Seite um, und bilden ungefähr senkrecht zum Blattstiel und wagerecht zum Boden ein hufeisenförmiges Gerüst, von welchem die Fiedern

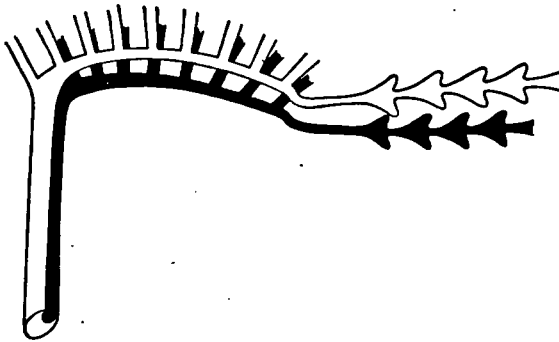


Fig. 9. Schematische Darstellung eines Blattes von *Matonia pectinata* von der Seite gesehen. Die hintere Hälfte ist schwarz gezeichnet.

allseitig nach aussen abgegeben worden. Die Enden des Hufeisens nähern sich in der Mitte an der adaxialen Seite, sodass die endständigen, an Herbariumexemplaren untersten Fiedern nebeneinander verlaufen. Da die Fiedern auch alle ungefähr gleichlang sind und eine mediane Fieder nicht vorhanden ist, so sind die ungefähr zwanzig Fiedern gleichmässig als ein Schirm nach allen Seiten ausgebreitet. Von oben gesehen (Fig. 10) zeigt dieser in der Mitte ein Loch, an beiden Seiten durch die Basalarmer begrenzt und an der adaxialen Seite des Blattstiels gelegen. An Herbar-

¹⁾ z. B. Pea Radja, Bataklanden, Winkler, Herb. Leiden, 913, 78; die Karte von Bower, the Ferns, II, S. 329 gibt auch für *Matonia* das Verbreitungsgebiet nicht genau an.

exemplaren ist manchmal noch etwas von dieser Anordnung zu sehen, da der obere Teil des Blattstiels nicht gleichmässig

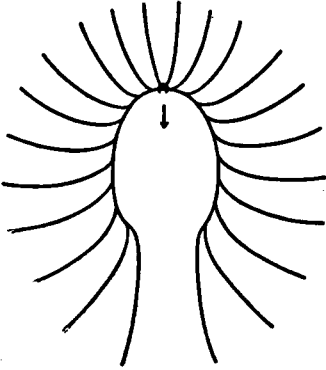


Fig. 10. Schema eines Blattes von *Matonia pectinata* in der natürlichen Stellung von der Oberseite gesehen. Der Pfeil deutet die Grube des Blattstiels an.

in die Basalarme verläuft, sondern diese, beim Auseinanderbiegen des Hufeisens, wenn das Blatt gepresst wird, mehr oder weniger deutlich geknickt sind.

Es besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen der Grösse der Basalarme und der Zahl der Fiedern einerseits, und dem Stand der Blattspreite andererseits, wenn sich auch keine deutliche Grenze zwischen den verschiedenen Typen ziehen lässt. Bei *Matonia pectinata* R. Br. z. B. ist die Zahl der Fiedern gewöhnlich 18—24, und in einer

Fläche ausgebreitet hat der Fächer eine Grösse von ungefähr 270° . Die Spreite ist dann breit schirmförmig mit breit abstehenden bis überhangenden Fiedern. Wenn aber die Zahl der Fiedern geringer ist, sind die Basalarme auch kürzer; die äussersten Fiedern bilden dann einen kleineren Winkel, und die Spreite steht mehr trichterförmig mit aufrecht gestellten Fiedern.

Das ist z. B. der Fall bei *Matonia Foxworthyi* Copeland, welche ungefähr dieselbe Verbreitung hat wie *M. pectinata*. Die Zahl der Fiedern an den von mir studierten Exemplaren war 12 bis 14, der Winkel zwischen den äussersten war geringer als 180° , und, wie noch teilweise zu sehen ist, war die Stellung der Fiedern eine trichterförmige gewesen. Die Verhältnisse bei dieser Art sind in den Figuren 11—13 schematisch dargestellt worden.

Während diese Eigentümlichkeiten der Spreite von *Matonia* erst in der letzten Zeit in der Literatur erwähnt wurden, ist eine solche schon vor fast 75 Jahren an fossilen

Pflanzen abgebildet worden. Während man sich, beim rezenten Material von *Matonia*, nicht die Mühe nahm, die Beobachtungen im Felde bei der Be-

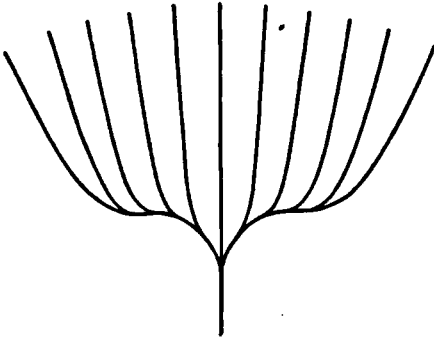


Fig. 11.

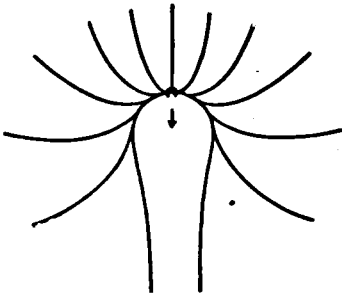


Fig. 12.

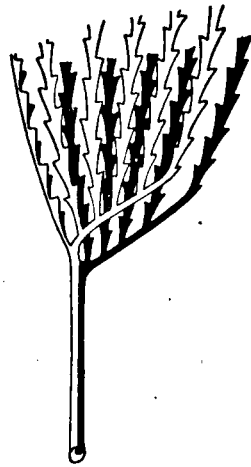


Fig. 13.

Fig. 11. Schema eines ausgebreiteten Blattes von *Matonia Foxworthyi*. Die Fiedern sind weniger zahlreich als in *Matonia pectinata*.

Fig. 12. Schema eines Blattes von *Matonia Foxworthyi* von der Oberseite gesehen.

Fig. 13. Schematische Darstellung eines Blattes von *Matonia Foxworthyi* von der Seite gesehen. Die hintere Hälfte ist schwarz gezeichnet.

schreibung der Herbariumexemplare zu erwähnen, ja, — wie schon bei der Besprechung von *Dipteris* erwähnt wurde, — diese Exemplare nicht einmal sorgfältig studierte und beschrieb, wobei der abweichende Bau der Blattbasis wohl ganz beiläufig abgebildet, aber niemals beschrieben wurde, hat man das fossile Material meistens gründlich studiert, um alle Merkmale benutzen zu können.

Man findet den Blatttypus von *Matonia Foxworthyi* bei einigen fossilen Formen wieder, z. B. bei *Matonidium Göpperti* (Ettinghausen) Schenk. Die Anordnung der Fiedern an Basalarven ist ähnlich der rezenten *Matonia*, welcher diese fossile Pflanze auch im Bau und in der Anordnung der Sporangia und der Nervatur gleicht. Sie ist schon früh abgebildet worden ¹⁾, während eine gute Abbildung der Wachstumsart von *Matonia* zuerst 1910 gegeben wurde ²⁾.

Das auf Fig. 22 (Tafel IV) abgebildete Exemplar wurde von Richter in der unteren Kreide Quedlinburgs gesammelt und befindet sich jetzt in den Sammlungen des Naturhistorischen Reichsmuseums zu Stockholm (Palaeobotanische Abteilung) wo ich es studieren konnte. Es war im grobkörnigen Sandstein eingebettet, vermutlich einer früheren Dünenformation entstammend, und in natürlicher Haltung konserviert worden.

Auf der Photographie sieht man nach links hin die Abdrücke der Unterseiten von 3 deutlich sichtbaren Fiedern; an der rechten Seite sind noch die Abdrücke von 3 andern Fiedern, aber ziemlich undeutlich zu sehen. Die basalen Teile der oben erwähnten Fiedern sind unsichtbar, weil

¹⁾ Als *Alethopteris Göppertii* Ettinghausen, *Flora Wealden* form S. 16, Taf. 5, Fig. 1—7; besonders Fig. 4 und 6, Schimper, *Traité, Atlas* Taf. 31, Fig. 6, das verwandte *Lacopteris elegans* Göppert, *Gen. plant foss.*, Taf. 5, Fig. 1; Schimper, *Traité, Atlas*, Taf. 40, Fig. 1.

²⁾ Seward, *Fossil Plants*, II, S. 293, Fig. 228, 1910.

sie hinter einer Gesteinpartie verschwinden. An der Vorderseite derselben sieht man jedoch vom Basalteile die nach der Vorderseite dem Betrachter zugekehrte Hälfte einiger Fiedern, teilweise an der Vorderseite des Gesteinstückchens, teilweise nach links verlaufend. Der Blattstiel geht nach unten.

Aus diesen Details ergibt sich, dass das Blatt von *Matonidium* bei Lebzeiten aufrecht stand, dass die Fiedern vom oberen Teile des Blattstiels ziemlich stark aufgerichtet in einer Anzahl von ungefähr 12—15 trichterförmig abstanden. Eine nähere Betrachtung lehrt, dass die Fiedern gedrängt standen auf zwei sich nach vorn in der Medianebene nähernden Armen, sodass die äussersten Fiedern an der Vorderseite nebeneinander verliefen. Durch die Kürze dieser Basalarne scheint es, als ob die Fiedern vom Gipfel des Blattstiels trichterförmig abstünden.

Ein anderes Exemplar desselben Fundortes ist in Fig. 23, Tafel I abgebildet worden. Man sieht hier den Abdruck der Oberseite; im Zentrum geht nach rechts auf eine vorspringende Gesteinpartie des Sandsteinblockes der Blattstiel schief nach unten, er war offenbar auch hier ungefähr senkrecht gestellt zu der trichterförmig von ihrer Spitze ausgebreiteten Lamina. Man sieht hier die Unterseite des Blattes, gewissermassen als ob man auf dem Waldboden liegend nach oben schaute. Die Fiedern sind hier nicht so stark aufgerichtet wie im vorigen Exemplar; auch hier sind die äussersten Fiedern in der medianen Ebene an der Vorderseite einander genähert.

In allen Details ist die Anordnung der Teile der Blätter dieser Pflanze dieselbe wie bei *Matonia Foxworthyi* oder bei kleineren Exemplaren von *M. pectinata*.

Von andern fossilen Formen ist diese Trichterform des Blattes auch bei *Thaumatopteris Schenki* Nathorst, aus dem mittleren Rhät Schonens, bekannt. Nathorst bildet auf Taf. 1, Fig. 1 ein Blatt dieser Art ab. Man sieht hier

einige Fiedern vom Gipfel des Blattstiels schief nach oben gerichtet, die Abdrücke der Oberseiten zeigend, die Oberseite der Lamina war offenbar nach dem Innern des Trichters gerichtet. Dass auch hier Fiedern von kurzen Basalarmen ausgingen, ist an Fig. 11, Taf. 1 zu sehen und auch an dem auf Fig. 2, Taf. 1 abgebildeten Exemplar, wovon unsere Fig. 24 (Tafel IV) eine Photographie ist. Man sieht hier den Abdruck des Blattstiels, nach oben die Abdrücke der Oberseite einiger Fiedern und rechts und links von der Spitze des Blattstiels ein ziemlich tiefes Loch. Da die Kohlensubstanz, welche dieses Loch ausfüllte, herausgefallen war, konnte man diese Löcher eine Strecke weit ins Gestein hinein verfolgen; es zeigte sich, dass die Basalarme, auf welche die im Gestein eingeschlossenen Fiedern eingepflanzt sind, senkrecht zum Blattstiele, also parallel dem Boden waren, ähnlich wie bei *Matonia*.

Von allen diesen oben erwähnten Formen würde das Blatt in der Fläche ausgebreitet eine katadrome Anordnung seiner Teile haben.

Zu den fossilen Dipteridineen werden weiter noch die Genera *Clathropteris*, *Thaumatopteris* und *Hausmannia* gerechnet.

Von der ersten Gattung sind die zwei wichtigsten Formen *C. meniscioides* Brongniart und *C. platyphylla* Göppert, welche von Nathorst als identisch bezeichnet werden. Während von der letzten Spezies schon früh bekannt war, dass der Aufbau des Blattes fussförmig war, wurde das Blatt von *C. meniscioides* lange als fiederteilig betrachtet. Nathorst hat jedoch gezeigt, nach dem Studium des vermutlichen Originalstückes von Brongniart, dass auch hier die Anordnung der Teile fussförmig ist.

Einige weitere vorzügliche Stücke, auch vom Hörsandstein herstammend, welche von Nathorst¹⁾ abgebildet

¹⁾ Nathorst, *Clathropteris*, 1906.

wurden, geben Auskunft über die Stellung des Blattes zu Lebzeiten. Das von ihm auf Taf. 4 und 5 abgebildete Stück, wonach unsere Fig. 25 (Tafel I) angefertigt worden ist, war in sandigen Schiefer eingebettet und ist offenbar noch in aufrechter Stellung im Sande zugeschüttet worden. Vom Gipfel des Blattstiels stand die Spreite fast allseitig ab wie ein an einer Seite geöffneter Trichter. In seinem unteren Teil war dieser Trichter ganz aus Blattsubstanz aufgebaut; davon wurden nach aussen die langen, gezähnten und breit überhangenden Fiedern abgegeben, welche die für diese Gattung charakteristische Nervatur zeigen. Es scheint zuerst, dass die Hauptnerven ungefähr radiär vom Blattstiel abgehen. Zwei derselben jedoch begrenzen beiderseits die Lamina an dem Unterrand, und die andern zweigen von diesen ab und setzen sich nach aussen in die Fiedern fort. Die Anordnung der Hauptadern ist also keine radiäre, tatsächlich sind dieselben auch hier fussförmig angeordnet; die Verzweigungen liegen jedoch dicht nebeneinander, wodurch eine radiäre Anordnung vorgetäuscht wird.

Das Blatt ist hier also ganz ähnlich gebaut wie bei *Dictyophyllum* oder *Matonia*. Wenn das Blatt in der Fläche ausgebreitet wird, sind auch hier die Teile katadrom angeordnet. Diese Anordnung ist hier jedoch nicht sehr ausgeprägt, weil die Lamina an der Basis der Fiedern zusammenhängt, wodurch keine scharf ausgeprägten Basalarme entstehen. Auch die entsprechenden Teile der Hauptadern sind hier sehr kurz. Da die Lamina in der mittleren Partie des Blattes nicht von einem Sinus unterbrochen ist und auch die Fiedern an der Basis nicht frei sind, wird man hier nach rückwärtigem Umknicken des Blattstiels keine scheinbar normale, sondern in Wirklichkeit tordierte Stellung des Blattes wie bei *Dipteris* bekommen, da die Basalpartie des Blattes dann ganz oder wenigstens teilweise von der Lamina bedeckt wurde. Bei *Dipteris*, *Dictyophyllum* und *Camptopteris*, deren Lamina in der

Mitte nicht oder nur sehr schwach entwickelt ist, findet das nicht oder beinahe nicht statt.

Von *Clathropteris platyphylla* Göppert, nach Nathorst¹⁾ mit *C. meniscoides* identisch, hat schon Zeiller gezeigt, dass die Basis tütenförmig ist. Er beschreibt und bildet schöne Exemplare vom Rhät von Tonkin ab. Da hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den obenerwähnten Exemplaren von *C. meniscoides* vorliegen, genügt es, auf seine schönen Figuren, insbesondere auf die Tafeln 31, 32 und 33 aufmerksam zu machen. Besonders Tafel 31 zeigt deutlich, dass hier ziemlich gut entwickelte Basalarms zu unterscheiden sind.

Von Seward und Dale²⁾ werden diese beiden Formen zur Gattung *Dictyophyllum* gerechnet. Von den soeben erwähnten Arten von *Dictyophyllum* sind sie jedoch verschieden durch die abweichende Nervatur der Fiedern, auch zweigen die Fiedern an der Basis sich nicht getrennt vom Basalarms ab, sondern sind an der Basis verwachsen, was sonst nur noch bei *D. spectabile* vorkommt. Es scheint mir daher richtiger zu sein, *Clathropteris* als eine besondere Gattung zu behalten.

Von einer dritten Spezies *C. egyptica*³⁾ wird die Zugehörigkeit zu dieser Gattung oft angezweifelt, die Reste sind auch zu dürftig, um diese Frage zu entscheiden.

Vom Genus *Thaumatopteris* ist die Spezies *T. Schenki* Nathorst schon oben erwähnt und abgebildet worden⁴⁾. *T. Brauniana* unterscheidet sich von dieser Art nur durch die weniger eingeschnittenen Fiedern. Eine dritte Spezies,

1) Nathorst, *Clathropteris*, S. 7, 1906.

2) Seward und Dale, *Dipteris*, 1901, S. 505.

3) Seward, *Geol. Mag.*, (5) IV, S. 253, Fig. 1, 1907; *Fossil Plants*, II, S. 388, 389, Fig. 286, 1910.

4) Nathorst, *Thaumatopteris*, 1906.

5) Göppert, *Gen. plant Foss.*, S. I, Fig. 1, 1831, Schimper

T. Münsteriana Göppert⁵⁾, wird meistens als zur Gattung *Dictyophyllum* gehörig betrachtet.

Von der Gattung *Camptopteris* wird, ausser der schon oben erwähnten Art, *C. spiralis*, nur eine zweite Spezies, *C. serrata* Kurr¹⁾, unterschieden. Von dieser Pflanze sind die beiden Blatthälften nicht spiralig gedreht; sie nähert sich, ähnlich wie *Thaumatopteris Münsteriana*, welcher sie sehr ähnlich ist, so sehr *Dictyophyllum*, dass sie besser zu dieser Gattung zu rechnen ist.

Die Gattung *Hausmannia* ist besonders interessant, da sie die meisten Anklänge an andere rezente Formen dieser Gruppe hat. Von ihren Merkmalen können wir die für unsere Betrachtungen wesentlichsten Punkte am besten der Monographie Richters²⁾ entlehnen: „Rhizom kriechend, im Querschnitt nahezu kreisförmig, sich dichotom verzweigend. Blattstiele am Grunde aufsteigend, sonst gerade, Querschnitte am Grunde fast kreisrund, an der Spitze mond-sichelförmig. Blattspreite am Grunde spitz keilförmig, daselbst seitlich von den Gabelästen der ersten Dichotomie der Hauptader begrenzt, verkehrt eiförmig, verkehrt herzförmig, (nierenförmig, herzförmig), ganzrandig, gezähnt, gekerbt, gelappt, durch mehrfache (meist fünffache) Dichotomie fächerförmig gefiedert, dann meist trichterförmig eingerollt, Lappen bandförmig. Bei den nicht fächerförmig gefiederten Blättern sind zwei gegenständige Blätter am Ende des Blattstiels nicht selten. Hauptader bereits am Grunde der Blattspreite dichotom und diese oft bis zur dritten Dichotomie seitlich begrenzend, sich weiterhin dichotom verzweigend, im ganzen vier- bis siebenmal. Adern ein meist rechtwinkliges Maschennetz bildend. Innerhalb der Maschen die Sori.“

Traité, Atlas. Taf. 40, Fig. 7; Seward, Fossil Plants, II, Fig. 284, 1910.

¹⁾ Schimper, Traité, I, S. 632, Taf. 42, Fig. 4, 1869

²⁾ Richter, Hausmannia, S. 18, 1906.

In diesem Genus kann man zwei ziemlich scharf begrenzte Typen unterscheiden. Der eine Typus hat nahezu ganzrandige oder nur sehr wenig eingeschnittene Blathälften, wie z.B. *H. Buchii* (Andrae) Richter; diese Formen wurden von Andrae¹⁾ zuerst als eine besondere Gattung, *Protorhipis*, unterschieden. Die übrigen Arten sind tief eingeschnitten bis fiederförmig geteilt; sie nähern sich am meisten den bis jetzt bekannten rezenten Formen der Gattung *Dipteris*.

Vom ersten Typus sind besonders von *Hausmannia Kohlmannii* Richter²⁾ sehr gut erhaltene Exemplare von Richter bei Quedlinburg gefunden worden. Unsere Figur 26 (Tafel II) ist nach einem im Stockholmer Reichsmuseum aufbewahrten in ziemlich grobkörnigen Sandstein eingebetteten Stück angefertigt³⁾. Es zeigt ein dünnes kriechendes Rhizom mit den zugehörigen Blättern, welche offenbar in natürlicher Stellung durch den Sand zuge-schüttet wurden.

Vom mittleren Blatt ist die Vorderseite sichtbar; man sieht deutlich die keilförmige Basis und die mediane Einbuchtung des Oberrandes der Lamina. Etwas undeutlicher ist zu sehen, dass die Lamina nicht ganz flach ist, sondern ziemlich stark tütenförmig eingerollt. Die Ränder, besonders der linke, stehen ziemlich steil bis ungefähr senkrecht auf der Bildfläche. Vom linken Blatte, welches man von der Seite sieht, ist nur die eine Hälfte vorhanden, die Einbuchtung in das Gestein tritt deutlich hervor.

Der mediane Einschnitt scheint ziemlich stark in Ausdehnung gewechselt zu haben, bei einigen Exemplaren reicht er beinahe bis zur Insertion der Blattspreite am Blattstiel.

¹⁾ Andrae, Flora Siebenbürgens, S. 35, Taf. 8, Fig. 1, 1855.

²⁾ Richter, *Hausmannia*, 1906 S. 21, Taf. 1, Fig. 1—11, Taf. 2, Fig. 1, 3—6, 8, 9, Taf. 5, Fig. 1, 2, 5—8; Taf. 6, Fig. 3, 6, 7, 9. 1906.

³⁾ Richter, l.c. Taf. 1, Fig. 1.

Vor *H. Sewardi* gibt Richter ⁴⁾ an, dass der Blattstiel am Ende zwei gegenständige Endblättchen trägt. Dieser Bau ist ähnlich wie bei dem von Richter auf Taf. 7, Fig. 17 abgebildeten Exemplar von *H. Buchii* nur zu deuten als ein durch einen tiefen medianen Sinus tief zweiteilig gebautes Blatt.

Ist wie bei *H. Kohlmanni* der mediane Einschnitt nicht stark entwickelt, dann zeigt das Blatt einige Übereinstimmung mit dem Blatte einer Jugendpflanze von *Dipteris conjugata*. Hier sind jedoch die Ränder der Blatthälften nicht breit abgerundet, sondern deutlich eingeschnitten.

Von *Dipteris novo-guineensis* ¹⁾ scheint der Blattstiel bei Lebzeiten aufrecht gestanden zu haben, vom Gipfel des Blattstiels standen die beiden Hälften horizontal ab. In den Herbarexemplaren sind die beiden Hälften entweder zusammengeklappt oder flach ausgebreitet. Im letzteren Falle bildeten dann die Ränder des medianen Sinus den scheinbaren Unterrand, und die Unterränder der Loben lagen in der Mitte nebeneinander. Man findet also eine ähnliche „Torsion“ wie bei *Dipteris conjugata*.

Von verwandten rezenten Farnen mit mehr einfacher Spreite ist besonders *Neocheiropteris palmatopedata* (Baker) C. Christensen (*Cheiropteris palmatopedata* Christ.) bemerkenswert.

Die Blätter ²⁾ stehen am kriechenden Rhizom ziemlich weit auseinander, sie sind diesem Rhizom ungegliedert angefügt. Die Spreite ist ungefähr handförmig, mit mehreren, (auf der Figur sind es 11) Lappen mit je einer Hauptrippe. Diese entspringen einer den Basalrand entlang laufenden Hauptader. Die Anordnung der Nervatur ist katadromisch.

⁴⁾ Richter, l.c.p. 22, Taf. 1, Fig. 12, Taf. 5, Fig. 3, 4, Taf. 6, Fig. 8.

¹⁾ Posthumus, Rec. trav. bot. Néerl., 25a, 1928, S. 244, Fig 1.

²⁾ Diels in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. I, Abt. IV, S. 188, Fig. 98 A, 1900.

Während diese Pflanze zuerst, ähnlich wie *Dipteris*, zum Genus *Polypodium* gerechnet wurde, hat Diels sie nachher mit *Dipteris* zu den *Aspidieae* gebracht. Der Unterschied zwischen *Dipteris* und *Neocheiropteris* ist nach Diels hauptsächlich dadurch bestimmt, dass die Äderung bei *Dipteris* rein dichotom ist, bei *Neocheiropteris* dagegen nur teilweise. Aus dem oben Gesagten folgt, dass die Unterschiede mehr scheinbar als wesentlich sind und dass der Aufbau von beiden Arten von einer katadromen Anordnung der Hauptnerven bestimmt wird. Nur ist bei *Neocheiropteris* kein medianer Sinus sondern ein mittlerer Lappen gut entwickelt.

Von den oben erwähnten Verwandten von *Dipteris* ist die Übereinstimmung von *Neocheiropteris* mit *Clathropteris* am treffendsten. Aus der Betrachtung von Exemplaren, welche ich im Herbar in Berlin-Dahlem zu sehen Gelegenheit hatte, schien mir die Annahme gerechtfertigt, dass hier der untere Teil der Lamina, ähnlich wie bei *Clathropteris* *meniscioides*, zu Lebzeiten der Pflanze tütenförmig gestellt war.

Der innere Bau bei *Neocheiropteris* ist eine Solenostele mit mehreren Perforationen, sodass auf einem Querschnitte eine Dictyostele vorhanden zu sein scheint. Die Blattspur besteht aus mehreren Gefässbündeln. Mehr noch ist in den andern Merkmalen, dem ungegliederten Blattstiel, der Maschenäderung und den nackten Sori, grosse Übereinstimmung mit den *Dipteridaceae* vorhanden.

Diese und verwandte Pflanzen bedürfen noch einer näheren sorgfältigen Bearbeitung, bevor ihr Verhältnis zu den *Dipteridineen* genügend aufgeklärt ist.

Ausserhalb der *Matoniaceae* und *Dipteridaceae*, wo der katadrome Aufbau charakteristisch ist, findet man einen solchen nur selten bei den Farnen und, falls er vorhanden, nur bei einigen Spezies im Genus, während die Mehrzahl der Arten einen ganz normalen Aufbau hat. Der bekannteste Fall ist wohl *Adiantum pedatum* Linn.

Wenn ausgebreitet, sehen Herbarexemplare dieser Art ähnlich der von Diels gegebenen Figur aus¹⁾: der Blattstiel teilt sich in 2 gleichstarke Äste, welche bogenförmig verlaufen und an der Ober- bzw. Aussenseite 3—4 gefiederte Fiedern, öfters mit kleinen akzessorischen Fiedern dazwischen, abgeben. An diesem allgemein kultivierten Farn ist jedoch leicht zu beobachten, dass der Stand des Blattes bei Lebzeiten ganz anders ist. Der Blattstiel steht dann aufrecht, die beiden Gabeläste verlaufen schräg nach aufwärts, geben rückwärts zuerst nach der abaxialen Seite das innere Paar Fiedern ab, dann biegen die beiden Hälften hufeisenförmig nach vorn um nach der adaxialen Seite, sodass die bei jeder Verzweigung abgegebenen Fiedern allseitig absteigen, und die seitlichen an der adaxialen Seite an beiden Seiten des vom Hufeisen eingeschlossenen Raumes nebeneinander zu liegen kommen. Da sie gewöhnlich fast ebenso gross sind wie die andern Fiedern, hat das Ganze ungefähr Schirmform.

Einen ähnlichen Bau hat auch des Blatt von *Adiantum hispidulum* Swartz, welche auf Java, besonders in Ost-Java, vielfach an beschatteten Wegrändern gefunden wird. Die innern Fiedern sind hier jedoch länger, die äussern Fiedern biegen nicht so weit nach vorn um, sodass das meistens von einer Steilwand abhängende Blatt einen mehr breiteiförmigen Umriss bekommt. Weiter scheinen noch einige Arten der Untergattung *Hewardia* mit anastomosierenden Adern von Guyana, (*Adiantum Leprieurii* Hooker und *A. olivaceum* Baker), nach den Herbarexemplaren zu urteilen, ungefähr denselben Bau wie *A. pedatum* zu besitzen.

Ein Übergang vom gefiederten zum fussförmigen Blattbau ist bei *Pteris Wallichiana* Agardh zu beobachten. (Fig. 14). Während die Hauptrachis oben viele tief fieder-

¹⁾ Diels l.c.S. 285, Fig. 150 G.

spaltige Fiedern trägt, ist das unterste Paar der Fiedern besonders stark ausgebildet. Sie sind ein wenig oberhalb der Basis gegabelt, und der untere Ast teilt sich nochmals, und der untere Ast teilt sich nochmals, welcher Prozess sich noch einige Male wiederholt. Von diesen Ästen werden tief fiederspaltige Fiedern abgegeben.

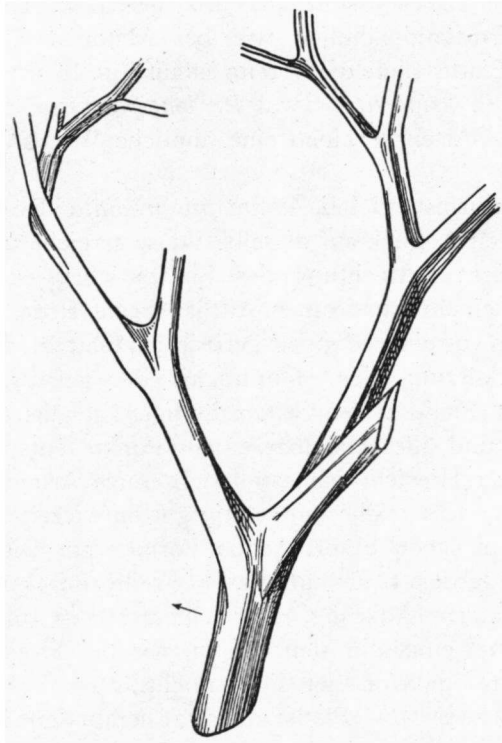


Fig. 14. Obere Hälfte des Blattstiels mit dem hufeisenförmigen unteren Teil der Blattspreite von *Pteris Wallichiana* Agardh. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Wenn man ein solches Blatt als Ganzes trocknen würde, hätte das ausgebreitete Blatt eine fussförmige Anordnung der Teile, jedoch mit einem gut entwickelten gefiederten Mittelteil. In der Natur stehen, wie ich auf der Idjen-

Hochebene und auf dem Tengger Gebirge beobachten konnte, wo diese Art auf ungefähr 2000—2300 m Meereshöhe in den Tjemarawäldern wächst, der Blattstiel vertikal, die beiden Äste hufeisenförmig nach vorn gebogen und der mediane Teil rückwärts gewendet. Die spreitigen Teile der Lamina sind auswärts gerichtet. Das Ganze hat Schirmstand ähnlich wie bei *Matonia*. Der basale Teil des Blattes ohne die Spreite ist auf Fig. 14 abgebildet ¹⁾).

Auch *P. tripartita* Sw., *P. longipes* Don und einige verwandte Arten scheinen eine ähnliche Wachstumsart zu haben.

Der Schirmstand bei *Adiantopsis radiata* Fée scheint beim ersten Anblick auf dieselbe Weise erreicht zu werden. Eine nähere Betrachtung des Blattes lehrt jedoch, dass hier von einem katadromen Aufbau keine Rede ist; er ist abzuleiten von einem doppelt-gefiederten Blatt, bei dem durch eine Verkürzung der Hauptrachis die gefiederten endständigen Fiedern den seitenständigen genähert zu sein scheinen und alle scheinbar einem Punkte entspringen.

In dieser Hinsicht schliessen sich einige Arten von *Schizaea*, besonders solche mit relativ gut entwickelter Spreite, den beiden schon besprochenen Formen an. Die Spreite, flach ausgebreitet, ist umgekehrt keilförmig, mit freier fächerförmiger Äderung. Der Oberrand ist mehr oder weniger tief eingeschnitten. Wenn, wie bei *S. elegans*, die Einschnitte ungleich tief sind, reicht öfters der mediane Einschnitt bis zum Blattstielansatz herab. Zu Lebzeiten scheint auch hier die Lamina trichterförmig gestellt zu sein, wie noch an vielen Herbarexemplaren ersichtlich ist. Bei Blättern mit tiefem medianen Einschnitt sind dann bisweilen die beiden Blatthälften in der Mitte von einander getrennt, wonach jeder um 180° gedreht umgekehrt vor-

¹⁾ In Java, niederländische Ausgabe, II. Auflage, 1853, Bd. I, S. 520, gibt Junghuhn eine Beschreibung der Wachstumsart dieses Farns.

liegt und dann ähnlich wie bei *Dipteris conjugata* die Oberseite der Lamina mit der Unterseite des Blattstiels korrespondiert.

Aus der Betrachtung der obenerwähnten Formen ergibt sich der Schluss, dass die Stellung der Blattspreite zum Blattstiel einer der wichtigsten die Blattform bestimmenden Faktoren ist.

Bei der Bildung eines Blattmosaiks kann entweder jede Blattspreite ein gewissermassen selbständiges Zentrum bilden, oder ein solches wird gebildet von einem Komplex von Blättern, welche von einem gemeinschaftlichen Punkte ausgehen. Im letzteren Falle werden also die Einheiten des Mosaiks von einem Stengelteil mit den anhaftenden Blättern gebildet. Diese stehen dann meistens ziemlich gedrängt und sind schmal lanzettförmig bis oval mit keilförmiger bis abgerundeter Basis, besonders wenn die Blätter deutlich gestielt sind. Die Nervatur ist hauptsächlich fiederförmig. Von einer medianen Hauptader zweigen seitlich die Nerven zweiter Ordnung ab. Im andern Falle sind die Blätter ziemlich unabhängig voneinander zum Lichte angeordnet. Der Blattstielansatz bildet dann gewissermassen das Zentrum, von dem die Lamina sich nach allen Seiten auszubreiten sucht. Im Gegensatz zum ersteren Typus, wo der Blattstiel und die Lamina ungefähr in einer Fläche liegen, stehen bei der letzterwähnten Kategorie die Blattstiele meistens ungefähr senkrecht zur Spreite. Dann ist bei ganzrandigen unten nur wenig eingeschnittenen Blättern die untere Partie beim Übergang vom Blattstiel zur Spreite mehr oder weniger tütenförmig, wie es z. B. bei *Hedera*, *Rheum* und *Gunnera* zu sehen ist.

Diese Blätter sind durch die gute Entwicklung der Seitenloben meistens breit mit deutlichem Basalsinus. Die Blattspreitensubstanz gruppiert sich gewissermassen um den Sinus herum, wodurch die unteren seitlichen Loben relativ stärker entwickelt werden. Die unteren Seitenadern

sind dementsprechend auch kräftig entwickelt, wie z. B. bei Rheum ersichtlich ist. Bei kräftigen Exemplaren ver-

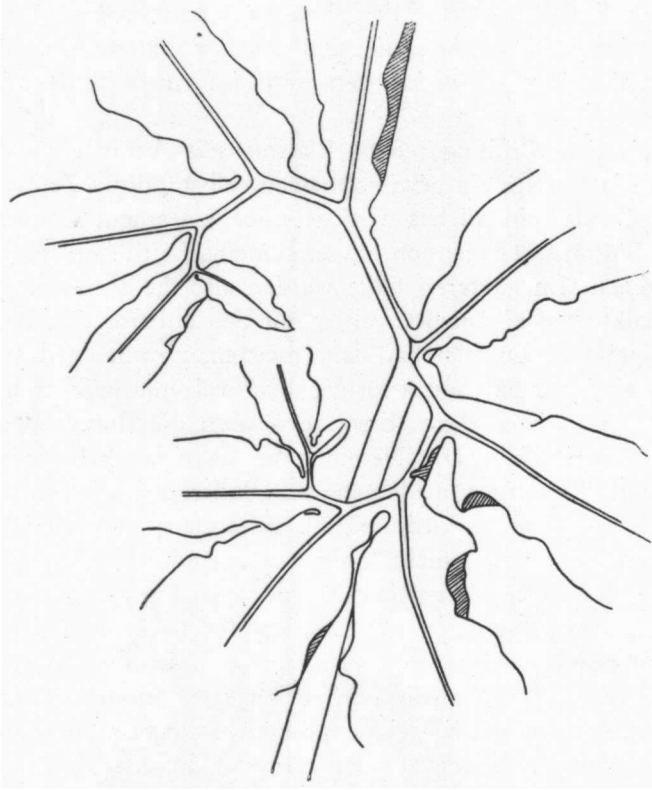


Fig. 15. Obere Hälfte des Blattstiels und untere Hälfte der Blattspreite von *Sauromatum guttatum* Schott von der Oberseite gesehen. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

läuft dort unten am Rande des Sinus eine kräftige Hauptader.

Durch diese stärkere Entwicklung der Seitenteile nehmen diese Seitenadern im Verhältnis zu den dem medianen Sinus abgewendeten abstehenden Adern an Wichtigkeit

zu, so dass sie schliesslich den medianen Hauptadern in Grösse nur wenig nachstehen. Schliesslich entwickelt sich hieraus ein Blatt mit deutlich ausgesprochen kataromer Nervatur.

Bei den Phanerogamen finden wir dieses Prinzip am schönsten bei vielen Araceen. Verschiedene Gattungen dieser Gruppe zeichnen sich durch einen fussförmigen

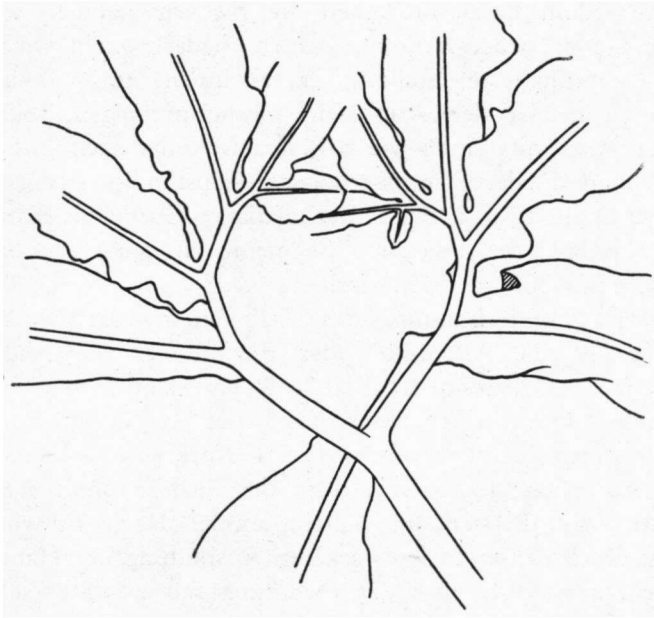


Fig. 16. Unterer Teil der Blattspreite von *Sauromatum guttatum* Schott. Von unten nach oben von der Vorderseite gesehen. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Blattbau aus; eine der schönsten ist in dieser Hinsicht wohl *Sauromatum guttatum* Schott. Wie auf den Figuren 15 und 16 an schematischen Zeichnungen erläutert wird, steht der Blattstiel aufrecht. Von der Spitze desselben gehen ziemlich horizontal ein paar Arme ab, völlig homolog mit

diesen bei *Matonia*. Die Fiedern, wovon eine mediane vorhanden ist, stehen etwas entfernt nach der Aussenseite ab. Als Ganzes betrachtet, hat man hier einen „Stamm“ (den Blattstiel), von dem oben eine von den Blattfiedern geformte Krone allseitig absteht. Wird diese so geöffnet, dass die theoretisch richtige Stellung erreicht wird, so hat man hier eine katadrome Anordnung, im andern Falle bekommt man etwas Ähnliches wie bei *Dipteris*.

An jedem Basalarm stehen die Fiedern ziemlich weit auseinander; jeder Arm mit seinen Fiedern sucht wieder die vorteilhafteste Stellung einzunehmen, und ähnlich sieht man hier den Arm sich spiralg umbiegen, sodass jeder Arm mit seinen wie z. B. bei *Matonia* nach aussen gestellten Fiedern gewissermassen selbständig erscheint. Diese Drehung setzt sich in der medianen Ebene des Blattes fort, sodass die äussersten Segmente zu den ersten ungefähr um 360° gedreht sind.

Von diesem Stadium des Selbständigwerdens jedes Armes ist die Anordnung der Fiedern an den beiden Ästen der Gabelung des Blattstiels bei *Camptopteris* abzuleiten durch die Annahme, dass jeder Basalarm nicht in einer Ebene bleibt, sondern wie ein Korkzieher sich nach oben fortsetzt. Jeder Arm trägt die Fiedern ähnlich wie *Costus* die Blätter am Scheinstamme. Nach Entwicklung des Basalteiles, der stärkeren Ausbildung der Hauptadern, der Loben und der Fiederung mit erfolgter selbständiger Ausbildung der Basalarme führt die Tendenz zur Spiralstellung bei *Sauromatum* zu einem Übergang zur Selbständigkeit der beiden Arme, wie diese tatsächlich bei *Camptopteris* besteht. Bei den Dicotylen findet man einen fussförmigen Blattbau z. B. bei *Helleborus* und verwandten *Ranunculaceen*. Von den fossilen Pflanzen sind Blätter ähnlicher Gestalt als *Dewalquea*¹⁾ bekannt;

¹⁾ Saporta et Marion, *Essai végétation Géлиндin*, S. 55, 1874.

sie werden meistens als zu den Ranunculaceen gehörig betrachtet.

Es ist sehr verlockend, diese Verhältnisse bei den Phanerogamen näher zu besprechen und an den vielen Beispielen das Verhältnis des Blattes zur Achse und der Spreite zum Blattstiele als die die Blattform bestimmenden Faktoren näher zu analysieren. Ich hoffe ein anderes Mal dazu Gelegenheit zu haben.

Schliesslich bleibt noch die Frage übrig, ob die oben geschilderten Verhältnisse zu einem Schluss hinsichtlich der näheren Verwandtschaft der Dipteridaceae und Matoniaceae Anlass geben können. In den vorausgegangenen Ausführungen ist gezeigt worden, dass die Unterschiede der Blattform zwischen den Dipteridaceae und den Matoniaceae nur scheinbar sind, tatsächlich ist das Blatt bei den beiden Familien auf dieselbe Weise aufgebaut.

Weiter ist betont worden, dass diese Verhältnisse, die sich aus einfacheren entwickelt haben, für ganze Familien nahezu charakteristisch sind und schon früh bei den dann bereits scharf umgrenzten Gruppen auftreten. In beiden Familien muss diese Differenzierung schon früh entstanden sein.

Weiter sind nicht nur in der geographischen Verbreitung der rezenten Arten (was als Kriterium für die Verwandtschaft von Gruppen, welche früher grössere Areale hatten, wenig Wert hat), sondern auch in dem Aufbau und der inneren Struktur der Rhizome viel Punkte von Übereinstimmung vorhanden. Mit der Länge der Internodien stehen einerseits der innere Bau, anderseits der Bau des Blattes gewissermassen im Einklang, da nur durch die grössere Entfernung der Blätter und ihre dadurch bedingte Unabhängigkeit im Blattmosaik die Möglichkeit zur Differenzierung des Blattbaues gegeben wird. Man kann also die Merkmale, in denen diese beiden Familien übereinstimmen, als eine korrelierte Gruppe betrachten.

Der Unterschied zwischen diesen beiden Familien liegt dann hauptsächlich in der Nervatur und dem Bau der Sporangien. Das Urteil über die Verwandtschaft ist grossenteils abhängig von dem relativen Wert, welchen man diesen Kriterien für die Entscheidung gibt. Es ist hier nicht möglich, dies ausführlich zu besprechen; es möge genügen, die Verhältnisse dieser Gruppen-Verwandtschaftskriteria hier kurz erwähnt zu haben.

Zum Schluss möchte ich besonders Herrn Prof. Dr. T. G. Halle, Direktor der palaeobotanischen Abteilung des Naturhistorischen Reichsmuseums zu Stockholm meinen herzlichen Dank aussprechen für die Bereitwilligkeit, mit der er mir das Material zur Verfügung stellte und mir davon Photographien anfertigen liess.

Literatur.

- Andrae, K. J. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Flora Siebenbürgens und des Banates. Abhandl. k. k. geol. Landesanstalt, Bd. II, Abt. 3, no. 4, 1855, Wien, 48 S., 12 Taf.
- Backer, C. A. en D. F. van Slooten. Geïllustreerd Handboek der Javaansche Theekonkruiden en hunne beteekenis voor de cultuur. Batavia, 1924, 592 S., 240 Taf.
- Beddome, R. H. The Ferns of British India etc., vol. 2. Madras, 1866—1870; 195 Taf.
- Handbook to the Ferns of British India, Ceylon and the Malay Peninsula. Calcutta, 1883, 500 S., 300 Fig.
- Blume, C. L. Enumeratio plantarum Javae et Insularum adjacentium. fasc. 11. Filices. Lugd. Bat., 1828, 274 S.
- , Flora Javae nec non insularum adjacentium. Filices. Bruxelles, 1828—1829; 196 S., 96 Taf.
- Bower, F. O. The Origin of a Landflora, a theory based on the facts of alternation. London, 1908, 727 S., 507 Fig.

- Bower, F. O. On leaf-architecture as illuminated by a study of the Pteridophyta. Trans. Roy. Soc. Edinburg, Bd. 51, 1916, S. 657—708, 1 Taf.
- , The Ferns (Filicales) treated comparatively with a view to their natural classification. Cambridge, Bd. 1, 1923, 359 S., 309 Fig.; vol. 2, 1926, 344 S., 270 Fig.
- Diels, L. Polypodiaceae in Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfam.*, I Teil, Abt. IV. 1899, p. 139—339, 93 fig., Matoniaceae, in id., 1900, S. 343—347, 4 Fig.
- Ettinghausen, C. von. Beiträge zur näheren Kenntniss der Flora der Wealdenperiode. *Abhandlungen der k. k. geol. Landesanstalt*, Wien, 1852, I Bd., Abt. 3, nr. 2, 165, 5 Taf.
- Göppert, H. R. Die Gattungen der fossilen Pflanzen. 120 S., 50 Taf., Bonn, 1841—1845.
- Hooker, W. J. *Species Filicum*, Bd. 5, 314 S., 24 Taf., 1863—1864.
- Horsfield, J., R. Brown and J. Bennet. *Plantae Java-nicae Rariores*, 258 S., 50 Taf. London 1838—1853.
- Junghuhn, F. Java, zijn gedaante, zijn plantengroei en en inwendigen bouw. 2e uitgave, 's-Gravenhage, 1853, 672 S.
- Kunze, G. *Analecta pteridographiae, sive descriptio et illustratio Filicum aut novarum aut minus cognitarum*. Leipzig, 1837, 30 Taf.
- Lörzing, J. A. De Patoeha en zijne omgeving. *De Tropische Natuur*, 10e jaarg., 1921, p. 134—141.
- Nathorst, A. G. Om Floran i Skånes kölförande bildningar. *Floran vid Bjuf*. I. Stockholm 1878.
- , Jordens Historia utarbetad med särskild hänsyn till Nordens urveld. Stockholm 1888—1894.
- , Bemerkungen über *Clathropteris meniscioides* Brongniart, und *Rhizomopteris cruciata* Nathorst. *Kungl. Svensk Vetenskapsakad. Handl.*, Bd. 41, no. 2, 1906, 14 S. 3 Taf.

- Nathorst, A. G. Über Dictyophyllum und Camptopteris spiralis. Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., Bd. 41, no. 5, 1906, 24 S., 7 Taf.
- , Über Thaumatopteris Schenki Nathorst. Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl. Bd. 42, no. 3, 1906, 9 S. 2 Taf.
- Posthumus, O. Dipteris novo-guineensis, ein „lebendes Fossil“. Recueil des trav. bot. néerl., Bd. 25a, 1928, S. 244
- Reinwardt, C. G. C. Sylloge plantarum novarum etc., Regensburg, 1828.
- Richter, P. B. Beiträge zur Flora der unteren Kreide Quedlinburgs. Theil. I, Die Gattung Hausmannia und einige seltenere Pflanzenreste. Leipzig, 1906, 27 S., 7 Taf.
- Saporta, G. de et F. de Marion. Essai sur l'état de végétation à l'époque des marnes héersiennes de Gélindin. Mémoires couronnées etc., de l'Acad. Belge, Bd. 37, no. 6, 1874.
- Schimper, W. Ph. Traité de paléontologie végétale. Bd. 1, 1869, Paris, 738 S. Atlas.
- Sewardt, A. C. On the structure and affinities of Matonia pectinata R. Br. with Notes on the Geological History of the Matoniae. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B., Bd. 191, 1899, S. 171—209, 4 Taf.
- , La flore wealdienne de Bernissart. Mémoires de la Mus. Roy. d'Hist. nat. de Belgique, Bd. 1, Bruxelles, 1900.
- , Fossil Plants from Egypt. Geol. Magazine, (5), Bd. 4, 1907, S. 251—257, 3 Fig.
- , Fossil Plants, a textbook for students of geology and botany. Bd. 2, Cambridge, 624 S., 264 Fig., 1910.
- Seward A. C. and E. Dale. On the structure and affinities of Dipteris, with Notes on the Geological History of the Dipteridinae. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B, Bd. 194, 1901, S. 487—513, 3 Taf.

- Zeiller, R. Revue des travaux de paléontologie végétale.
 Revue générale de botanique, Bd. 9, 1897.
 ———, Éléments de Paléobotanique. Paris, 1900, 421 S.,
 210 Fig.
 ———, Flore fossile des gîtes de Charbon de Tonkin.
 Études des Gîtes minéraux de la France; Colonies fran-
 çaises. Paris 1902—1903; 328 S., 56 Taf.

Nachschrift.

In dem soeben erschienenen Handbuch der Palaeobotanik von M. Hirmer wird auf S. 642 eine Zweiteilung der Dipteridaceae auf Unterschiede im Blattaufbau gegründet. Die Formen mit — nach dem Autor — ausgesprocher sympodial-gabeliger weiterverzweigung der primären Gabeläste werden als Camptopterideae den Dipterideae mit charakteristischer reiner Gabelung des Wedels, gegenüber gestellt. Aus dem vorher-gesagten folgt dass diese Unterschiede mehr scheinbar als wesentlich sind. Die Einteilung der Camptopterideae in den Formengruppen Clathropteris-Thaumatopteris und Dictyophyllum-Camptopteris ist hauptsächlich darauf gegründet, ob entweder der basale Teil der Lamina noch als ein Trichter erscheint oder durch die weitere Zerteilung der Lamina und Verlängerung der primären Gabeläste flacher ausgebreitet ist, und keine deutlicher Trichterform im untersten Teile erkennen lässt.

Erklärung der Tafeln.

Fig. 17 (Tafel 1).

Ein durch Aufweichen in die theoretisch richtige Stellung zurückgedrehtes Blatt von *Dipteris conjugata* Reinw.

Fig. 18 (Tafel 2).

Camptopteris spiralis Nathorst. Photographie des Originals zu Fig. 27, Taf. 6, von Nathorst. Untere Rhät, Bjuf.

Fig. 19 (Tafel 3).

Dictyophyllum spectabile Nathorst. Photographie des Originals zu Taf. 1 von Nathorst. Hörsandstein, Schonen.

Fig. 20 (Tafel 4).

Dictyophyllum Nillsoni (Brongn.) Göppert, var. *brevilobatum* Nathorst. Photographie nach dem Original von Nathorst, Taf. 2. Hörsandstein, Schonen.

Fig. 21 (Tafel 5).

Dictyophyllum exile (Brauns) Nathorst. Photographie nach dem Original von Nathorst, l.c., Taf. 5, Fig. 1. Rhät, Bjuf, Schweden.

Fig. 22 (Tafel 4).

Blatt von *Matonidium Göpperti* (Ettinghausen) Schenk aus der unteren Kreide Quedlinburgs. Von der Lamina ist die Unterseite sichtbar.

Fig. 23 (Tafel 1).

Blatt von *Matonidium Göppertii* (Ettinghausen) Schenk aus der unteren Kreide Quedlinburgs. Man sieht hier ins Innere der trichterförmigen Blattspreite.

Fig. 24 (Tafel 4).

Thaumatopteris Schenki Nathorst. Untere Partie des Blattes, der Blattstiel von der abaxialen Seite gesehen; rechts und links sieht man die Löcher, wo die seitlichen Fiedern ins Gestein dringen. Original zu Nathorst, l.c. Taf. 1, Fig. 2.

Fig. 25 (Tafel 1).

Clathropteris meniscioides Brongn. aus dem Hörsandstein Schonens; Original zu Nathorst, l.c., Taf. 2, Fig. 5.

Fig. 26 (Tafel 2).

Hausmannia Kohlmanni Richter aus der unteren Kreide Quedlinburgs; Original zu Richter, l.c. Taf. 1, Fig. 1.

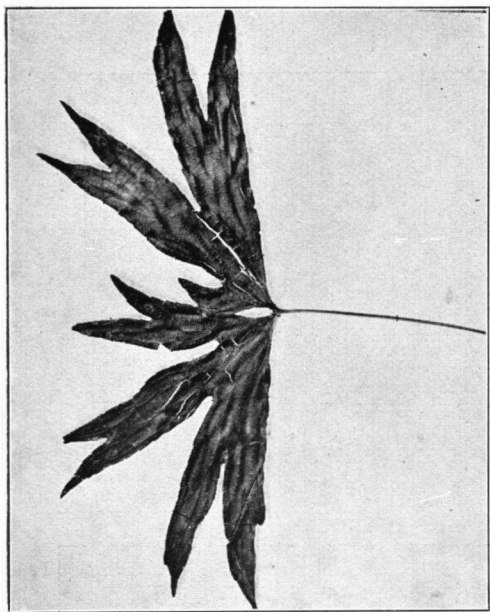


Fig. 17.

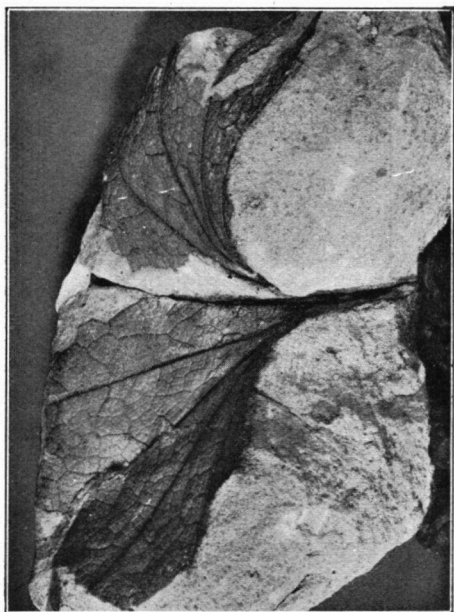


Fig. 25.



Fig. 23.

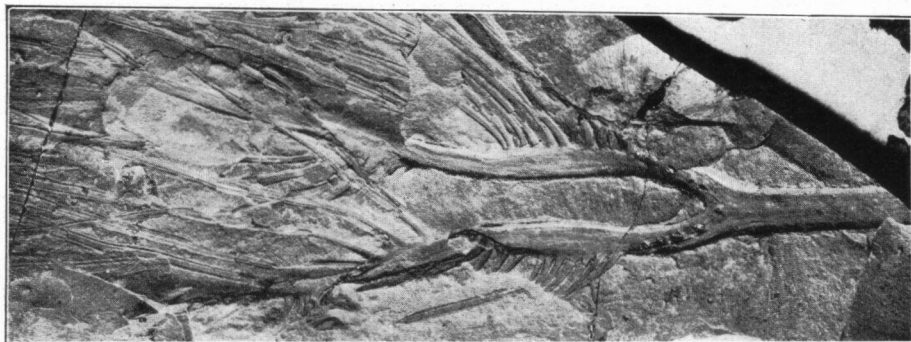


Fig. 18.

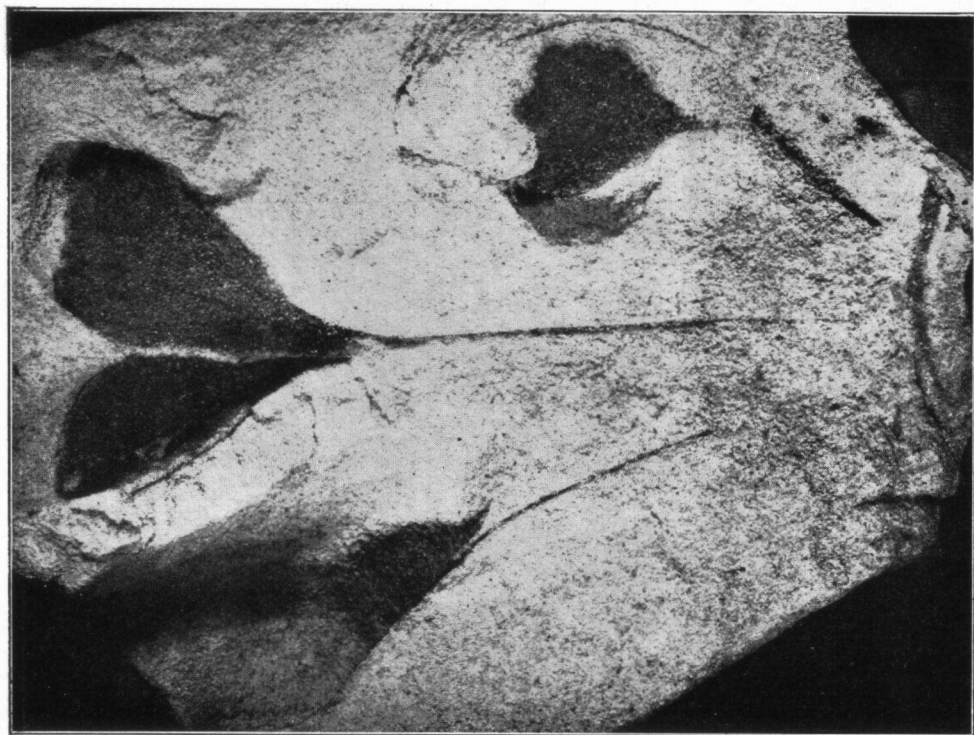


Fig. 26.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 22.

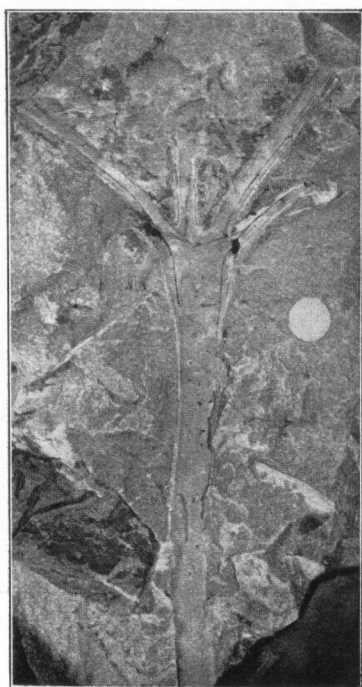


Fig. 24.



Fig. 21.