

37. H. Potonié: Die Beziehung zwischen dem echt-gabeligen und dem fiederigen Wedel-Aufbau der Farne.

Mit 3 Zinkographien.

Eingegangen am 21. Juni 1895.

Die Veröffentlichungen über abnormer Weise gegabelte Farnwedel der Herren R. SADEBECK und A. BEHR in diesen Berichten (XII, 1894, p. 345, und XIII, 1895, p. 34) veranlassen mich, eine früher¹⁾ ausgesprochene Vermuthung, dass nämlich der typisch-fiederige Aufbau der Farnwedel phylogenetisch aus echten Gabelungen entstanden zu sein schiene, hier näher zu begründen, namentlich soweit die Pflanzenpaläontologie Auskunft zu geben vermag.

Sind 1. die Verzweigungsarten von vorn herein, als sie zum ersten Male auftraten, als echt-gabelige oder echt- und symmetrisch-fiederige (jedenfalls monopodial angelegte) oder als Combinationen aus diesen charakterisirt gewesen, oder 2. hat sich einer der beiden Verzweigungstypen im Laufe der Generationen aus dem anderen Typus entwickelt? — Das sind die beiden Fragen, die mir im Laufe meiner Studien über fossile Farnreste die Thatsachen immer wieder aufgedrängt haben, die meines Erachtens dafür sprechen, dass die Dichotomie eine ursprünglichere Verzweigungsweise ist.

Ueberblicken wir die Flora des Paläozoicums im Vergleich mit derjenigen der späteren Perioden und der Jetztzeit, so fällt leicht und eindringlich die Thatsache auf, dass die dichotome Verzweigung überhaupt, sowohl der Stämme, Blätter als auch der Blattnervatur, früher bei Weitem häufiger war als heute. Die nächsten recenten Verwandten der ausgestorbenen Lepidophyten (Lepidodendraceen und Sigillariaceen), also die recenten Lycopodiales, haben die echte Stamm-Dichotomie zum Theil auch heute noch beibehalten, aber es zeigen sich hier Mittelfälle, bei denen man eine sichere Entscheidung, ob echt-dichopodial oder -monopodial, nicht treffen kann, und endlich kommen (bei *Selaginella*) durchaus monopodiale Anlagen schon in den allerersten Zellen vor. Weiter hinten wird sich ergeben, dass bei dem Vergleich der Verzweigungsarten der ausgestorbenen und recenten Lycopodiales die Thatsache in Betracht zu ziehen ist, dass die recenten stets kleinere und oft kriechende Gewächse sind.

Man beachte, dass die Lepidophyten im Paläozoicum wesentlich der

1) Ueber einige Carbon-Farne. III. Theil. Jahrb. der Königl. preussischen geologischen Landesanstalt für 1891. Berlin 1893, p. 9.

Flora das Gepräge aufdrücken halfen und dass ihr Platz heute von Siphonogamen eingenommen wird, bei denen die Gabelverzweigung nur eine ganz untergeordnete Rolle spielt. Diese, speciell die Dicotyledonen, weisen aber Eigenthümlichkeiten auf, die den Gedanken, dass dichotomiale Verzweigung wenigstens früher bei ihnen ebenfalls beliebt war, durchaus rechtfertigen. Ich meine die Thatsache, dass nicht gerade selten bei Dicotyledonen die Keimblätter dichotome Ausbildung zeigen, und zwar in allen Uebergängen, wie bei so vielen Cruciferen, als schwache bis stärkere, durchaus symmetrische Zweilappung bis zu tiefer Spaltung und Theilung, wie bei Convolvulaceen (schön z. B. bei *Quamoclit vulgaris*) u. s. w. In dem Lehr-Herbarium des Institutes des Herrn Professor L. KNY, in der Königl. landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin, z. B. befinden sich noch die Beispiele: *Pterocarya caucasica* (mit zweimal-gegabelten Cotyledonen), *Eschscholtzia*, *Succoria balearica*, *Amsinckia intermedia*, *Fortunea sinensis*, alle mit auffallend dichotomen Cotyledonen. Zwischen den auffallend gabeligen Cotyledonen und den ungetheilten giebt es Uebergänge, welche für den Gedanken ausgenutzt werden können, dass die nicht dichotomen Keimblätter phylogenetisch aus dichotomen hervorgegangen sind. So sagt A. WINKLER¹⁾: „Bei *Iberis pinnata*, *Geranium*, *Erodium*, *Lupinus*, *Astragalus*, *Onobrychis* und *Fagopyrum* ist die Spreite in zwei ungleiche Hälften getheilt. Bei *Geranium* kommen aber zuweilen auch zwei gleiche Hälften vor,“ eine Erscheinung, die ich nunmehr als eine atavistische deuten würde, ebenso wie das ausnahmsweise Vorkommen von Doppelblättern bei Siphonogamen, für welches sogar A. BRAUN²⁾ die Entstehung durch „Dédoublirung“ in vielen Fällen anzunehmen geneigt ist. Von den Laubblatt-Monstrositäten bei Siphonogamen sind gerade zweitheilige Blätter merkwürdig häufig.

Um zu zeigen, dass auch andere Autoren die in Rede stehenden Thatsachen in derselben Weise deuten möchten, wie ich es thun möchte, dafür gebe ich im Folgenden die Schlussworte der KNY'schen Abhandlung über echte und falsche Dichotomie³⁾ wieder, in denen er zunächst darauf hinweist, „dass dichotome Verzweigung verhältnissmässig häufig bei Thalluspflanzen vorkommt, in den höheren Abtheilungen des Gewächsreiches dagegen viel seltener angetroffen wird.“ Er fährt dann fort: „Dabei ist es nun in hohem Grade bemerkenswerth, dass die primordialen Organe höherer Pflanzen (Cotyledonen der Blütenpflanzen, Primordialblätter der Keimpflanzen der Farnkräuter) in vielen Fällen dichotom getheilt erscheinen, während die späteren Blätter der-

1) Die Keimblätter der deutschen Dicotyledonen. Verhandl. des Bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 26. Jahrg., Berlin 1885, p. 35—36.

2) Sitzungs-Ber. der Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Berlin 1871, p. 6ff.

3) Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 18. Januar 1872, p. 11; vergl. eventuell den Abdruck in der Botanischen Zeitung, 1872, Spalte 708.

selben Pflanze eine durchgehende Blattspindel zeigen. Es ist dies eine neue Bestätigung des schon in so vielen anderen Beziehungen bewährten Entwicklungsgesetzes, dass die embryonalen Zustände höherer Pflanzen die entwickelten Zustände niederer Pflanzen vielfach wiederholen.“

Bei den Farnen ist es sehr auffällig, wie sehr die echte Gabeltheilung der Wedel gegen früher abgenommen hat. Zwei wesentliche Gruppen, welche also im Paläozoicum den Charakter der Flora bedingen halfen, die Farne und die Lepidophyten, zeigten eine besondere Neigung zur Dichotomie, während die heutigen Farne sowohl als auch die in physiognomischer Hinsicht als Vertreter der Lepidophyten anzusehenden Siphonogamen dem genannten Verzweigungsmodus im Ganzen abhold sind.

Betrachten wir die Calamariaceen, so ist wenigstens die eine Thatsache mit Rücksicht auf das Gesagte bemerkenswerth, dass die älteste Art dieser Familie, *Archaeocalamites radiatus* (*Calamites transitionis*), aus dem Culm und den Ostrauer-Schichten des productiven Carbons, mehrfach-gegabelte Blätter besass, während doch echte Dichotomien sonst bei den Equisetinen nicht mehr vorkommen.

Wie schon angedeutet, hat nicht nur der gabelige Verzweigungsmodus von Stengeln und Blättern auffallend im Verlaufe der Entwicklung der Pflanzenwelt abgenommen, sondern für die Blattnervaturen ist das Gleiche zu constatiren. Bleiben wir bei den Farnen, so muss hervorgehoben werden, dass die Paläopteriden, die namentlich für Culm und auch die Ostrauer (= Waldenburger) Schichten charakteristisch sind, ich meine die „Gattungen“ *Adiantites*, *Archaeopteris*, *Palaeopteris*, *Cardiopteris* und *Rhacopteris*, dass diese Gattungen alle in den Fiedern letzter Ordnung eines Mittelnervs entbehren und durch lauter gleichartige, parallel-fächerig verlaufende, gegabelte Nerven ausgezeichnet sind, während die Gattungen höherer Horizonte, z. B. die ganz überwiegende Zahl der Sphenopteriden und der Pecopteriden, von denen das Gros der Arten vom mittleren productiven Carbon (den Schatzlarer Schichten [= Saarbrücker Schichten]) bis zum Rothliegenden vorkommt, insofern höher organisirt sind, als in der Nervatur durch das Auftreten eines Mittelnervs mit Seitennerven, so dass fiederige Nervatur zu Stande kommt, eine Arbeitstheilung in der Ausbildung der die Nahrung leitenden Bahnen zu constatiren ist.

Ist die — allerdings kaum zu umgehende — Anschauung richtig, dass das Leben im Wasser geboren wurde, wie denn in der That Algen die ersten Gewächse gewesen sein dürften, die die Erde bewohnten, so können wir aus einer Betrachtung derselben Anhaltspunkte über die ursprünglichen Verzweigungsweisen gewinnen. Nun, dass bei diesen die Dichotomie eine grosse Rolle spielt, ist allbekannt. Immer wieder — wo wir hinblicken — zeigt sich das Walten der Dichotomie

bei älteren Formen; auch die Bryophyten sind ein Beispiel, bei denen die an den Anfang ihres Systems gestellten Abtheilungen, die damit auch als die älteren angenommen werden, die niederen Lebermoose nämlich (die Ricciaceen und die Marchantiaceen), sich durch Gabelungen ihres Körpers auszeichnen.

Wie das Gros der Algen, so sind ja auch die Ricciaceen Wasserpflanzen, und bei solchen sind Dichotomien, auch wenn es sich um hoch differenzirte Formen handelt, beliebt. Die Wasserblätter im Wasser lebender Siphonogamen sind bekanntlich meist im Interesse der Schaffung einer möglichst grossen Fläche, und um die einzelnen Theile mit möglichst verschiedenen Theilen des Wassers, u. a. behufs Aufnahme des gelösten Kohlendioxyds, in Berührung zu bringen, fein zertheilt, und die einzelnen Stücke gruppieren sich mit besonderer Vorliebe zu Gabeln. Sollte diese Erscheinung sich nicht als eine atavistische deuten lassen? Aus weiter unten Gesagtem wird die Berechtigung dieses Gedankens hervorleuchten. Er steht im Einklang mit der Aeusserung K. GOEBEL's¹⁾, „dass das Leben im Wasser ganz allgemein eine Hemmung in der Gewebeausbildung, eine Hintanhaltung der höheren Differenzirung bedingt,“ da das letztere atavistische Erscheinungen im Gefolge haben muss.

Bei phylogenetischen Betrachtungen, mit Zuhülfenahme der Paläontologie, hat man sich immer vor Augen zu halten, dass die paläontologischen Documente in einem Grade spärlich sind, der oft entmuthigend wirkt, dass in unserem Falle, sobald Farne auftreten, diese bereits eine hohe Differenzirung aufweisen, so dass sie sofort im Sinne der Systematik der recenten Pflanzen als echte Farne anerkannt werden können. Die Formen, welche sie mit einfachen Typen verbinden, sind nicht erhalten, und wir müssen mit Bedauern an die unermessliche Zeit denken, welche vor dem Auftreten echter Farne verflossen ist, weil aus ihr nichts für die Phylogenese dieser Gewächse Brauchbares erhalten ist. Soll man aber deshalb die Hände in den Schoss legen und nicht wenigstens den Versuch wagen, die spärlichen Daten, die wenigstens die ältesten und älteren erhaltenen Reste bieten, auszunutzen? Unter diesen Resten befindet sich immerhin eine ganze Anzahl, die in interessanter Weise von den heutigen Arten abweicht und mit diesen verglichen und in eine Reihe gestellt es gestatten, bis zu einem gewissen Grade Schlussfolgerungen auf die fehlenden Vorgänger zu ziehen.

Die Betrachtung dieser Reihe will ich mit dem uns Bekanntesten beginnen, d. h. mit dem Hinweise, dass die Wedel der recenten Farnarten ganz überwiegend durchweg fiederige Gliederung besitzen und im Ganzen eiförmige Gestalt zu haben pflegen. Auffallend häufig zeigt

1) Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 244. Marburg 1893.

sich als Abweichung von der Norm bei Arten von dem in Rede stehenden Typus des Wedel-Aufbaus eine Dichotomie des Wedels, je nach den Exemplaren in verschiedener Höhe desselben¹⁾. Unterhalb der Gabel und an den beiden Gabelästen befinden sich dann Fiedern erster Ordnung, ganz von der Gliederung solcher Fiedern an normalen Exemplaren, so dass also nur die Gabelung eine Abweichung bietet. Bei der Häufigkeit dieser Erscheinung ist man umsomehr berechtigt sie als eine atavistische aufzufassen, als im productiven Carbon eine ganze Anzahl Arten den geschilderten Aufbau normaler Weise zeigen. Ich habe ihn l. c. p. 15 und 16 als Hoeninghausi-Aufbau bezeichnet, weil er u. a. bei der häufigen *Sphenopteris Hoeninghausii* des productiven Carbons auftritt. (Vergl. die von mir gebotene Abbildung²⁾ eines grossen Wedelrestes der genannten Art). Nur dadurch verschieden von dem Hoeninghausi-Aufbau, dass das unter der Gabel befindliche Spindelstück nackt ist, d. h. keine Fiedern trägt, zeigt sich z. B. *Archaeopteris Tschermakii* Stur³⁾.

Die Gabeltheile selbst und die Fusstücke sind freilich in diesen Fällen so typisch fiederig, dass sie weiter keine Brücke zu der Anschauung bieten, dass auch die einzelnen Stücke dieser Theile phylogenetisch aus echten Gabeln hervorgegangen sind, ebensowenig wie man aus blosser Betrachtung und Untersuchung einer recenten Art mit normal-fiederigen Wedeln ohne Anstellung von Vergleichen in der Lage ist, zu dem Schluss zu kommen, dass der Wedel-Aufbau ihrer Vorfahren echt-gabelig war. Die verlangten Brücken sind aber, so gut sie verlangt werden können, vorhanden.

Zunächst sei daran erinnert, dass es als Variation des typischen Baues oft genug vorkommt, dass auch die Fiedern höherer Ordnungen bei recenten Farnen wohl entwickelte Gabelungen zeigen, wie z. B. bei allbekannten Garten-Formen von *Aspidium filix femina* und *Aspidium filix mas.* Gehen wir auf die fossilen Farne über, so wären u. a. die folgenden von mir ausgewählten Fälle als „Brücke“ von grossem Werth.

So zeigt ein von GÖPPERT⁴⁾ abgebildetes *Callipteris*-Wedelstück ohne Weiteres die Berechtigung der Annahme dichotomen Aufbaues des ganzen Wedels. Das Stück, Fig. 1, bildet hinsichtlich der Verzweigung seiner Achsen genau ein Mittelding zwischen echt-gabeliger und fiederiger Verzweigung, so wundervoll, wie es gar nicht besser er-

1) Vergl. z. B. die Zusammenstellung solcher einheimischen Abnormitäten bei R. SADEBECK und A. BEHR l. c.

2) Ueber einige Carbonfarne. II. Theil. Jahrb. der Königl. preuss. geolog. Landesanstalt für 1890 (Berlin 1891). Taf. VII.

3) Taf. XII. In der Culm-Flora des mährisch-schlesischen Dachschiefers. Wien 1875.

4) Foss. Fl. der perm. Farne. Cassel 1864—1865, Taf. XIII.

dacht werden könnte. Bezeichnen wir die geförderten, sich weiter verzweigenden Gabelzweige stets mit *a*, die aus der erstrebten Hauptachse mehr oder minder bei Seite geschobenen Zweige mit *b*, so sehen wir, dass an dem Exemplar die erste Gabel noch vollständig constatirbar ist, nur dass der Zweig *a* weiter verzweigt ist; der Zweig *b* ist bemerkenswerth lang, vielleicht war er sogar so lang wie der Theil 1—6. Die zweite Verzweigung würde, da *1a* und *2a* gleiche Stärke besitzen und

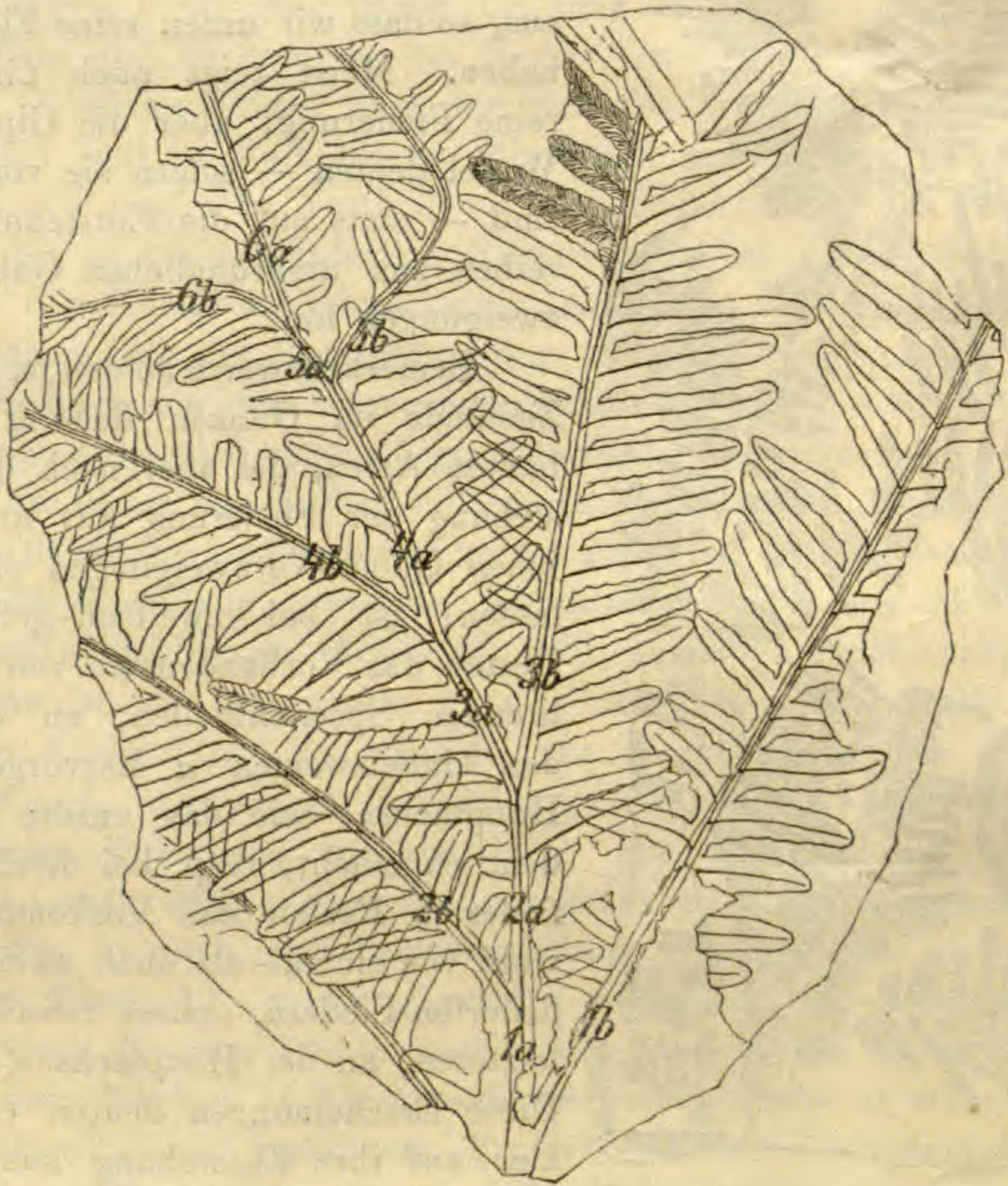


Fig. 1. *Callipteris*.

In der Hälfte der natürlichen Grösse. Nach GÖPPERT¹⁾.

eine Gerade bilden, für sich allein, ohne Kenntniss des übrigen Wedel-Aufbaues die Entstehung aus einer Gabel nicht ergeben: hier ist Zweig *b* ganz unterlegen, so dass man im vorliegenden fertigen Zustande nur von einer Fieder-Verzweigung sprechen kann. Die Gabeln 3 und 4 zeigen wieder das Verhältniss wie 1, die Verzweigung 5 diejenige von 2,

1) Die Clichés sind freundlichst von FERD. DÜMLER's Verlagsbuchhandlung in Berlin hergeliehen worden; sie sind für meine in Vorbereitung begriffenen Elemente der Pflanzenpaläontologie bestimmt.

und 6 endlich ist wieder eine vollkommene Gabel. Es findet also ein Laviren statt: Der Wedel baut sich entwicklungsgeschichtlich gabelig auf, strebt aber als fertigen Zustand Fiederung zu erreichen. Vorzüglich schön ist das auch an einem von R. ZEILLER abgebildeten¹⁾ grossen Wedelstück von *Callipteridium pteridium*, vergl. unsere Copie Fig. 2, zu sehen. Die oberste Gabel kann nicht deutlicher sein; all-

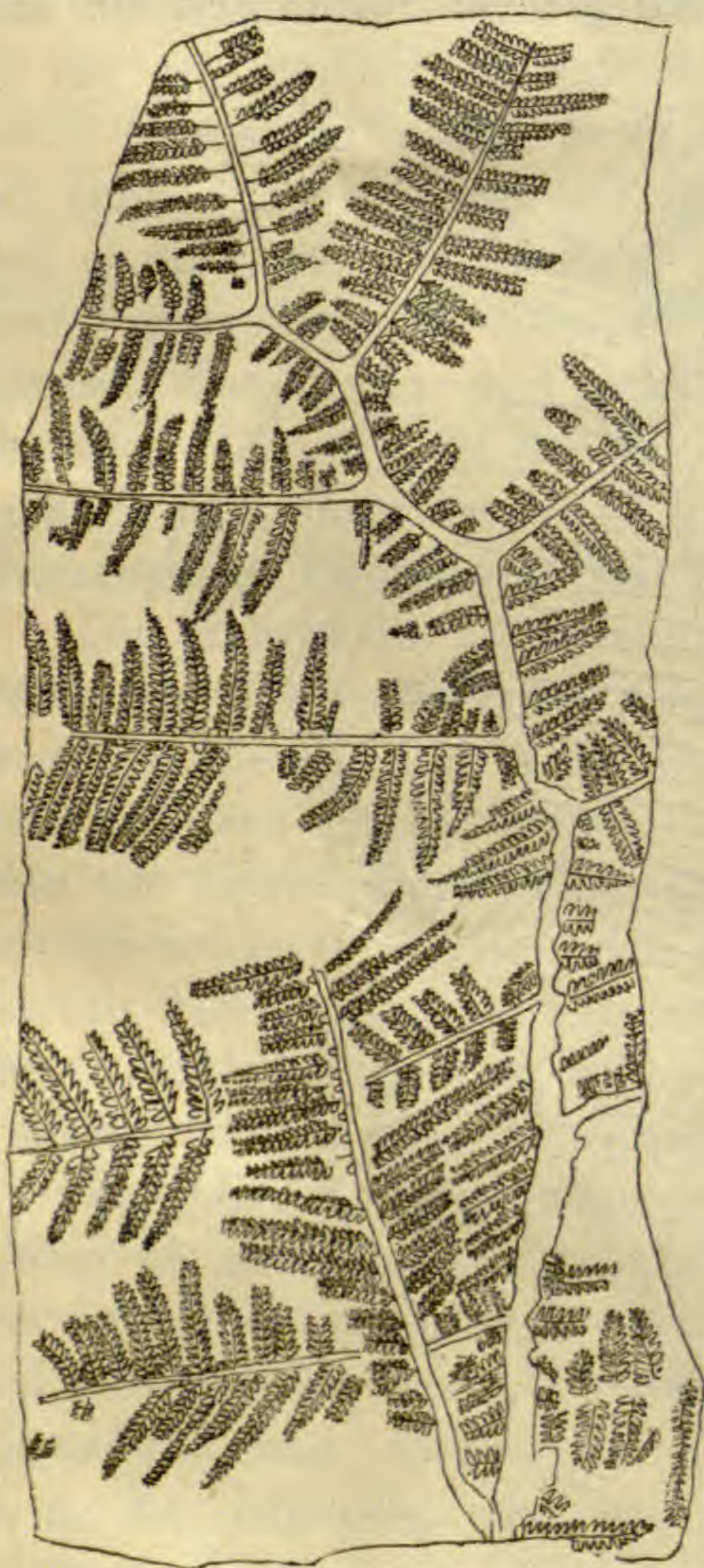


Fig. 2. *Callipteridium pteridium*.
In $\frac{1}{10}$ der natürl. Gr. Nach ZEILLER.

mählich am Wedel herabsteigend, löschen sich die Gabeln immer mehr aus, so dass wir unten reine Fiederung haben. Meist zeigt auch *Callipteris* reine Fiederung, aber die Gipfel der Wedel deuten — sofern sie vorhanden sind — stets auf die Entstehung derselben aus ursprünglichen Gabel-Verzweigungen hin.

Bemerkenswerth an den im fertigen Zustande im Ganzen fiederig aufgebauten Arten, die aber noch die Entstehung der Fiederung aus ursprünglichen Gabel-Verzweigungen erkennen lassen, ist bei zweifach-gefiederten Resten das Vorhandensein von assimilirenden Spreitentheilen, an der aus den Gabelzweigen *a* hervorgehenden Hauptachse, wie das unsere Figur 1 deutlich macht, resp. bei dreifach-gefiederten Resten das Vorkommen sowohl von einmal- als auch zweimal-gefiederten Fiedern, erstere zwischen den letzteren, an der Hauptachse (Fig. 2). Diese Erscheinungen deuten ebenfalls klar auf ihre Entstehung aus Gabelzweigen (*a*) hin. Bei der Arbeitheilung, die durch allmähliche Ausbildung einer Hauptspindel als Haupt-

träger und Hauptleitbahn im Gegensatz zu den zu Seitenträgern und Nebenleitbahnen werdenden Gabelzweigen *b* eintritt, verschwinden die nicht mehr getheilten resp. weniger als die anderen getheilten Hauptspindel-Fiederchen bei Arten, die schon in der Entwicklung ihrer Wedel rein fiederige Verzweigung erreicht haben; nur sehr selten kommt es heute als Erinnerung an die Phylogenese des fiederigen Aufbaues noch vor, dass Fiederchen letzter Ordnung noch an der Hauptspindel

1) Terrain houill. de Commeny. Flore foss. I. Partie, Taf. XIX, Fig. 1. Saint-Étienne 1888.

bemerkbar werden, wie bei der recenten Art *Aspidium decursive-pinnatum* Kunze. Dieses eigenthümliche, ausnahmsweise Vorkommen wäre somit durch das Vorausgehende hinreichend erklärt. Die *Neuropteris gigantea* der Schatzlarer Schichten des Carbons und andere Arten bietet einen Uebergang¹⁾ zwischen der eben genannten recenten Art und dem *Callipteris*-Exemplar (Fig. 1), insofern als die *Neuropteris gigantea* nur noch an der äussersten Spitze der Hauptspindel eine typische Gabelung besitzt, sonst rein fiederig erscheint, dabei aber wie *Callipteris* Fiederchen letzter Ordnung an der ganzen Hauptspindel trägt. Hier und da kommen bei dieser *Neuropteris* Verzweigungen vor, die zur Gabelung neigen auch inmitten des Wedels. Unsymmetrische Farnwedel sind im Paläozoicum überhaupt merkwürdig häufig²⁾, vor allem durch ungleiche Vertheilung aller Uebergänge von zweifellosen Gabeln bis zu typisch-fiederiger Verzweigung: es veranschaulicht dies deutlich den Kampf zwischen beiden Arten von Verzweigungen.

Nehmen wir die Entstehung der fiederigen Verzweigung aus der echt-gabeligen aus den angegebenen Gründen als richtig an, so erklären sich auch noch andere Eigenthümlichkeiten nunmehr in leichtester Weise, die bisher nur zusammenhangslos hingenommen werden mussten.

Die fiederigen fossilen Farne zeigen auffallend oft katadromen Aufbau mit verhältnissmässig grösseren katadromen Fiederchen als die entsprechenden anadromen. Diese oft recht auffällige Erscheinung erklärt sich nunmehr, die entwickelte Ansicht unterstützend, ohne Weiteres.

Die Auslöschung der Gabeln zur Erreichung reiner Fiederung vollzieht sich, wie wir an Beispielen gesehen haben, allmählich. Der allmähliche Uebergang markirt sich, wie schon weiter oben angedeutet, auch darin, dass die zur Seite geworfenen Gabelzweige *b* (vergl. Fig. 1) noch gern bemerkenswerth gross bleiben. Denken wir uns den Zweig *1b* weiter gegabelt, so würde, da die geförderten Zweige gern die dem Lichte zugewendeten sind, der untere Gabelast des grossen Zweiges *1b* herabgeschlagen werden, und er würde als bemerkenswerth grosse katadrome „Fieder“ auffallen. Besonders instructiv ist in dieser Hinsicht das von mir früher³⁾ beschriebene und abgebildete Stück von *Palmatopteris furcata* (Fig. 3) aus den Schatzlarer Schichten. Die Ausweichung der Hauptspindel an der Ansatzstelle der Fieder 1 deutet auf ihre Gabelzweig-Natur hin, und die Fieder 1 ist selbst noch in ihrer ersten Verzweigung rein gabelig; die Fiedern 2 bis 7 zeigen ebenfalls durch den allmählichen Uebergang die Entstehung ihrer Verzweigungen aus Gabeln, aber die katadromen Zweige sind schon abwärts gedrückt und machen so den weiteren Wedel-Aufbau allmählich

1) Vergl. meine Abbildung von *N. gigantea* in Carbonfarne III, Taf. II, III und IV.

2) Vergl. auch meine Auseinandersetzung in Carbonfarne III, p. 26ff.

3) Carbonfarne III.

zu einem fiederig-katadromen. Da diese katadromen Gabelzweige durch die Grösse, die sie zunächst noch besitzen, leicht darunter stehende Spreitentheile verdecken, so wird es deshalb und vielleicht auch aus Gründen des Gleichgewichts von Vortheil für die Pflanze, wenn diese Zweige kleiner werden: der Kampf um's Dasein wird sie zurückbilden müssen.

Die paläozoischen Formen zeigen meist katadromen, die recenten meist anadromen Aufbau; in letztem Falle wären nach dem Gesagten die nach der Basis des Wedels hingewendeten ursprünglichen Gabelzweige der Fiedern 1. Ordnung als die geförderten anzunehmen, so



Fig. 3. Vollständigstes bisher gefundenes Wedelstück von *Palmatopteris furcata*. Aus den Schatzlarer (Saarbrücker) Schichten des Carbons. In $\frac{1}{2}$ der natürl. Gr. (Sammlung der kgl. preuss. geolog. Landesanstalt.)

dass hier der übliche Wechsel der nicht geförderten Zweige — die ja gern abwechselnd rechts und links von den aus Gabelfussstücken hervorgehenden Mittelachsen liegen — den Ausschlag giebt.

Nach alledem scheinen mir also die Thatsachen die Annahme zu fordern, dass der echt-fiederige Wedel-Aufbau in allen seinen Theilen phylogenetisch aus dem echt-gabeligen hervorgegangen ist. Die hauptsächlichsten dieser Thatsachen sind also:

1. Die merkwürdig oft unsymmetrische Ausgestaltung der paläozoischen Wedel, die sich namentlich durch den Wechsel von Gabelungen und Fiederverzweigungen, sowie Uebergängen zwischen beiden kund thut.

2. Das häufige Vorkommen decursiver, also die Hauptspindel bis zu den Spindeln vorletzter Ordnung bekleidender Fiederchen letzter Ordnung bei sonst zweifach-gefiederten Arten, oder allgemeiner ausgedrückt, das Vorkommen von Fiedern zwischen solchen, die einmal mehr gefiedert sind als die ersteren (*Callipteris*, *Callipteridium*, *Neuropteris gigantea* u. a.).

3. Die häufige Erscheinung verhältnissmässig grosser katadromer Fiederchen an der Basis der Spindeln 2. Ordnung (*Ovopteris*-, *Palmatopteris*- und andere Arten) und

4. Die überwiegend rein gabelige Nervatur mit Zurücktreten von Mittelnerven bei den ältesten Farn-Arten (wie bei den Paläopteriden).

Diese und andere Eigenthümlichkeiten, die im Vergleich mit den recenten Arten auffallen, bedürfen einer Erklärung, die durch die erwähnte Annahme hinreichend gegeben ist.

Es drängt sich nun noch die Frage auf: warum hat der fiederige Aufbau der Blätter den gabeligen verdrängt, warum beherrscht auch die Baumvegetation unserer Tage die rispige Verzweigung der Stamm- und Stengeltheile im Vergleich zu der vorwiegend gabeligen des Paläozoicums?

Die Antwort liegt auf der Hand.

Stellen wir der Praxis die Aufgabe, ein Gerüst zu bauen, so dass an demselben möglichst viele Flächen dem Lichte ausgesetzt sind, so wird sie die Träger der Flächen, die Auszweigungen des Gerüsts, aus mechanischen Gründen, abgesehen von Rücksichten der Materialersparniss, nach Möglichkeit so gestalten müssen, dass dieselben nicht durch zu weites Ausgreifen in die Luft hinein die Hauptachse zu stark belasten, denn je weiter die Flächen von dieser Achse hinweg gebracht werden, um so stärker wird vermöge des Hebelgesetzes die Inanspruchnahme der Hauptachse und der Ansatzstellen der Zweige. Ein Abbrechen von Zweigen durch Eigenbelastung und Mitwirkung von Wind und Wasserbenetzung durch Regen, die nicht gering anzuschlagen ist¹⁾, wird hier um so leichter sein. Ein Aufbau des Gewächses aus Gabelverzweigungen wird zwar durch Schaffung einer halbkugelförmigen Krone die Flächen (Blätter) in günstigste Beziehung zum Lichte bringen, aber die Entfernungen der einzelnen Punkte der Kugeloberfläche von der Hauptachse sind hierbei so grosse, dass — wie leicht zu berechnen — die mechanische Inanspruchnahme des Verzweigungssystems ausserordentlich bedeutender ist als bei Bildung einer sich der Eiform

1) Vergl. STAHL, Regenfall und Blattgestalt. Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg, XI. Leiden, 1893, p. 121.

nähernden Krone von derselben Oberflächengrösse wie die Halbkugel, weil bei einer solchen Krone die lichtbedürftigen Flächen nicht so weit von der Hauptachse angebracht zu werden brauchen wie im ersten Falle, und dabei die Flächen doch ausgiebig dem Lichte ausgesetzt sind. Der Uebergang der echt gabeligen Verzweigung, welche die Halbkugelform erzeugt, zur traubig-rispigen, welche die Eiform erreicht, ist sehr leicht, und es ist daher begreiflich, wenn im Kampfe um's Dasein aus der ersteren die letztere entstanden ist.

Was in mechanischer Beziehung von den Trägern, den Stengelorganen gilt, gilt auch von den Flächen, von den Blättern. Ein dichotom verzweigtes Blatt nähert sich in seiner Gestalt dem Kreise, ein fiederig verzweigtes dem auf einer Fläche gezeichneten Ei. Bei letzterem findet sich die Hauptmasse der assimilirenden Fläche wesentlich näher der Ansatzstelle des Blattes als bei dem sich der Kreis- oder Halbkreisform nähernden Blatt. Die Eiform der Blätter, welche heute herrscht, ist also aus mechanischen Gründen vorzuziehen und der Kampf um's Dasein hat daher dieser Form zum Siege verholfen.

Kommt das Hebelgesetz nicht in Frage, so handelt es sich für die Pflanze ausschliesslich darum, dem Lichte ausgesetzte Flächen zu erzeugen und die mannigfachsten Richtungen im Ernährungssubstrat einzuschlagen, wie das bei Wasserpflanzen der Fall ist. Für diese, die specifisch etwas leichter als Wasser sind, kommt die Hebelwirkung der Schwerkraft nicht in Betracht. Hier ist die Kugel- und Kreisform angebracht, und wir sehen in der That, dass die Wasserblätter gern dichotom gebaut sind und dass die auf der Oberfläche des Wassers schwimmenden Blätter verhältnissmässig weit öfter sich der Kreisform nähernde Gestalten zeigen als die Blätter der Landpflanzen.

Die auffällige dichotome Verzweigung grosser Pflanzenarten des Paläozoicums wäre nach dem Gesagten sonach durch ihre Abstammung von Wasserpflanzen zu erklären, resp. diese Thatsache könnte benutzt werden, um die Eingangs dieser Arbeit schon erwähnte Ansicht der Herkunft der Landpflanzen von Wasserpflanzen stützen zu helfen.

Wenn die Entwicklung der heutigen Farne auch die Ansicht von der Entstehung ihres fiederigen Aufbaues nicht unterstützen würde, so könnte das doch nicht im allermindesten zu dem Schluss berechtigen, dass auch phylogenetisch stets echte Fiederung vorhanden gewesen sei. Nicht alle, nur einige wenige Eigenthümlichkeiten der Vorfahren behält die ontogenetische Entwicklung einer Art zurück. Wenn wir z. B. mit Recht die Endranke der Laubblätter der berankten *Vicia*-Arten für homolog dem Endblättchen der unberankten *Vicia*-Arten halten, so ist eben damit ausgesprochen, dass die Vorfahren der berankten Arten an Stelle der Ranke ein Endblättchen besessen haben. *Vicia sativa* besitzt Ranken; die von mir¹⁾ bekannt gegebene Varietät *imparipinnata*

1) Vergl. meine „Illustrierte Flora“. 4. Aufl. Berlin 1889, p. 401.

dieser Art jedoch keine, aber an Stelle der Ranke oft ein kleines Laubblättchen. Letztere Erscheinung als Atavismus anzusehen wird in heutiger Zeit kaum irgend Anstoss finden, und doch kann man das entwicklungsgeschichtlich an der berankten Form nicht nachweisen. In der Entwicklungsgeschichte sprechen sich zwar vielfach und oft Erinnerungen an die Gestaltungsverhältnisse der Vorfahren aus, aber diese Erinnerungen können mit der Zeit ebenso schwinden, wie andere Eigenthümlichkeiten der Vorfahren geschwunden sind. Es ist wohl annehmbar — unter Voraussetzung der Richtigkeit der entwickelten Ansicht über den Zusammenhang des dichopodial und monopodial angelegten Aufbaues —, dass die Farne in den fossilen Uebergangsstadien auch bei fiederig erscheinendem Wedelaufbau in ihren Vegetationspunkten noch deutlich dichopodiale Anlage gezeigt haben, wie das z. B. bei gewissen recenten Arten trotz monopodial erscheinender Sprossverkettung noch heute der Fall ist: bei dem GÖPPERT'schen *Callipteris*-Exemplar wird man das ohne Weiteres annehmen dürfen. Dass aber bei den Farnen schliesslich auch die dichopodiale Anlage verschwindet, wäre durchaus verständlich und keinesfalls principiell abzuweisen.

Ich betone das, weil gewöhnlich schlechtweg von einer Scheitelzelle oder einer Scheitелkante der Farnwedel gesprochen wird, so dass es hiernach den Anschein gewinnt, als wiesen die Zellen der Wedelspitze von vornherein auf rein fiederige Verzweigung hin. Eine genauere Betrachtung des Sachverhalts gemahnt jedoch diesbezüglich zur Vorsicht. R. SADEBECK sagt nämlich ausdrücklich in seiner Abhandlung über die Entwicklung des Farnblattes¹⁾, dass bei vielen Farnen im jugendlichsten Zustande des Wedels „die beiden durch die erste Tangentiale und die erste Radiale entstandenen, neuen Randzellen sind gleichwerthig: jede dieser beiden Zellen wird zur Mutterzelle (Marginal-Scheitelzelle) einer sympodialen weiteren Ausbildung.“ Ferner: „Die das Längenwachsthum des Blattes bewirkende, an der Spitze desselben befindliche, keilförmig zugespitzte Scheitelzelle, hat in ihrer Function ein begrenztes Wachsthum; sie wird . . . in eine Marginal-Scheitelzelle umgewandelt und das Wachsthum der Blattspreite wird dadurch ein in allen Theilen gleichartiges.“ In der 1873er Abhandlung²⁾ sagt er von der Entwicklung von *Asplenium*-Wedeln, dass sie bis zu einem gewissen (noch sehr jugendlichen) Stadium „ganz auf echter Dichotomie beruhen“. Die Ontogenese weist also hier schlagend auf echt dichotom verzweigte Vorfahren.

Hinsichtlich der Entwicklung der Nervenverästelung sagt SADE-

1) Berlin 1874, p. 15. Vergl. auch die Abhandl. desselben Autors „Zur Wachsthumsgeschichte des Farnwedels“ (Verhandl. des Bot. Ver. der Prov. Brandenburg, 15. Jahrg.), Berlin 1873.

2) p. 121.

BECK, dass sie auf echter Dichotomie beruhe, er nennt daher den Verlauf der Nerven sympodial-dichotom. Also auch die Entwicklungsgeschichte des Farnwedels lässt sich sehr wohl für die hier begründete Beziehung zwischen dem echt gabeligen und fiederigen Aufbau verwerthen, ja die Annahme dieser Beziehung erklärt die Eigenthümlichkeiten der Entwicklungsgeschichte des Wedels, die l. c. nachzusehen ist.

Lässt es sich also begründen, dass die echt dichotome Verzweigung bei vielen Pflanzen die ursprüngliche war, so wird man auch über die Farne hinausgehen und ganz allgemein bis auf Weiteres und Besseres annehmen dürfen, dass überhaupt alle monopodial angelegten (also incl. der sympodialen und pseudodichotomen) Verzweigungsarten ursprünglich, phylogenetisch, aus echt dichopodialen hervorgegangen sind.

C. V. NAEGELI¹⁾ sagt: „Auf der untersten Stufe sind die Verzweigungen unregelmässig und unbestimmt.“ „Im weiteren phylogenetischen Verlaufe scheiden sich zwei gleichwerthige Typen, A_1 und B_1 , aus.“ A_1 die Verzweigung ist untergipfelig (racemöser oder botrytischer Typus). B_1 die Verzweigung ist übergipfelig (cymöser Typus).

Das Vorangegangene begründet nun aber, dass die heutigen Verzweigungen der Embryophyten aus echten Dichotomien hervorgegangen sein dürften, dass also hier nicht von vornherein monopodial angelegte Verzweigungen vorhanden gewesen sind. Hier würde gelten:

1. Die Verzweigungen sind dichotom.
2. Die Verzweigungen sind im fertigen Zustande racemös oder cymös.

Die Annahme NAEGELI's²⁾: „Die Verzweigungen einer Pflanze sind auf den untersten Stufen einer jeden phylogenetischen Reihe qualitativ einander gleich,“ passt auch auf die dichotome Verzweigung, denn erst in den typischen Fällen 2 findet eine Arbeitstheilung in Haupt- und Nebenträger resp. Leitbahnen statt.

Sollten nun ihrerseits die echten Dichotomien aus „unregelmässigen und unbestimmten“ Verzweigungs-Typen hervorgegangen sein, also solchen, die durcheinander dichopodial und monopodial sind, deren einzelne Zweige bezüglich Länge und Ausgestaltung keinerlei Symmetrie zeigen, so wären für die Embryophyten phylogenetisch drei Entwicklungsstufen anzunehmen, nämlich:

1. Die Verzweigungen sind unregelmässig und unbestimmt.
2. „ „ „ „ dichotom.
3. „ „ „ „ im fertigen Zustande racemös oder cymös.

1) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884, p. 383 ff. und 480 ff.

2) l. c. p. 383.

Die monopodialen Verzweigungen von Stufe 1 und 3 wären dann theoretisch-morphologisch verschieden aufzufassen, diejenigen von Stufe 1 wären von vorn herein monopodial, diejenigen von Stufe 3 phylogenetisch aus echten Dichotomien hervorgegangen.

38. C. Wehmer: Zur Frage nach dem Werth der einzelnen Mineralsalze für Pilze.

Eingegangen am 22. Juni 1895.

Die Frage nach der Bedeutung der Mineralstoffe für die pilzliche Ernährung, speciell auch nach der sogenannten Vertretbarkeit gewisser Elemente durch chemisch nahestehende, ist — nachdem sie eigentlich seit den Arbeiten NAEGELI's¹⁾ geruht — neuerdings wieder in Fluss gerathen. Es darf das wohl als eine erfreuliche Erscheinung bezeichnet werden, denn bei niemandem, der die bezüglichen Veröffentlichungen des verdienten Münchener Forschers näher kennt, kann ein Zweifel über die Nothwendigkeit einer mehr den heutigen Anforderungen entsprechenden Nachuntersuchung bestehen. In diesem Sinne sprach ich mich übrigens auch bereits bei Gelegenheit einer früheren die Mineralstofffrage berührenden Mittheilung²⁾ aus.

Im Verlauf des letzten Jahres wurde die Frage von zwei Seiten gleichzeitig in Angriff genommen. Nachdem MOLISCH³⁾ zunächst im Jahre 1892 Mittheilungen über die Bedeutung des Eisens für den Stoffwechsel von *Aspergillus niger* veröffentlichte, folgten diesen kürzlich solche über die einiger anderer Mineralstoffe⁴⁾ von eben demselben sowie andererseits von W. BENECKE⁵⁾. Ich selbst bin mit gleichen Untersuchungen schon seit geraumer Zeit (1890/91) beschäftigt; ausführliche Mittheilung darüber mache ich in Kürze a. a. O., und wenn ich hier beiläufig auf die Sache eingehe, so ist das nicht nur, weil

1) „Botanische Mittheilungen“ B. III. p. 476 u. f. — Als einzige spätere Mittheilung darf wohl die von WINOGRADSKY über die Ernährung des Kahmpilzes (*Saccharomyces Mycoderma*) gelten. (Arbeiten der Petersburger Naturf.-Ges. 1894. XIV. Heft II). Bezüglich der sonstigen Litteratur sei auf die Lehrbücher von PFEFFER und FRANK verwiesen.

2) Botan. Zeitung 1891. („Oxalsäureentstehung bei Pilzen“) p. 82 des S. A.

3) „Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen“. Jena (FISCHER) 1892.

4) „Die mineralische Nahrung der niederen Pilze.“ Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-naturw. Cl. B. CIIL. Abth., I. October 1894.

5) „Ein Beitrag zur mineralischen Nahrung der Pflanzen“. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1894. Generalvers.-Heft, p. 105—117.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Potonié Henry

Artikel/Article: [Die Beziehung zwischen dem echt-gabeligen und dem fiederigen Wedel-Aufbau der Farne. 244-257](#)