

## 58. H. Potonié: Die Pericaulom-Theorie.

Eingegangen am 28. October 1902.

Einige Autoren, die auf meine Pericaulom-Theorie und überhaupt auf meine Auseinandersetzungen zur Morphologie Bezug genommen haben, haben dabei Irrthümer begangen, obwohl die von mir veröffentlichten, auf diese Theorie bezüglichen Sätze ihrem Sinne nach durchaus klar sind. Auch hinsichtlich des Historischen zeigt sich, dass die Autoren die verschiedenen Ansichten, die in der Entwicklung der botanischen Morphologie in Frage kommen, oft, und zwar aus ungenügender Kenntnissnahme der älteren Litteratur, nicht richtig wiedergeben.

So werden die z. B. von GAUDICHAUD, C. H. SCHULTZ, HOFMEISTER und mir vertretenen Ansichten, die trotz gewisser Anklänge an einander doch ganz wesentliche Verschiedenheiten aufweisen, dennoch hier und da als wesentlich übereinstimmend angesehen. Spricht doch z. B. ein Autor<sup>1)</sup> von der durch mich „wieder in's Leben gerufenen Anaphytosen-Theorie von GAUDICHAUD“, obwohl GAUDICHAUD's Theorie als die Phyton-Theorie (*théorie phytonaire*) zu bezeichnen ist, während die Anaphytosen-Theorie von dem Berliner Universitätsprofessor SCHULTZ stammt, und meine eigene Theorie (die Pericaulom-Theorie) von den beiden vorgenannten gänzlich verschieden ist.

Ein anderer Autor<sup>2)</sup> verwechselt die Pericaulom-Theorie mit der Berindungs-Hypothese HOFMEISTER's, und doch habe ich geglaubt, dass eine auch nur flüchtige Kenntnissnahme der Litteratur genüge, um den wesentlichen Unterschied schnell zu erkennen.

Wenn es mir nun auch durch die vorliegende Veröffentlichung darauf ankommt, meine Pericaulom-Theorie etwas ausführlicher darzulegen, so ist es doch aus dem angegebenen Grunde, um also irrthümlichen Ansichten entgegen zu treten und sie in Vergleich mit älteren, mehr oder minder ähnlichen Theorien richtig beurtheilen zu können, geboten, sich vorher kurz historisch zu orientiren. Da aber statuten-gemäss die in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft zu veröffentlichenden Abhandlungen eine bestimmte Länge nicht überschreiten sollen, habe ich die historischen Auseinander-

1) K. SCHUMANN, Ueber die weiblichen Blüthen der Coniferen. Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg, Berlin 1902, S. 75.

2) FRIEDRICH TOBLER, Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Berlin 1901, S. 102 ff.

setzungen an anderer Stelle geboten<sup>1)</sup>. Hier sollen nur diejenigen Autoren herangezogen werden, die dort nur nebenbei oder gar nicht erwähnt wurden.

Zum Verständniss meiner Theorie von dem morphologischen Aufbau der höheren und höchsten Pflanzen ist daran festzuhalten, dass mir in erster Linie daran gelegen ist, den Versuch zu machen, auf Grund der bisherigen Thatsachen der gesammten Botanik (auch der Palaeobotanik) das phylogenetische Werden der Pflanzenformen, die phylogenetische Entstehung des Aufbaus der höheren Pflanzen zu verstehen. Die Theorie, die ich diesbezüglich zu bieten habe, hat sich durch meine palaeobotanischen Studien, ich möchte sagen, allein ausgestaltet.

Eine Bekämpfung derselben bloss durch entwicklungsgeschichtliche Thatsachen ist nicht angängig; es bleibt daher nur übrig, in erster Linie die fertigen Zustände der fossilen und recenten Pflanzen in ihrer formalen Aneinanderknüpfung in Rücksicht zu ziehen, denn die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen dürfen zwar einer morphologischen Theorie nicht widersprechen, da Ontogenie und Phylogenie zusammengehören, allein man darf von der Entwicklungsgeschichte (der Ontogenie) nicht erwarten, dass sie morphologische Theorien positiv und unbedingt stützen müsse. Es hiesse das verlangen, dass jedes Individuum in seiner Entwicklung ab ovo all und jede Eigenthümlichkeiten sämtlicher Vorfahren wiederhole, während die Thatsachen dafür sprechen, und es auch viel näher liegt, anzunehmen, dass die Organismen in ihrer individuellen Entwicklung möglichst schnell, also auf dem kürzesten Wege ihren fertigen Zustand zu erreichen trachten. ERNST MEHNERT<sup>2)</sup> z. B. weist sogar darauf hin, dass functionell hochstehende Organe sehr häufig früh, oft vor ihren phyletischen Mutterorganen angelegt werden, dass sich dementsprechend atavistische Bildungen spät entfalten<sup>3)</sup>. Er kommt zu dem Schluss: Die individuelle Entwicklung ist nicht eine nur verkürzte, sondern eine im Einzelnen verschobene Wiederholung der phyletischen; die Abweichungen werden durch die functionelle Höhe oder Bethätigungsstärke des Organs beherrscht. In der individuellen Entfaltung ist die Ausbildung jedes Einzelorgans ein relativ selbstständiger Vorgang. Entwicklung oder Rückbildung tritt ein durch Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Kräftigung oder Verkümmern des Organs.

1) Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie, mit besonderer Rücksicht auf die Pericaulom-Theorie. Naturwissenschaftl. Wochenschrift. Jena 1902, Neue Folge, Bd. II. Nummern vom 5. bis 19. October.

2) Biomechanik, erschlossen aus dem Princip der Organogenese. Jena 1898.

3) So wird das Herz eher als Arterien und Venen angelegt, diese werden eher als die Blutkörperchen gebildet etc.

Es ist daher von vorn herein ein verkehrtes Beginnen, von der Entwicklungsgeschichte definitive Antworten auf phylogenetische Fragen zu beanspruchen. Eine Entscheidung, ob im Verlaufe der Generationen die Basalstücke, deren Gipfel die Blätter der höheren Pflanzen sind, mit dem Träger (der Achse) zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen sind, vermag die Entwicklungsgeschichte am Individuum nicht zu liefern.

Um zu einem Verständniss der Pericaulom-Theorie zu gelangen, ist es nöthig, wenigstens in aller Kürze auf die von mir vertretene morphologische (phylogenetische) Entwicklung der Pflanzen einzugehen.

Die Gestaltungen der Organismen sind ein Product aus ihrer materiellen Zusammensetzung und den Einflüssen der Aussenwelt, kurz: die Bestimmungsgründe ihrer Formen sind innere und äussere. Gelangen die Organismen in andere Verhältnisse, oder ändert sich ihre Umgebung, so suchen sie sich derselben anzupassen, wodurch sie sich — falls sie die Anpassung erreichen — umgestalten. Wir haben dann Anpassungscharaktere. Die verschiedensten Organismen können sich gleichen Verhältnissen anpassen, also die gleichen Anpassungscharaktere erlangen, die aber aus ihrer abweichenden Herkunft erklärliche Verschiedenheiten beibehalten. Je länger nämlich solche Anpassungscharaktere, d. h. in ihrer Form mit ihrer Function harmonirende Eigenthümlichkeiten in einer Reihe von Generationen bestanden haben, um so schwieriger wird es bei eventuellen Neuanpassungen, sie wieder zu beseitigen oder zu modeln, und wenn nunmehr Formenänderungen eintreten, so kann das wiederum nur im Anschluss an das Gegebene und durch Benutzung desselben geschehen. Das vor der Ummodelung gegeben Gewesene wird sich nachher mehr oder minder deutlich erkennen lassen, und diese dauernderen Eigenthümlichkeiten, die sich unter Umständen nicht in voller Harmonie zu der Neuanpassung befinden, sind die morphologischen Charaktere (Organisationsmerkmale NÄGELI's). Die letztgenannten Charaktere sind also ursprünglich ebenfalls Anpassungscharaktere gewesen<sup>1)</sup>.

Aus den Functionen heraus werden wir daher den Aufbau der Pflanzen zu verstehen haben.

Eine Fülle von Thatsachen, die sich namentlich aus dem Studium der fossilen Pteridophyten ergeben, hat mich nun zu der folgenden Ansicht von der stammesgeschichtlichen Entstehung der höchsten Pflanzen geführt.

1) Auf den oben angedeuteten Zusammenhang zwischen Anpassungs- und morphologischen Charakteren habe ich zuerst in meiner Schrift: Die Abstammungslehre, Berlin 1899, S. 118—124, aufmerksam gemacht.

Die Farne und Pteridophyten überhaupt weisen darauf hin, dass sie von echt-dichotom-verzweigten Vorfahren abstammen<sup>1)</sup>; gehen wir möglichst weit zurück, so werden wir daher kaum fehlgehen — da man doch Algen oder algenähnliche Pflanzen an den Anfang setzen muss — in einem Aufbau, wie ihn etwa *Fucus* zeigt, einen Urtypus zu erblicken, von dem die Phylogenese der höchsten Pflanzen ausgegangen ist<sup>2)</sup>. In Fig. 4A des citirten Artikels über die Geschichte der botanischen Morphologie ist der Typus schematisch zur Darstellung gebracht und die drei daneben abgebildeten Schemata B, C und D sollen kurz veranschaulichen, wie ich mir den Uebergang von diesem Bau-Typus zu demjenigen der höchsten Pflanzen (D) vorstelle. Durch Uebergipfelungen von Gabelzweigen erhalten wir durch die Zwischenform B Pflanzen C (wie z. B. die *Sargassum*-Form), die sich bereits in Achsen (Centralen) und Anhangsorgane gliedern, und durch streckenweises Verwachsen der Basalstücke der letzteren mit den Achsen erhalten wir (wie D veranschaulicht) den Aufbau der höchsten Pflanzen aus Stengeln (Centrale + den Basalstücken der Anhangsorgane) und Blättern (das sind die freibleibenden Enden der Anhangsorgane). Ich bezeichne als

Trophosporosome Körper resp. Organe (also in A die einzelnen Gabelstücke) von Thallophyten, die sowohl der Ernährung als auch der Fortpflanzung dienen, als

Trophosome solche, die nur oder wesentlich der Ernährung dienen, als

Sporosome solche, die nur oder wesentlich der Fortpflanzung dienen, als

Ur-Caulom (Centrale), die durch Uebergipfelung von Gabelzweigen, die zu Anhangsorganen werden, hervorgehende Achse (vergleiche C); letztere wird zum Träger. Die Anhangsorgane (Ur-Blätter) sind entweder

Ur-Trophosporophylle (Ante-Trophosporophylle), d. h. Ur-Blätter (Ante-Phyllome), die sowohl der Ernährung als auch der Fortpflanzung dienen, oder

Ur-Trophophylle (Ante-Trophophylle), d. h. Ur-Blätter, die nur oder wesentlich der Ernährung dienen, und

Ur-Sporophylle (Ante-Sporophylle), d. h. Ur-Blätter, die nur oder wesentlich der Fortpflanzung dienen.

1) Vergl. meine Abhandlung: Die Beziehung zwischen dem echtgabeligen und dem fiederigen Wedelaufbau der Farne (diese Berichte Bd. XIII, 1895, S. 244 ff.) und mein Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie, Lief. I, Berlin 1897, S. 16 ff.

2) Ich halte es für richtiger homolog zu setzen: den Algenkörper mit der embryonalen Generation der Pteridophyten. Näheres in meinem Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie, Berlin, 2. Lief., 1897, S. 159.

Bei den höchsten Pflanzen sind zu unterscheiden ausser der Centralen (dem Ur-Caulom) derjenige Stengeltheil, der diese Centrale wie einen Mantel umgiebt und aus den Basalstücken der Ur-Blätter hervorgegangen ist, nämlich das

Pericaulom und ferner die Anhangsorgane der Stengel (die freien Enden der ursprünglichen Ur-Blätter), das sind die Blätter im gewöhnlichen Sinne (= Post-Phyllome, Caulom-Blätter), die sich scheiden in

- (Post-)Trophosporophylle,
- „ Trophophylle (Laubblätter) und die
- „ Sporophylle u. s. w.

Als Modell — um zu illustriren was ich meine — mag die Achse eines noch geschlossenen *Pinus*-Zapfens einmal das Ur-Caulom vorstellen, die Apophysen würden den Blattpolstern entsprechen und die mit einander verwachsen zu denkenden Fruchtschuppen selbst dem Pericaulom. Bei der Ananas, wo der gesammte Fruchtstand — dessen Achse Deckblätter trägt, in deren Winkel die Früchte stehen — eine einheitliche Masse bildet, kommt diese ja durch eine vollständige Verwachsung der Deckblätter und Früchte mit einander thatsächlich zu Stande. Bei einem wirklichen Pericaulom sind allerdings die mit einander verwachsenden Basaltheile der Anhangsorgane meist sämmtlich steiler nach aufwärts gerichtet zu denken.

Aus der in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift gebotenen historischen Betrachtung geht hervor, dass schon mancherlei an die Pericaulom-Theorie Anklingendes geäussert worden ist, geleitet durch die Thatsachen, die immer wieder darauf hinweisen werden, dass der „Stengel“ der höheren Pflanzen in morphologischer Beziehung kein einheitliches Gebilde ist. Es ist nur durch die Ueberwucherung, durch die BRAUN'sche Morphologie verständlich, dass sogar dahin zielende Aeusserungen aus der Feder eines Meisters der Forschung, wie W. HOFMEISTER, keinerlei Wirkung ausgeübt haben.

HOFMEISTER sagt (Vergl. Untersuch. 1851, S. 90) bezüglich der Entwicklung von *Equisetum*:

„Die starke Vermehrung des unteren Theiles der äusseren Blattfläche wandelt bald die Blattbasis zu zahlreichen, der Längsachse des Sprosses parallelen, den äusseren Umfang des Stengels darstellenden<sup>1)</sup> Zellschichten um. Auf der Vermehrung dieser, aus der Entwicklung des Basilartheils der Blattanlage hervorgegangenen Zellenmasse in die Länge und Breite beruht ausschliesslich<sup>1)</sup> die fernere Längen- und Dickenzunahme der Stengelglieder. Der un-

1) Die hier gesperrt gedruckten Worte sind auch bei HOFMEISTER hervorgehoben gedruckt! — P.

mittelbar aus der Endknospe hervorgegangene centrale Zellcylinder des Stengels wird ganz und gar zum Marke.“

Für diese Ansicht von der Berindung der Stengelorgane durch Wachstum der Blattbasen hat HOFMEISTER noch wiederholt eine Lanze gebrochen. So sagt er über zehn Jahr später (in einer Besprechung einer Arbeit STENZEL's in der „Flora“ von 1863, S. 173): „Die Entwicklungsgeschichte des Stengels der Farn stellt es für ihn, wie für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den Charen aufwärts ausser Zweifel, dass eine Berindung des Stengels von den Basen der jüngsten Blätter aus erfolge. Die Interfoliarstücke entwickelter Stengel, mögen sie auch nach späterer Vermehrung und Dehnung ihrer Zellen in Richtung der Länge noch so sehr gestreckt sein, noch so scharf von den Blättern gesondert erscheinen — sie bestehen gleichwohl bei der grossen Masse der beblätterten Pflanzen in ihren äusseren Schichten aus Geweben, die ursprünglich Theile der dicht gedrängten Blätter waren.“ Wiederum später, in seiner „Allgemeinen Morphologie“ (Leipzig 1868, S. 520) hat sich HOFMEISTER über den Gegenstand abermals geäussert. „Die Berindung des Stengels durch das Dickenwachsthum der Basen der jungen Blätter — sagt er hier — ist ein überaus weit verbreiteter Vorgang.“ Auch hier geht er wiederum von *Chara* aus, um verständlich zu machen, was er meint. — Das Schema Fig. 5 in der Naturwiss. Wochenschrift wird im Vergleich zu den daselbst im Vorausgehenden gebotenen Schematen auf den Unterschied seiner Anschauung von denen der anderen Autoren und namentlich von der Pericaulom-Theorie schneller hinweisen, als es Worte thun können. *a* sind die Ansatzstellen der Blätter (weiss gelassen) an den Stengel (dunkel gehalten).

Ebenso wie diese höchst beachtenswerthen Winke HOFMEISTER's haben sich die Bemerkungen zum Gegenstande eines Mannes wie CARL NÄGELI fast verloren.

NÄGELI sagt (Abstammungslehre 1884, Anmerkung): „Der unterste Theil eines Blattes ist in dem Gewebe des Stengels eingesenkt, wie sich sehr deutlich an den verkümmerten Blättern von *Psilotum* zeigt.“ Er erklärt ferner ganz allgemein (S. 457), dass das Basalgewebe des Blattes mit dem Caulom verschmolzen sei. Und ferner lesen wir bei diesem Autor (S. 477—78): „Wenn auch die Sporogonien bei den meisten Selaginellen nicht wie bei *Lycopodium* an der Blattbasis, sondern dicht über den Blättern aus dem Stengel zu entspringen scheinen, so muss ich sie doch für blattständig halten, denn ein Theil des morphologischen Blattes (im Gegensatz zum äusserlich erkennbaren) ist jedenfalls in das Gewebe des Stengels eingesetzt . . . . Das die sichtbare Blattbasis zunächst umgebende Gewebe der Stengeloberfläche gehört also höchst wahrscheinlich dem Blatte an.“

Es ist dabei wohl zu beachten, dass NÄGELI seine „Abstammungslehre“ selbst als sein wissenschaftliches Vermächtniss bezeichnet.

☞ Auch Graf ZU SOLMS-LAUBACH sei erwähnt, der in seiner Palaeophytologie (1887, S. 200 und 248) vom *Lepidodendron*-Blattpolster sagt: „Das ganze Polster entspricht dem am Stamm verbliebenen, herablaufenden Blattgrund.“ Und über die längsrippigen Stammoberflächen der Rhytidolepien (einer *Sigillaria*-Gruppe) macht er die Bemerkung: „Jede Längsrippe des *Rhytidolepis*-Stammes kommt durch Verschmelzung der senkrecht über einander stehenden Blattpolster zu Stande.“

Ich betone ausdrücklich, dass ich auf die Anschauungen der Autoren, die namentlich hinsichtlich des Vorhandenseins eines Pericauloms anklingende oder mehr oder minder hinneigende Gedanken geäußert haben, erst dann geachtet und zum Theil überhaupt erst kennen gelernt habe, nachdem die Thatsachen mich selbstständig zu der Pericaulom-Theorie geführt hatten. Erst das Bedürfniss in der Litteratur, nach eventuellen Vorgängern oder nach Anklängen zu fahnden, die mich zu fördern vermöchten, andererseits um dem Historischen gerecht zu werden, hat mich mit den anklingenden Aeusserungen in der Litteratur bekannt gemacht. Es geschieht dieser Hinweis, um den Eindruck zu verstärken, dass die Theorie wohl der eingehenderen Berücksichtigung werth ist, da eine ganze Anzahl Autoren, und unter ihnen Männer wie HOFMEISTER und NÄGELI, von ganz verschiedenen Seiten aus in mehr oder minder nahe sich berührenden principiellen Punkten in die gleiche Bahn getrieben worden sind. Ich hätte noch eine ganze Anzahl Autoren dafür citiren können, wie SPRING (1849), LEITGEB (1868), FLEISCHER (1874), GOEBEL (1883 und später), DE VRIES, L. J. ČELAKOVSKÝ u. a.

Uebersichtlich ergeben sich die Unterschiede in den Auffassungen der Morphologie der Stengelorgane wie folgt:

- I. Der Stengel ist ein Organ für sich und steht in vollem Gegensatz zu den Blättern (z. B. WOLFF und A. BRAUN).
- II. Der Stengel hat Blatt- resp. „Phyton“-Natur, er wird ausschliesslich von den Basaltheilen von Blättern gebildet (GOETHE, GAUDICHAUD).
- III. Der Stengel hat in seinem Centrum Achsennatur, in seiner Peripherie Blattnatur.
  1. Die Achse wird durch das Auswachsen der Basis der Blätter berindet (z. B. HOFMEISTER).
  2. Die Achse, das Urcaulom, erhält durch ihre im Verlaufe der Generationen stattfindende Verwachsung mit den Basaltheilen ihrer blattförmigen Anhänge (Urblätter) einen Mantel: ein Pericaulom. Das letztere entsteht durch Zusammenaufwachsen der Basaltheile der Urblätter.

Manche Aeusserungen der Autoren lassen sich nicht in eine dieser Kategorien bringen, da sie oft zu allgemein gehalten sind. Meinungen dahin gehend, dass die Stengeloberflächen Blattnatur hätten, finden sich mehrfach, ohne dass jedoch nähere Andeutungen geboten würden, aus denen sich ein Gedanke über die phylogenetische Entstehung dieser Blattnatur ergäbe. Legen wir uns die Ansicht HOFMEISTER's phylogenetisch zurecht, so müssten wir die Pflanzen, deren Stengel er durch Blattbasen berindet annimmt, aus solchen hervorgegangen denken, die wie bei *Chara* (die ja auch HOFMEISTER als Vergleich heranzieht) in ihrer individuellen Entwicklung noch deutlich eine nachträgliche Berindung aus den Basalzellen der Anhangsorgane aufweisen, während meiner Vorstellung nach die Basalstücke der Anhangsorgane selbst eine ganze Strecke mit den Achsen verwachsen (mit diesen zusammen aufwachsen) und so ein Pericaulom gebildet haben. Von einem Auswachsen aus der Basis der Anhangsorgane zur Berindung der Achsen ist also in der letzt-erwähnten Theorie im Gegensatz zur HOFMEISTER'schen nicht die Rede (vergl. die schematischen Figuren der Naturwiss. Wochenschr. 4, D und 5). Auch nehmen nach der Pericaulom-Theorie die Blattbasen in sehr viel weitergehendem Masse an der Zusammensetzung der Stengelorgane theil, als dies meist die Autoren annehmen, die der Berindungshypothese zuneigen, nach der nur die äusserste Rinde (die Blattpolster und dergl.) ihre Herkunft aus den Blattbasen erkennen lassen.

Ich gehe nun auf die Thatsachen zur Begründung der Pericaulom-Theorie ein.

1. Die Ontogenese giebt hier wenig Winke. Man kann nicht erwarten, dass der Vorgang der Pericaulom-Bildung, der — ihre Richtigkeit vorausgesetzt — in der geologischen Formation stattgefunden haben müsste, als die ersten Landpflanzen entstanden, jetzt noch an den höchsten Pflanzen entwicklungsgeschichtlich recapitulirt werde. Die Thatsache, dass die Keimpflanzen der *Filices* nur ein centrales Bündel in ihren Stengelchen besitzen (die also monostel sind), auch dann, wenn die erwachsenen Pflanzen in ihren Stengelorganen z. B. einen Kreis von Bündeln aufweisen (also polystel sind), deutet jedoch wohl darauf hin, dass erst später eine Vereinigung der Blattfüsse zu polystelen Stengeln stattgefunden hat.

Die Entwicklung der Keimpflanzen der höheren Pflanzen ist, soweit sie für unsere Frage in Betracht kommt, hinreichend in KNY's Arbeit „Die Entwicklung der Parkeriaceen“ (Nova Acta der Kais. Leop.-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Dresden 1875, S. 62 ff.) resumirt. Er macht darauf aufmerksam, dass die Untersuchungen am Embryo durch HANSTEIN, HIERONYMUS, FLEISCHER und HEGELMAIER darin übereinstimmen, „dass der vordere Theil der Keim-Anlage zum Cotyledo wird und die Knospe seitlich in einer

an seinem Grunde sich bildenden Vertiefung entsteht. Innerhalb der Knospe wird nicht, wie man erwarten sollte, sofort der Stammscheitel constituirt, welcher seinerseits den Blättern den Ursprung zu geben hätte, sondern es wird der am Grunde des Cotyledo sich emporwölbende Höcker zum ersten Laubblatt, aus dessen Basis geht dann in ähnlicher Weise das zweite Laubblatt hervor, bis erst bei allmählichem Erstarren der Keimpflanze die Stammspitze sich selbstständig gestaltet.“ Danach müsse man mit FLEISCHER, sagt KNY weiter, die Keimpflanze als ein Sympodium indifferenter Sprossungen (Thallome) betrachten, von denen jedes sich erst später in Stamm und Blatt zerlegt. Nach seiner eigenen Untersuchung gewähre es auch bei den Keimpflanzen der Farn den Anschein, „als ginge jeder Wedel aus der Basis des nächst älteren hervor“. Selbst NÄGELI sage, dass es unmöglich sei, zwischen Stamm und Blatt zu unterscheiden, und KNY citirt hierzu des ersteren Satz: „Der spätere Schein eines beblätterten Stammes rührt bloss daher, weil, wie bei jedem sprossenden Wachsthum, die untersten Stücke aller successiven Achsen zusammen eine falsche Hauptachse bilden, an welcher die oberen Theile der successiven Achsen als falsche Seitenachsen befestigt sind.“ KNY fügt nun aber seinerseits hinzu: „Auch bei den Keimpflänzchen von *Ceratopteris* stimmte der erste Eindruck, welchen ich empfang, mit der Auffassung von NÄGELI durchaus überein. Doch liess sich der Nachweis führen, dass ein selbstständiger Stammscheitel an der Knospe des Farn-Embryo wirklich besteht und dass er nur von den sich unter ihm entwickelnden Wedeln rasch überholt und zur Seite gedrängt wird.“

Sehen wir uns KNY's Figuren auf Taf. IV (XXI), V (XXII) und VI (XXIII) an, so bemerken wir in der That eine führende Zelle, die nun schon als Andeutung des „Stammes“ im Gegensatz zu den Blättern angesehen wird. Will man aber auf Grund einer solchen Zelle eine schroffe Heterogenität zwischen einem sonst nicht sichtbaren Organ, dem „Stengelorgan“ und Seitenorganen, den „Wedeln“ oder „Blättern“ postuliren, so muss dasselbe überall da geschehen, wo solche führenden Zellen vorhanden sind, also z. B. auch beim Farnwedel, der ebenfalls eine Scheitelzelle erkennen lässt. Der Wedel müsste dann ebenfalls als aus zwei morphologisch heterogenen Elementen aufgebaut angenommen werden und überhaupt alle Organe, die eine Scheitelzelle unterscheiden lassen.

Ich muss daher im Rahmen meiner Theorie die Sache so ansehen<sup>1)</sup>, dass bei den Farnen die „Stamm“-Scheitelzelle homolog dem

1) Es ist wohl zu beachten, dass auch die Meinung, die in Rede stehende Scheitelzelle sei ein Hinweis auf das Vorhandensein eines zu den Blättern gegensätzlichen Stammes durchaus nur eine Deutung ist, die ebenfalls bloss im Rahmen einer bestimmten Theorie möglich ist.

nächsten darunter angelegten Wedel ist, der jedoch in Anknüpfung an die Herkunft der höheren Pflanzen von Gabelalgen, die durch Uebergipfelungen dichopodiale Sympodien bilden, nun noch immer in seiner embryonalen Entwicklung an dieses phylogenetische Werden durch Uebergipfelung der „Scheitelzelle“ erinnert. Dass bei späteren, d. h. noch höheren Pflanzen diese Erinnerung endlich ganz ausgelöscht ist, wie z. B. bei *Elodea* mit dem äusserst charakteristischen „Stammscheitel“, an dem von Uebergipfelungen nichts mehr wahrzunehmen ist, ist durchaus begreiflich, d. h. steht durchaus in Zusammenklang mit der Annahme der allmählichen Auslöschung von Entwicklungs-Verhältnissen, die für den fertigen Zustand keine Bedeutung mehr haben, und es ist gleichzeitig festzuhalten, dass auch neue, den fertigen Zustand schneller und besser erreichende Momente in die Erscheinung treten können, die sich dann nicht mehr an Früheres anknüpfen lassen.

2. Es ist bemerkenswerth, dass schnell aufwachsende Sprosse (man kann ja durch Schnitt im Sommer Pflanzen veranlassen, besonders schnell wachsende Sprosse zu bilden) das sogenannte „Herablaufen“ der Blätter sehr viel auffälliger zeigen, als langsamer erwachsene; es ist zu beachten, dass ganz allgemein schnelleres Wachstum atavistische Erscheinungen bedingt<sup>1)</sup>. Dabei ist es natürlich für die Entscheidung der Frage nach der Berechtigung der Pericaulom-Theorie ganz gleichgültig, ob diese „herablaufenden“ Theile sich später als die Blattprimordien entwickeln, ob also wirklich in diesem bildlichen Sinne ein Herablaufen stattfindet oder nicht. Die spätere Entstehung von herablaufenden Flügeln an Stengeln von *Cirsium*, *Symphytum* u. s. w. kann höchstens für diese Theorie ausgenutzt werden, insofern als die Laubblätter der höheren Pflanzen vorwiegend am Gipfel zuerst fertig sind und die Basaltheile erst später den fertigen Zustand erreichen. EICHLER giebt<sup>2)</sup> an, dass sich der Blattstiel nach der Spreitenanlage entwickle; es würde danach sehr auffällig sein, wenn die „herablaufenden“ Blatttheile sich zuerst entwickeln würden. Das Scheitelwachsthum dauert bei den Blättern der Angiospermen nur ganz kurze Zeit<sup>3)</sup>, meist ist es schon zu Ende, wenn die Blattanlage noch nicht einmal einen Millimeter Länge erreicht hat; die Längenzunahme erfolgt dann also intercalar und vielfach z. B. basifugal; das stimmt ganz mit dem späteren Auftreten von herablaufenden Flügeln, das also in der That wohl für, aber nicht gegen die Pericaulom-Theorie spricht.

1) Vergl. meine Abstammungslehre (Berlin 1899, S. 110).

2) Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861, S. 9.

3) Vergl. PAUL SONNTAG, Ueber die Dauer des Scheitelwachsthums und Entwicklungsgeschichte des Blattes. Inaugural-Dissertation. Berlin 1886.

Es sei daran erinnert, dass auch bei Fucaceen und anderen Algengruppen intercalares Wachstum eine ganz allgemeine Erscheinung ist.

3. Sodann sei erwähnt, dass die palaeozoischen Lepidophyten (die Lepidodendren, Bothrodendraceen und die Sigillariaceen), sei es ihr ganzes Leben hindurch, sei es nur in ihrer Jugend resp. an ihren dünneren (jüngeren) Zweigen, sich mit wohl abgegrenzten Blattpolstern derartig besetzt zeigen, dass zwischen diesen weiter keine Oberfläche am Stamm übrig bleibt. Ein voll entwickeltes *Lepidodendron*-Polster zeigt die Blattnarbe, darüber eine Ligulargrube und unter der Narbe zwei lenticellenartige Transpirationsöffnungen, ähnlich denen auf den Blattfüßen mancher tropischer Farne. Die den Stamm bekleidenden Blattpolster sind aber Basalstücke der Blätter und bilden die Peripherie des Stammes. Bei den Bothrodendraceen mit ihren kleinen, weit von einander stehenden Blattnarben, muss man aus der Thatsache, dass auch sie in der Jugend wie die Lepidodendren gepolstert sind und die Polstergrenzen sich nach Massgabe des Dickenwachstums auslöschen, schliessen, dass die Stammflächen zwischen den Blattnarben ebenfalls aus den Basalstücken der Blätter hervorgegangen sind. Auch an den dicksten Stammresten der Bothrodendraceen ist das übrigens noch dadurch erweisbar, als sich oberhalb der Blattnarben (also auf der Stengelfläche zwischen den Narben) die Ligulargruben deutlich markiren. Ueber die Sigillariaceen endlich ist das Folgende zu sagen: Es muss angenommen werden, dass die Vorfahren der polsterlosen Sigillariaceen oder diese in ihrer Jugend Blattpolster besessen haben, so dass die freilich an Stammoberflächen stärkerer Reste meist nicht abzugrenzende Umgebung der Blattnarben als zum Blatte (als dessen Basis) gehörig anzusehen ist. Zu einer Blattbasis würde oberhalb der Blattnarbe der Theil zu rechnen sein, der die Ligulargrube trägt, und unterhalb der Narbe der Theil, der die eigenthümlichen lenticellenartigen Oeffnungen, die „Transpirationsöffnungen“ trägt<sup>1)</sup>.

Einen Sinn hat die Zurechnung der Blattnarben-Umgebung zum Blatt nur durch die Annahme, dass bei der Stammbildung der Pflanzen im Verlaufe der Generationen die untersten Theile der Blattstiele resp. Blatttheile nach und nach vollkommen mit dem ursprünglichen Stamm, der Centrale, verwachsen sind. Diese Annahme wird durch die Reihenfolge des Auftretens der Sigillarien sehr schön unterstützt: in der chronologisch 4. Flora sind namentlich die gepolsterten Sigillarien zu Hause, während bei Sigillarien der 5. und 6. Flora vorwiegend die Blattnarben auf Rippen stehen, die

1) Letztere sind allerdings erst bei einer einzigen *Sigillaria* (vergl. mein Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie. Berlin 1899, S. 245, Fig. 230) bekannt geworden.

durch Längsfurchen zu Stande kommen, ohne dass jedoch die Narben oben und unten von den nächststehenden durch Quersfurchen geschieden werden, und endlich gelangen wir zu den Sigillarien der 7. Flora bis zu der *Pleuromoia* des Buntsandsteins, bei denen die Polsterabgrenzung vollständig verlöscht ist oder doch nur nebenbei vorkommt<sup>1)</sup>).

Bei den rhytidolepen Sigillarien ist die Abgrenzung der als solche nicht individuell abgehobenen, sondern das Pericaulom bildenden Blattfüsse noch oft dadurch markirt, dass sich dicht über die Ligulargrube eine mehr oder minder gerade oder bogenförmige Abgrenzungslinie befindet, die bei Ablehnung der Pericaulom-Theorie ebenso wenig erklärlich sein würde, wie die die Narben-Orthostichen trennenden Längsfurchen. Zu einem das Pericaulom mit bildenden basalen Blatttheil würde aber hier, soweit die an der epidermalen Oberfläche des Stammes sichtbaren Theile in Betracht kommen, gehören: zunächst die Blattnarbe, sodann der die Ligulargrube besitzende Flächentheil über derselben bis zu der erwähnten queren Begrenzungsfurche und drittens die unter der Narbe vorhandene Fläche bis zur Quersfurche oberhalb der nächstunteren Narbe. In Uebereinstimmung mit dem unter 2 über das intercalare resp. basiläre Wachsthum der Blätter Gesagten zeigt sich nun bei diesen Sigillarien und den favularischen Stammoberflächen, dass der oberhalb der Blattnarben befindliche Theil bis zur Quersfurche gegenüber der unter der Blattnarbe vorhandenen Fläche an dem Längenwachsthum des Stammes gar nicht oder kaum theilnimmt; vielmehr ist es nur der ligulargrubenfreie, untere Theil, der sich in die Länge streckt. Diese Erscheinung bliebe ohne die Annahme des Vorhandenseins eines Pericauloms ganz unklar, während sie bei der Voraussetzung eines solchen in den Rahmen der übrigen Erscheinungen passt, hier insbesondere der allgemeineren Thatsache sich unterordnet, dass das Längenwachsthum des Blattes vorwiegend und am ausgiebigsten an seiner Basis erfolgt. Die erwähnte Eigenthümlichkeit bei den Sigillarien erklärt sich also leicht durch die phylogenetische

1) Ich habe mich in Obigem absichtlich möglichst wörtlich an meine früheren Darstellungen des Sachverhalts (vergl. „Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte palaeontologischer Thatsachen“, Berlin 1898, S. 20 ff. und Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie, Berlin 1899, S. 245) gehalten, um recht auffällig zeigen zu können, wie sehr diese Darstellungen missverstanden worden sind. FRIEDRICH TOBLER sagt nämlich in seiner vorn citirten Arbeit: „Die Funde an Sigillariaceen, vom Carbon bis zum Buntsandstein, sollen alle Uebergänge darbieten von kleinen Blattbasen bis zu solchen, die den ganzen Stamm bedecken und ihn demnach berinden.“ Das soll eine Wiedergabe meiner Auseinandersetzung über den thatsächlichen Sachverhalt sein! Ich kenne keine Sigillarien mit kleineren Blattbasen, die den Stamm noch nicht ganz „berinden“; vielmehr sind alle Sigillariaceen bereits hochorganisirte Pericaulom-Pflanzen.

Entstehung des peripherischen Stengeltheils aus verwachsenen (Ur-) Blattbasen.

Auch die *Lepidodendren* zeigen übrigens den Uebergang von der Polsterung zur Leiodermie gelegentlich sehr schön und dies sogar bei ein und derselben Species. Mir sind Arten aus dem Culm (*Lepidodendron Volkmannianum*) und aus dem productiven Carbon bekannt, die diese Erscheinung zeigen. *Lepidodendron Volkmannianum* ist gewöhnlich gepolstert und zwar können (1.) die Polster ringsum ohne Unterbrechung geschlossen sein; (2.) oft jedoch zeigen sich Unterbrechungen oben und unten, wodurch ein Anklang an die *Rhytidolepis*-Sculptur zuwege kommt, wie er auch sonst gelegentlich bei *Lepidodendron* beobachtet wird; (3.) bei der in Rede stehenden Art können endlich auch die seitlichen Polstergrenzen schwinden und wir haben dann eine epidermale Oberfläche, die im Quincunx und entfernt von einander Blattnarben trägt, ohne dass diese irgendwie von Polstergrenzen umgeben werden. Was Graf SOLMS über *Lepidophyten* und NÄGELI über *Selaginella* sagt, wurde schon S. 507 erwähnt.

Für den, der übrigens noch weitere Thatsachen wünscht zur Erweisung, dass die gesammten Stammoberflächen höherer Pflanzen aus Phyllombasen hervorgegangen sind, sei noch auf das Verhalten der seinerzeit auch in diesen Berichten<sup>1)</sup> besprochenen *Lepidodendraceen*-Gattung *Lepidophloios* hingewiesen. Bei dieser Gattung bleiben am Stamm nach dem Blattfall Blattfüsse stehen, und zwar schuppenförmige Gebilde, die auch der energischste Gegner der Pericaulom-Theorie, sofern er auf dem Boden der üblichen Botanik steht, ebenso wenig in morphologischer Hinsicht zum Stengelorgan rechnen würde, wie man die bei Farn oft stehenbleibenden Basaltheile der Wedelstiele (ebenfalls also von Blattfüssen) jemals anders als eben als Basaltheile von Wedeln angesehen hat.

Die (nach abwärts gerichteten) schuppenförmigen Blattfüsse von *Lepidophloios* tragen auf ihrer oberen Fläche die Ligulargrube, auf ihrer unteren die Transpirationsöffnungen. Im Vergleich mit der eng verwandten Gattung *Lepidodendron* wären demnach hier nur zwei Möglichkeiten offen, nämlich entweder gehört darnach das *Lepidodendron*-Blattpolster ebenfalls zum Blatt oder aber die Blattfüsse von *Lepidophloios* sind merkwürdige Auswüchse des Stammes, auf deren Gipfeln die Blätter sitzen. Dann aber müsste man doch auch die Blattfüsse der Farne morphologisch zu den Stammorganen rechnen: das ist mit Recht bis jetzt niemals geschehen.

4. Man kann übrigens die Pericaulom-Natur der Stengel der höheren Pflanzen auch auf ihre anatomischen Verhältnisse begründen.

1) „Die Zugehörigkeit von *Halonias*“. Bd. XI, 1893. S. 484 ff.

Vor Allem ist da an die Thatsache zu erinnern, dass die allermeisten Pflanzen nur Blattspuren in ihren Stengeln aufweisen, während „stamm-eigene“ Bündel selten sind. Nun wird man erwidern, dass doch die Blätter nothwendig in ihrem Leitungssystem eines Anschlusses an das gemeinsame System in den Stengeln bedürfen und damit stehe nothwendig das Vorhandensein von Blattspuren in Verbindung. Ich müsste dem insofern widersprechen, als damit die Auffälligkeit unerklärt bliebe, warum denn nun die Blattspuren, um diesen Anschluss zu gewinnen, nicht den bequemsten directen Weg wählen, sondern erst eine ganze Strecke abwärts durch die Rinde verlaufen. (Man denke z. B. an die Stengel-Anatomie von *Lycopodium* u. s. w.) Der HANSTEIN'sche Terminus „Blattspur“ (Ueber den Zusammenhang der Blattstellung mit dem Bau des dicotylen Holzringes. Jahresber. über die städt. Gewerbschule, Berlin 1857) ist daher sehr treffend und unter dem Eindruck der auffälligen Einheitlichkeit der Blattspuren als den unteren Stücken von Blättern verliehen. HANSTEIN's Fig. 10 ist diesbezüglich charakteristisch. Wäre der „Stengel“ der höheren Pflanzen gegenüber den „Blättern“ ein so fundamental gegensätzliches Organ, so hätte der genannte Autor nach sorgfältigen Untersuchungen nicht zu dem Satze gelangen können, „dass der dicotyle Holzring seine erste Entstehung einer Anzahl von gesonderten Gefässbündeln verdankt, welche ganz und unmittelbar in die Blätter übergehen, und ausser welchen keine primären Bündel existiren.“ Die Blätter bestimmen nach seiner Darlegung — und dies ist ja Alles jetzt jedem Botaniker ganz geläufig — die Gestaltung des Holzringes, und wir können hier sagen, diejenige des Stengels. Kurz der Stengel der höchsten Pflanzen zeigt sich vom Holzring inclusive bis zur Epidermis entwickelungsgeschichtlich-anatomisch nicht aus zweierlei Organen, sondern aus nur einheitlichen Stücken zusammengesetzt: den Blättern und ihren mit einander verschmolzenen (zusammen aufwachsenden) Basaltheilen.

Bei Farnen ist die Zugehörigkeit der einzelnen Stengelbündel zu den Wedeln noch besonders auffällig auch im fertigen Zustande zu eruiren.

5. Danach kann also in den Stengeln der höchsten Pflanzen nur etwa der Markkörper der Centrale, der Ur-Achse, entsprechen. Da diese ursprünglich — bei ihrer Gleichwerthigkeit mit den Ur-Trophosporophyllen (resp. Ur-Trophophyllen oder -Sporophyllen) — ebenfalls in ihrem Centrum leitende Elemente besaßen, kann es nicht Wunder nehmen, dass wir gelegentlich auch bei den höchsten Pflanzen mit sonst bündellosem Markkörper doch gelegentlich, sei's als atavistische Erscheinung<sup>1)</sup>, sei's regelmässig (z. B. bei *Begonia*,

1) Vergl. TH. KÜNKEL, Strangbildungen im Marke von *Alnus glutinosa*. Botan. Centralblatt. Bd. 72, Cassel 1897.

Melastomaceen) markständige Bündel vorfinden. Wiederum sind es die Pteridophyten, die treffliche Uebergänge zeigen.

Hydroiden-Zwischenformen zu Markzellen sind bei *Isoëtes*, *Lepidodendron* und *Magaloxylon* vorhanden. Bei *Medullosa anglica* und anderen Arten ist an Stelle des „Markes“ ein vollständiges Primär-Xylem entwickelt.

Vergleichen wir die unter einander verwandten Sphenophyllaceen, Protocalamariaceen und Calamariaceen, so ist der Schluss, dass die Leitbündel-Elemente im Centrum im Verlaufe der Generationen verschwinden, um dieselben nur im Pericaulom übrig zu lassen, sehr gut begründbar. Vergleiche diesbezüglich das, was ich u. A. in den *Natürlichen Pflanzenfamilien* I, 4, S. 561—562 gesagt habe. Um hier ein anderes Beispiel anzuführen, sei erwähnt, dass die beiden verwandten Gattungen *Heterangium*, die vom Culm ab vorkommt, und *Lyginopteris*, die erst vom unteren productiven Carbon ab bekannt ist, dadurch unterschieden sind, dass *Heterangium* gewöhnlich eine dünnere Lage von secundärem Holz besitzt und ein gut entwickeltes Centralbündel, während bei der erst später auftretenden Form *Lyginopteris* an Stelle der Central-Steale ein Markkörper vorhanden ist und ein starker secundärer Holzring.

Bei den Cycadaceen, die ebenfalls ältere Typen sind, sind isolirte Leitbündel im Marke als normale Erscheinungen bekannt, so bei *Encephalartos*. Im Mark von *Cephalotaxus*<sup>1)</sup> sind Tracheiden vorhanden.

Wir haben also alle Uebergänge von centralen Leitbündeln auch dort, wo die Bündel im Umkreise der Pflanze genügen würden, bis zum abnormen, gelegentlichen Vorkommen von Bündel-Elementen in einem sonst wohl ausgebildeten Mark. Der Markkörper der Stengelorgane oder ein Theil desselben würde also morphologisch dem Ur-Centralbündel entsprechen; bei *Isoëtes* z. B. können somit die Markspiralzellen als letzte Rudimente des ursprünglichen centralen Stammleitbündels, das bei den Vorfahren vorhanden war, gelten. In dem Markkörper der höheren Pflanzen dürften wir somit das [morphologische Aequivalent des Ur-Cauloms zu erblicken haben.

Von Wichtigkeit ist es für die Frage nach dem Vorkommen von markständigen Leitbündeln, dass dort, wo es sich um Ausnahmsercheinungen wie bei *Alnus* handelt, solche Bündel sich vorwiegend in den schneller aufwachsenden Trieben zu finden scheinen (KÜNKEL l. c. p. 1, 2 des Separat-Abdrucks). Freilich muss das noch eingehender geprüft werden, da KÜNKEL die Abnormität überhaupt nur in 3 Trieben (darunter 2 Schösslinge) constatirt hat. Ich selbst habe sie in dem mir gerade zur Verfügung stehenden Material nicht

1) Vergl. ROTHERT, Ber. der Deutschen botan. Ges., 1899, S. 275 ff.

finden können. Schneller aufwachsende Organe — wiederhole ich — sind für Rückschläge geeigneter als langsam wachsende (vergl. S. 511).

Dass unter den Pflanzen mit stammeigenem Bündel die Wasserpflanzen einen hervorragenden Platz einnehmen, ist besonders bemerkenswerth. Bedeutet doch die Anpassung höherer Pflanzen an das Wasserleben ein Zurückgehen in Verhältnisse, die für weit weit entlegene Vorfahren die üblichen waren, womit auch im Bau ein Zurückgehen in alte Zustände bedingt ist.

6. Auch dem anatomischen Bau der Leitbündel selbst sind Daten zu entnehmen, die darauf hinweisen, dass dieselben als ursprünglich concentrisch gebaut anzunehmen sind und erst im Verlaufe der Generationen zu collateralen geworden sind. Darauf weist in erster Linie das häufige Vorkommen diploxyler Bündel im Palaeozoicum hin, wie solche bei jetzt noch lebenden älteren Typen wie den Cycadaceen partiell erhalten sind.

7. Gewisse Thatsachen über Gewebespannungen sind vielleicht ebenfalls auf die Pericaulom-Bildung zurückzuführen. ERNST KÜSTER hat nachgewiesen<sup>1)</sup>, dass bei allen von ihm untersuchten Algen (Florideen und Fucaceen u. a.) die Gewebespannung sich insofern gerade umgekehrt verhält wie sie in den Stengelorganen der höheren Pflanzen constatirt werden kann, als bei den ersteren die äusseren Gewebeschichten, die „Rindenschichten“, sich bei einer Trennung von den centralen verlängern, also die „Markschichten“ sich entsprechend verkürzen. Bei den höheren Pflanzen jedoch verkürzen sich bekanntlich im Allgemeinen losgetrennte Rindenstücke, während ein Stück des Markkörpers sich verlängert.

Nach der Pericaulom-Theorie, nach der der Markkörper der höheren Pflanzen morphologisch etwa den übergipfelnden Trophosomen, die Peripherie des Stengels jedoch und die Blätter als Fortsetzungen den übergipfelten Trophosomen entsprechen würde, ist es danach begreiflich, wenn letztere in der Energie des Längenwachstums von den ersteren übertroffen werden, nach der Regel nämlich, dass die Organe, die sich der Senkrechten am meisten nähern, auch diese Energie am stärksten zeigen. Das Pericaulom muss daher von der Centralen, deren Streben nach Längenwachsthum intensiver ist, mitgenommen werden.

8. Dass Abnormitäten sich in Zusammenklang mit einer guten morphologischen Theorie bringen lassen müssen, ist für mich zweifellos. Sie sind ebenso Naturerscheinungen wie alles andere. Die neuerliche Neigung sie beiseite zu schieben und möglichst unbeachtet zu lassen, ist ein Ausdruck für die Unbequemlichkeit, die sie den gegenwärtigen nicht haltbaren morphologischen Theorien

1) Sitzungsber. der Akad. des Wiss. in Berlin, 1899.

schaffen: der Prüfstein für eine brauchbare Theorie ist die Möglichkeit alle Formgestaltungen durch Zuhilfenahme derselben erklären d. h. mit einander in Beziehung setzen zu können.

Ich wähle als Beispiel das altbekannte von der Birne.

Die Fähigkeit der Birnenfrucht gelegentlich ihr äusseres Fruchtfleisch in richtige Schuppen aufzulösen, die sogar noch in grüne spreitige Theile ausgehen können, weist auf die Phyllomnatur des Fruchtfleisches hin. Man könnte hier ganz gewiss im Sinne von SACHS sagen, dass wohl besondere Ernährungs- und sonstige äussere Verhältnisse vorgelegen haben, die die Entstehung von Blättern auf der Birne zur Folge hatten und in der That ist es auch so. So blühten z. B. nach GUSTAV CABANÈS (Bull. Soc. d'étude sciences nat. Nîmes 1897/98) in Folge des milden Herbstes 1897 viele Obstbäume in der Nähe von Nîmes zum zweiten Mal, und manche trugen auch noch einmal Früchte. Diesen sassen aber grüne Laubblätter auf, auch mitten auf dem Fruchtfleisch, die kleiner als sonst Birnblätter, im Uebrigen aber vollkommen ausgebildet waren. Der Grund für die Deformation liegt nun darin, dass die zweiten Früchte sich nicht unter den üblichen Bedingungen entwickeln konnten; es fehlte ihnen die nöthige Temperatur, Nahrung u. s. w. Dies ist die Ansicht des genannten Autors.

Gewiss: auch ich zweifele nicht im mindesten daran — und schöne Experimente von PEYRITSCH, SACHS und GOEBEL beweisen dies — dass bei der Entstehung von Abnormitäten äussere und Ernährungs-Verhältnisse mitspielen. Die Aeusserungen, die an den Pflanzen durch diese Einflüsse zu Wege kommen, liegen aber in der Bahn des Gesamtaufbaues des ergriffenen Pflanzentheiles. In unserem Falle bleibt aber die Frage übrig, warum, wenn gerade „Laubblattstoff“ erzeugt wird, dieser so und immer in der bestimmten Weise zur Verwendung kommt, dass beim Vorhandensein von Birnenfruchtanlagen das Fleisch derselben sich zu Schuppen und Laubblättern gestaltet, und die Antwort kann keine andere sein als die: weil die Nahrung nur solche Bahnen leicht beschreiten kann, die gewohnt sind oder doch gewesen sind, weil Neubildungen auf Grund dieser specifischen Nahrung nur da entstehen werden, wo die nächste Anknüpfung an diese neuen Organe zu finden ist. Wenn also das Fruchtfleisch der Birne morphologisch im Verlaufe der Generationen aus verwachsenen Blattbasen hervorgegangen ist, so liegt es am nächsten, hier für den durch abnorme Verhältnisse gebildeten „Laubblattstoff“ einen Ausweg zu finden durch Bildung von Blättern gerade an Stelle des Birnenfleisches.

So einfach, wie das nun aber oben zur Darstellung gelangt ist, also aus Centrale und einfachem Pericaulom, sind die Stengel der

höheren Pflanzen nicht zusammengesetzt, vielmehr ist zu erkennen, dass die Neigung zur Pericaulom-Bildung dauernd bestanden hat. Wir werden also annehmen, dass eine Pericaulom-Pflanze durch Zusammenaufwachsen ihrer Stengel mit den basalen Theilen ihrer Blätter unter Umständen ein secundäres Pericaulom bilden konnte u. s. w.

Dann ist aber noch zum Verständniss der Mannigfaltigkeit der Stengelbildungen zu beachten, dass nicht nur Centralen und Pericaulome mit ihren Appendices (Blättern u. dergl.) zusammen aufwachsen können, sondern auch Stengelorgane unter einander. Darauf weisen die Schlingpflanzen hin. Bei dem an Etiollement erinnernden schnellen Längenwachsthum der Lianen-Stengel, die aus dem Dunkeln an's Licht streben, bleiben dieselben vergleichsweise dünn; durch Zusammenaufwachsen mehrerer derselben wird die nöthige Stärke erreicht und zugleich die für solche Pflanzen zweckmässige Tauconstruction.

In dem Abschnitt „*Cycadofilices*“ habe ich in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ I, 4, S. 781—782 ff. (1901) auseinandergesetzt, inwiefern man für die *Cycadales* kletternde *Filicales* als Vorfahren vermuthen könnte. Ihr „anormales“ Dickenwachsthum deutet u. A. darauf hin; diese sogenannten Anomalien sind ja für Lianen charakteristisch. Das Vorkommen von Periderm-Lamellen im Stamme bei gewissen recenten Cycadaceen, die bis in's Mark hineingreifen, und dieselbe Erscheinung bei mesozoischen Bennettitaceen, in beiden Fällen also wiederum bei älteren Typen, würde ich als Hinweis auf die Zusammensetzung der Stämme aus verwachsenen Stengelorganen ansehen, die aussen ein Periderm besaßen. Bei *Stangeria* entstanden Knospen an Stücken von Querscheiben, die in Erde gesetzt worden waren, auf der Markseite des Holzkörpers<sup>1)</sup>. Diese Thatsache bleibt — wie so viele — für die BRAUN'sche und gegenwärtige Morphologie gänzlich unerklärbar, d. h. lässt sich nicht in Beziehung zu bereits Bekanntem setzen. Für die Pericaulom-Theorie liegt in dieser Thatsache jedoch gar nichts Ueberraschendes, da die Entstehungsstelle dieser „abnormen“ Knospen der ursprünglichen Aussenfläche eines (nunmehr verwachsenen) Stengelorganes entspricht.

Ueber die Veranlassung zur Bildung von Pericaulomen habe ich mich schon früher geäußert (vergl. Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte palaeontologischer Thatsachen, Berlin 1898, S. 26—27). Das Resultat lautet dort: Ein Pericaulom entsteht durch das Bedürfniss, einen festen Hohlcylinder für die aufrechten Stämme der

1) Vergl. RENAULT, Cours de botanique fossile, 1881, I, p. 41, der diese Beobachtung HOULLET's mittheilt.

zum Luftleben gekommenen Pflanzen zu haben; das wird eben im Anschluss an das Gegebene am besten durch Verwachsung zunächst der Trophosom- resp. Trophosporosom-Basen erreicht. Da aber dann die letzteren die Leitung der Nahrung in Richtung der Stammlänge besorgen, wird das ursprüngliche Centralbündel überflüssig, dessen schliessliches Verschwinden überdies dadurch unterstützt werden muss, als die mechanische Construction im Centrum der festen Elemente, die bei den meisten Pericaulom-Stengelpflanzen an die Leitbündel geknüpft sind, nicht bedarf.

*[The following text is extremely faint and largely illegible due to fading and bleed-through from the reverse side of the page. It appears to be a continuation of the scientific discussion.]*

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Potonié Henry

Artikel/Article: [Die Pericaulom-Theorie. 502-520](#)