

PALÄOBOTANISCHE UND PHYLOGENETISCHE BEITRÄGE I—V.

W. ZIMMERMANN
(Tübingen).

Mit 8 Abbildungen und Tafel XIX—XX.

I. *Williamsoniella coronata* THOM.

Eine der größten technischen Schwierigkeiten, mit denen die paläobotanische Forschung zu kämpfen hat, beruht auf der Isolierung der Organe bei der Fossilisation, das heißt auf der bedauerlichen Tatsache, daß vegetative und fertile Organe fast stets gesondert aufgefunden werden. Es muß daher immer als ein großer Glücksfall bezeichnet werden, wenn man einmal z. B. auf einen laubblätter- und blütentragenden Zweig stößt und so die Zusammengehörigkeit unmittelbar aufzeigen kann.

Für *Williamsoniella coronata* hatte THOMAS aus der anatomischen Übereinstimmung und dem regelmäßigen Zusammenvorkommen wahrscheinlich gemacht, daß die von ihm im Jura der Gristhorpe Bay (Küste von Yorkshire) isoliert aufgefundenen Blüten vom Benettitales-Typ zusammengehören mit den Blättern von *Taeniopteris vittata* BRGT., einem lange bekannten Pteridophyll. Bei dieser Gruppe kleinblütiger Benettitales sind aber, soviel ich weiß, noch nie Funde von Laubblättern und Blüten in organischem Zusammenhang beschrieben worden. THOMAS selbst sagt darum zur Rekonstruktionsfrage: „But so long as the direct evidence of organic connection is not forthcoming, any conclusions we may reach must be to some extent speculative“ (THOMAS, S. 131)¹⁾.

¹⁾ Kürzlich (1933) hat FLORIN den Spaltöffnungsapparat von *Williamsoniella Lignieri* (NATH.) THOMAS untersucht und im Zusammenhang mit früheren Untersuchungen an vegetativen Organen die Zusammengehörigkeit solcher Blätter und Blüten wenigstens zur gemeinsamen Gruppe der Benettitales bestätigen können.

Erfreulicherweise kann ich nun die Vermutung THOMAS' bestätigen. Ein Handstück des geologischen Instituts Tübingen, das vom klassischen Fundort THOMAS' stammt, und das als *Taeniopteris vittata* ausgezeichnet war, zeigt nicht nur isolierte Blätter, sondern es enthält einen blühenden Zweig (Abb. 1).

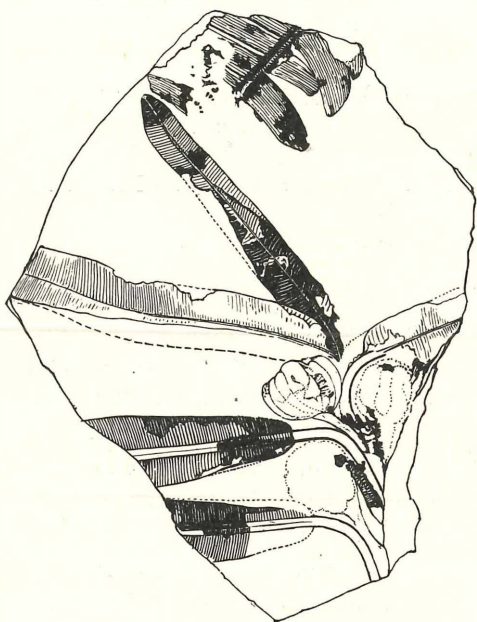


Abb. 1. *Williamsoniella coronata* THOM.

Blüten und Blätter in natürlichem Zusammenhang.

Gristhorpe plant-bed (Jura), Gristhorpe-Bay (Küste von Yorkshire).

Nach einem Exemplar aus der Sammlung des Geol. Inst. Tübingen. $\frac{4}{5}$ nat. Gr.

Die Blätter sind recht gut erhalten, teilweise als Abdruck, mit den namentlich gegen die Unterseite vorspringenden charakteristischen parallelen Nerven, teilweise inkohlt. An den Übergangsstellen vom Stiel zur Blattfläche zeigen alle Blätter einen leichten Knick, gleichsinnig gegen die Unterseite; die Blätter standen also wohl im Leben einigermaßen horizontal, wie ich das in meiner Rekonstruktion (Abb. 2) angedeutet habe.

Von der Sproßachse sind gleichfalls einige Reste der Rinde erhalten. Ihre inkohlte Oberfläche ist dicht besetzt mit etwas unregelmäßigen lentizellenartigen quer verbreiterten Wülsten.

Von Blüten sind am Tübinger Handstück 3 Exemplare nachweisbar. Nur bei einer einzigen (in Abb. 1, der Blüte links oben) lassen sich aber einigermaßen deutlich Einzelheiten erkennen. Der Abdruck zeigt 4 Mikrosporophylle, von denen eines als Vertiefungen die Abdrücke von 3 (oder 4?) Sporangien (bzw. Synangien) in ihrer

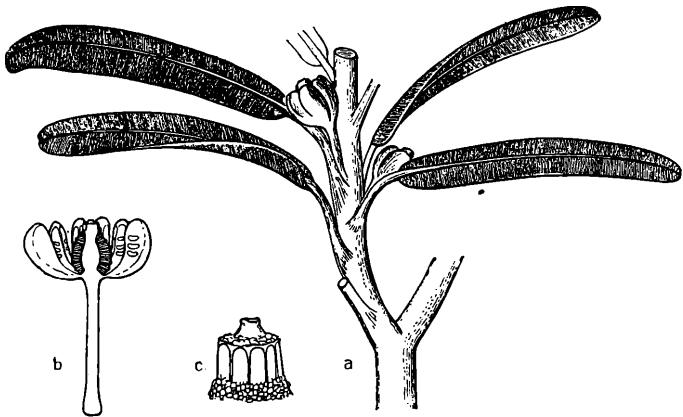


Abb. 2. *Williamsoniella coronata* THOM.

Rekonstruktion eines blühenden Zweiges (vgl. Abb. 1). (Aus ZIMMERMANN 1933.)

charakteristischen Anordnung übereinander zeigt. Die Mitte dieser Zwitter-Blüte wird eingenommen vom Gynaeceum. Es ist nur in seinen Umrissen zu erkennen. An den beiden anderen Blüten ist auch die allgemeine Form nur als Umriß nachweisbar, bzw. bei der Blüte links unten noch relativ deutlich ihr zirka 11 mm langer, größtenteils im Abdruck erhaltener, Stiel.

Wichtig ist vor allem die Stellung der Blüten. Auf Grund von Funden NATHORST'S an *Wielandiella* hatte THOMAS in seiner Rekonstruktion von *Williamsoniella* angenommen, daß die Blüten in den Gabeln scheinbar dichotomer Zweige stünden. Diese Rekonstruktion ist auch allgemein in Lehr- und Handbücher übergegangen²⁾. Nach meinem Befunde trifft eine solche bei Phanerogamen sehr auffällige Stellung der Blüten für *Williamsoniella* nicht allgemein zu. Es mag sein, daß die Sproßachsen sich gabelig verzweigen. Aber jedenfalls

²⁾ WETTSTEIN (1933, S. 493) übernimmt zwar im Text meine Ansicht, daß die Blüten von *Williamsoniella* blattachselständig sind, behält aber die alte Rekonstruktion von THOMAS mit gabelständigen Blüten bei.

stehen die Blüten in der Regel nicht in den Gabeln, sondern seitlich an der Sproßachse. Sämtliche 3 Blüten meines Handstückes scheinen unmittelbar oberhalb eines Blattes, das heißt in der Blattachsel, zu entspringen. Wir haben also damit noch ein weiteres Merkmal, das diese kleinen jurassischen Benettitales recht angiospermenähnlich macht.

Ich möchte aber ausdrücklich betonen, daß ich mit diesem Hinweis *Williamsoniella* keineswegs zu einem unmittelbaren Angiospermen-Ahnen stempeln will. Die Morphologie der *Williamsoniella*-Sprosse ist nur eine weitere Eigenschaft, die zeigt, daß sich im Ahnenkreis der Angiospermen (der sich als die Gesamtgruppe der jungpalaeozoischen und mesozoischen Pteridospermo-Cycadophyta umschreiben läßt, und zu dem auch unter anderen die Caytoniales sowie interessante Funde von HARRIS u. a. gehören), einigermaßen gleichzeitig, und vielleicht in parallelen Reihen gleichsinnig, Angiospermen-Eigenschaften herausgebildet haben. Hierdurch rechtfertigt sich natürlich die merkmalsphyletische Betrachtungsweise, so lange wir eben noch nicht in der Lage sind, unmittelbare Glieder in der Ahnenkette der Angiospermen mit Sicherheit zu bezeichnen.

Die besonderen Eigenschaften, die *Williamsoniella*, in gleicher Weise wie die übrigen Benettitales, vor den Angiospermen auszeichnen, liegen ja bekanntlich im Bau und in der Stellung des Androeceums und des Gynaeceums. Soweit sich Einzelheiten an meinem Material erkennen lassen, stimmen sie vollständig zur Beschreibung von THOMAS. Insbesondere ist deutlich, daß auch der neue Fund der *Williamsoniella*-Blüte die Sporangien nicht wie sonst bei den Pteropsiden auf der Blattunterseite, sondern auf der Blattoberseite trägt. Die Ableitung dieser Stellung von dem ja fossil reich belegten Ausgangstyp der Pteropsiden-Sporophylle mit randständigen Sporangien bereitet keine Schwierigkeiten (vgl. Abb. 3), zumal ja gerade innerhalb der Benettitales zahlreiche schon von NATHORST und THOMAS geschilderte Übergangsformen nachweisbar sind.

Für *Williamsoniella* selbst scheint mir die Morphologie der Mikrosporophylle bisher noch nicht endgültig geklärt. THOMAS nimmt an, daß eine einzige Lamelle rechts und links die Mikrosporangien trägt (Abb. 3). Diese Deutung ist prinzipiell durchaus möglich. Im Zusammenhang mit dem Bau der übrigen Benettitales halte ich es aber auch nicht für ausgeschlossen, daß hier eigentlich 2, mindestens an den freien Rändern zusammengepreßte, Lamellen

vorliegen. Weder das Material von THOMAS noch das hiesige läßt hierüber eine sichere Entscheidung zu. Auch an meinem Material ist nur deutlich, daß das Sporophyll gegen außen erheblich dicker ist als gegen innen, an seinem Sporangien tragenden Teil.

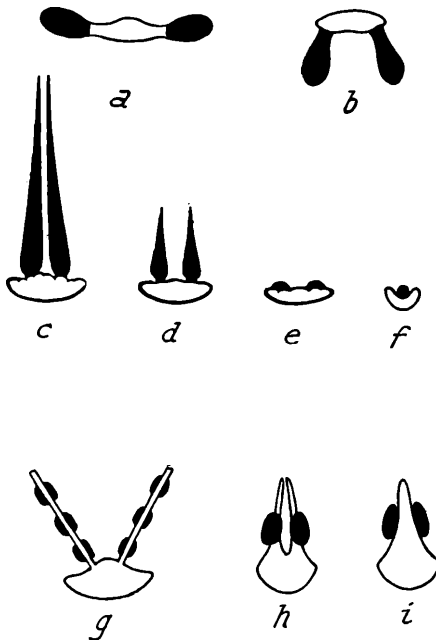


Abb. 3. Mikrosporophylle der Bennettiales und Verwandten im Querschnitt.

- a Ausgangstyp mit marginaler Stellung der Sporangien,
 b (zum Vergleich) Typ der Farne und Cycadeen mit Sporangien auf Unterseite verlagert,
 c–i Typen der Bennettiales mit Sporangien auf die Oberseite verlagert,
 c *Cycadocephalus*, d *Weltrichia mirabilis*, e *Williamsonia whitbienensis*,
 f *Wielandiella angustifolia*, g *Williamsonia spectabilis*,
 h und i *Williamsoniella coronata* in 2 Deutungsmöglichkeiten (vgl. Text).

Nach NATHORST, THOMAS und Originalen.

Die Verlagerung der Sporangien auf die Oberfläche der Sporophylle steht offensichtlich in enger ökologischer Beziehung zu dem für die Bennettiales so charakteristischen Zusammenschluß der Sporophylle in eine Blüte. Während des Heranreifens der Blüte schließen die Sporophylle ja hier zu einer Knospe zusammen; infolge dieses Zusammenschlusses sind die jungen Sporangien dadurch im Inneren der Knospe geborgen, daß sie auf der Blattoberseite sitzen.

Die Stellung der Mikrosporangien auf der Sporophylloberseite gibt aber vielleicht auch einen Fingerzeig auf den Zusammenhang zwischen der Phylogenie der Zwitterblüte und der Phylogenie der Insektenbestäubung. Die ältesten Benettitales aus dem Keuper und Lias hatten durchweg, oder doch mindestens überwiegend, eingeschlechtige Blüten. Als dann später (vielleicht um die Keuper-Jura-Wende, mit Sicherheit erst vom Dogger ab) Zwitterblüten auftraten, bot die Lage der Mikrosporangien auf der Sporophylloberseite die Möglichkeit zur Bestäubung durch Insekten, die vielleicht ähnlich wie bei einigen heutigen Gymnospermen durch zuckerhaltige Pollinationstropfen angelockt wurden. Denn bei diesen Benettitales-Zwitterblüten, vor allem bei ihrem ältesten sicheren Vertreter, bei unserer *Williamsoniella*, kommen ja die Mikropylen der Samenanlagen und die Mikrosporangien einander recht nahe. Sie berühren daher ähnliche Körperteile der bestäubenden Insekten. Eine Selbstbestäubung wurde jedoch wohl im allgemeinen durch ein nicht gleichzeitiges Reifen der Geschlechtsorgane vermieden. So nimmt NATHORST bei *Wielandiella* Protogynie an. Dagegen sind andere zwitterblütige Benettitales, vor allem die Gattung *Cycadeoiden* durch Protandrie ausgezeichnet³⁾.

II. Zellkerne und Plasma devonischer und anderer palaeozoischer Pflanzen.

Im Zusammenhang mit meinen Spaltöffnungsuntersuchungen an Psilophyten (ZIMMERMANN, 1926) hatte ich schon kurz darauf hingewiesen, daß in diesem mehrere Hundert Millionen Jahre alten Material gelegentlich die Zellkerne und das Plasma recht gut sichtbar sind. Das erscheint natürlich auf den ersten Anblick bei der bekannten Vergänglichkeit solcher plasmatischer Gebilde sehr überraschend. Daß es sich aber wirklich um Erhaltung plasmatischer Substanz handelt, läßt sich am besten durch eine Darstellung im Zusammenhang mit dem ganzen erhaltenen Gewebe zeigen.

Asteroxylon mackiei (Taf. XIX, Fig. a) besitzt Knospen, deren ältere Blätter über dem Vegetationspunkt zusammenneigen. Ein Querschnitt in Höhe des Vegetationspunktes trifft daher um den

³⁾ Die auch von HIRMER (in WETTSTEIN, 1933) übernommene morphologisch recht abenteuerliche Rekonstruktion einer Zwitterblüte von *Williamsoniagigas* mit terminalem Androeceum hat wenig Anklang gefunden (vgl. z. B. THOMAS, 1916, S. 139 f.).

Vegetationspunkt herum die Querschnitte kranzförmig angeordneter Blätter. Bei einem etwas tieferen Schnitt (Taf. XIX, Fig. d) durch die Knospe sieht man die Anheftungsstellen der Blätter, es wird in diesen basalen Teilen der Blätter auch deutlich, daß sie noch einen unverkennbaren nadelartigen Phylloidcharakter besitzen. Das ist ja auch für solche altertümliche Seitenorgane entsprechend der sich mehr und mehr durchsetzenden Übergipfelungstheorie der Sproßbildung zu erwarten.

Die plasmatischen Reste sind nun überall dort besonders deutlich, wo auch bei rezenten Pflanzen das meiste Plasma mit großen Kernen vorkommt. Das heißt, wir erkennen Kerne und Protoplasma vor allem in den embryonalen Zellen, also einerseits im Vegetationspunkt, der in meinem Schnitte (vielleicht infolge einer Teilung) verdoppelt ist (Taf. XIX, Fig. b) und in den der Xylembildung voraus-eilenden Protoxylemgruppen bzw. Blattspursträngen. Letztere fallen in Taf. XIX, Fig. d, eben durch den Plasmareichtum des Zellinhaltes, als dunkle Punkte schon bei schwacher Vergrößerung ohne weiteres auf. Die mehr zentral gelegenen Gruppen bilden dann, wie üblich bei einer Aktinostele, in den älteren Teilen der Sproßachse die vorspringenden Strahlen des Holzquerschnittes (Taf. XIX, Fig. e).

Den Einzelaufbau der Zellen am Vegetationspunkt machen wohl die Photographien (Taf. XIX, Fig. c, und Taf. XX, Fig. a) ohne weiteres deutlich. Die Übereinstimmung der fossilen Zellen mit rezenten Zellen embryonaler Gewebe brauche ich kaum besonders hervorzuheben.

Plasmatische Reste sind in Schliften palaeozoischer Pflanzen durchaus nicht selten, selten ist nur eine so treffliche Erhaltung. Es sei hier im Zusammenhang kurz auf einen ähnlichen Fund hingewiesen. Es handelt sich um Schriffe durch Kieselknollen des von Grand'Eury behandelten Permo-Karbons von Grand Croix. Taf. XX, Fig. b, gibt daraus einen Querschnitt durch ein Pteridophyll (nach Nervatur vielleicht *Cyclopteris*?) wieder. Wir sehen eine an heutige Dikotylen erinnernde Gliederung des Blattes in Palisaden- und Schwammparenchym. Das Palisadenparenchym ist offenbar deshalb so dunkel, weil seine Zellen entsprechend dem großen Chlorophyllreichtum auch im Leben sehr reich an organischer Substanz waren (im Gegensatz zu den inhaltsärmeren Epidermen, den Zellen des Stützgewebes bzw. der Schwammparenchymzellen).

Ähnlich wie die Palisadenzellen sind die — ja heute meist gleichfalls durch Chlorophyllgehalt ausgezeichneten — Spaltöffnungszellen dunkel. Das ist eine recht allgemeine Erscheinung in strukturbietenden Epidermen. Ja, in Querschnittsbildern solcher fossiler Zellen kann man deutlich erkennen, daß es ein der Zellwand

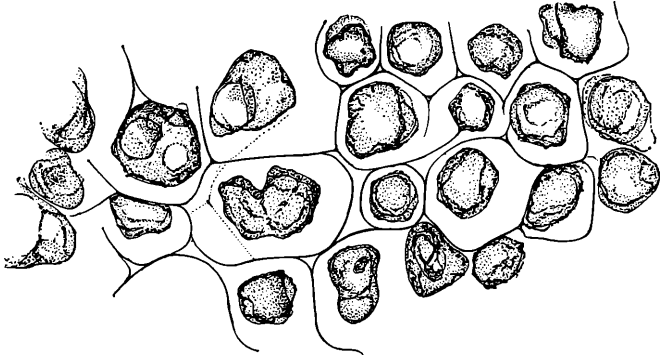


Abb. 4. Das gleiche Blatt wie Tafel XX, Fig. b, aber Flächenschnitt in Höhe des Palisadenparenchyms. Vergr.

innen anliegender Schlauch ist, der die dunkle Färbung verursacht, und der völlig mit dem plasmolysierten Plasmaschlauch derartiger rezenter Zellen übereinstimmt (Abb. 4). In den inhaltsärmeren Epidermiszellen, die offenbar ziemlich chlorophyllfrei waren, ist dagegen wiederum der Zellkern meist recht deutlich.

Solche fossile Plasmareste scheinen mir aber auch in einem ganz anderen Zusammenhang wichtig, nämlich zur Klärung der Frage der Kohlebildung. Bekanntlich standen und stehen sich je nach dem vermuteten Ausgangsmaterial für die Kohlebildung zwei Theorien gegenüber: Die Zellulose- und die Lignin-Theorie (vergleiche z. B. ZETSCHÉ, 1932, S. 299, und die dort zitierte Literatur).

Die sichtbaren Strukturen solcher Schiffe durch echt versteinerte Pflanzen gehen nun auch auf eine Art von lokalisierter Kohlebildung zurück. Bei der strukturerhaltenden Fossilisation pflanzlichen Materials, für die Taf. XIX u. XX sowie Abb. 4 und 5 Beispiele geben, spielen sich nebeneinander 2 Prozesse ab: Einerseits der Ersatz organischen Pflanzenmaterials durch anorganische Versteinerungsmittel (Calcium- bzw. Magnesiumkarbonat, Kieselsäure

usw.), sowie andererseits die „Inkohlung“, das heißt die chemische Umwandlung des organischen Materials unter relativer Kohlenstoffanreicherung. Solche Fossilien, wie wir sie mit erhaltener Struktur in palaeozoischen Kiesel- und Dolomitknollen finden, sind nun in der Hauptsache aus dem anorganischen Versteinerungsmittel aufgebaut. Nur zu einem ganz verschwindenden Bruchteil sind in ihnen noch die inkohlten Reste des Pflanzenmaterials vorhanden. Diese inkohlten Reste, die im Schliff als dunkle Partien erscheinen, befinden sich aber dort, wo zu Beginn der Fossilisation reichlich organisches Material war. Die fossilen Plasmareste zeigen daher unmittelbar, daß sich auch außerhalb der Zellulose- und Ligninwände organisches Material an der Kohlenbildung beteiligt. Eine erhebliche Beteiligung des Lignins an der Kohlenbildung ist aber gleichfalls aus dem mikroskopischen Bild zu zeigen, da Gefäß- und Tracheidenwände durchweg besonders dunkel sind.

Entscheidend für die fossile Erhaltung derartiger plasmatischer Zellstrukturen ist wohl vor allem die allererste Zeit unmittelbar nach dem Absterben der betreffenden Pflanzen.

Es handelt sich hier um einen Teilvorgang des Prozesses, den der Zytologe „Fixieren“ und „Härten“ nennt. Gut erhaltene Pflanzenstrukturen, insbesondere gut „fixiertes“ Plasma, finden wir fast immer nur in Ablagerungen, die einen ähnlichen Charakter wie unsere Moore zeigen, und die fast regelmäßig dadurch ausgezeichnet sind, daß in ihnen tierische Knochen oder Kalkschalen fehlen. Man kann fast die Regel aufstellen, daß dort, wo aus älteren Schichten (Mesozoikum und Palaeozoikum) reiche Tierfunde vorliegen, Pflanzenreste äußerst spärlich sind und umgekehrt. Das deutet darauf hin, daß für diesen antagonistischen Erhaltungszustand die Huminsäuren in Mooren und ähnlichen Ablagerungen entscheidenden Einfluß haben. Sie lösen einerseits Knochen, Schalen u. dgl. rasch auf, „fixieren“ aber das Plasma namentlich pflanzlicher Zellen sehr gut. Eigene Beobachtungen an rezentem Material (Wurzelspitzen von *Lepidium sativum*), das in verschiedenen stark angesäuertem und mit Phosphaten gepuffertem Tümpelwasser (ph 3—8,5) der Verwesung überlassen wurde, begünstigen diese Vermutung. Die Wurzelspitzen zeigten nach sechsmonatigem Aufenthalt in den sauren Lösungen weitaus den besten Erhaltungszustand. Es wäre für die Frage der pflanzlichen Fossilisation sicher erwünscht, wenn solche Untersuchungen in größerem Umfange aufgenommen würden.

III. Cordaiten-Wurzel mit „Casparischen Streifen“ in der Rinde.

Von rezenten Wurzeln sind wir gewohnt, daß die Casparischen Streifen auf eine meist einschichtige Stelenscheide, auf die Endodermis, beschränkt sind. Im Palaeozoikum scheint diese Arbeitsteilung der Rindenzellen, das heißt die Auszeichnung einer einzigen Zelllage durch den Besitz dieses eigentümlichen Membranstreifens, noch nicht allgemein durchgeführt gewesen zu sein. An einem diarchen, vermutlich zu den Cordaiten gehörigen, Seitenwürzelchen ohne Sekundärholzbildung fand ich nämlich fast alle Rindenzellen mit Ausnahme der subepidermalen Lage mit solchen Casparischen Streifen versehen (Taf. XX, Fig. d)⁴. Im Querschnitt erscheinen die Casparischen Streifen als linsenförmige Anschwellungen der Membran.

Die Streifen waren allerdings auch hier in der Endodermis am stärksten ausgeprägt und zeichneten die radiären Endodermiswände aus. Außerhalb der Endodermis verbinden diese Casparischen Strei-

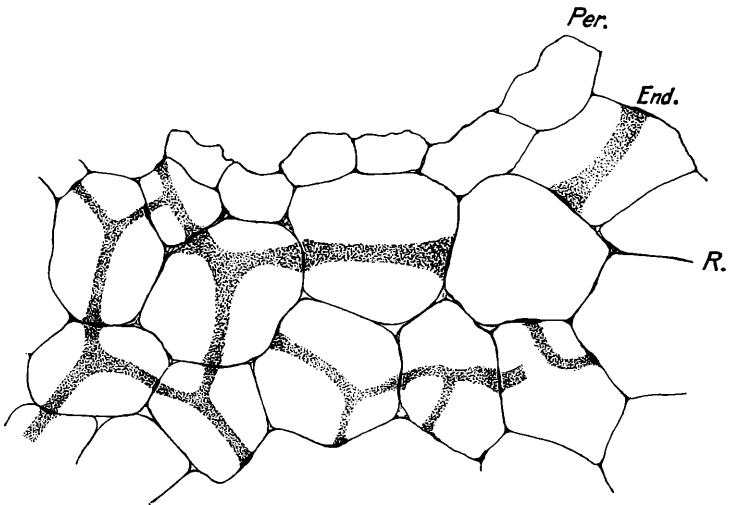


Abb. 5. Ausschnitt aus der Rinde von Taf. XX, Fig. d, mit Casparischen Streifen.
Per. = Perizykel; End. = Endodermis; R. = Rinde.

⁴) Der betr. Schliff stammte gleichfalls aus dem Permo-Karbon von Grand Croix und enthielt im übrigen sowohl fertile wie vegetative Cordaiten-Reste.

fen jedoch auch nicht streng radiäre Wände, ja sogar in der Regel die mehr oder minder tangentialen Wände. Ganz allgemein stehen aber solche Casparische Streifen (richtiger Ringe) wie bei rezentem Material in einer Ebene parallel zur Wurzellängsachse.

Da die Ansatzpunkte der Casparischen Streifen in 2 aneinanderstoßenden Zellen korrespondieren, hat die nicht streng radiäre Anordnung der Casparischen Streifen häufig ihre Gabelung zur Folge (Abb. 5), ebenfalls, soweit ich sehe, ein an rezentem Material ungewohntes Bild.

Vielleicht wirft diese Tatsache, daß die Casparischen Streifen ursprünglich keineswegs auf eine einzige Zelllage beschränkt waren, und daß sie früher keineswegs immer nur die radiären Wände bevorzugt haben, einmal Licht auf Entstehung und die heute noch immer ungeklärte Funktion der Casparischen Streifen. Es sei hier aber nicht näher auf diese Frage eingegangen, da zunächst einmal mehr Beobachtungen über diese abnorme Lage der Casparischen Streifen beigebracht werden müßten.

Mykorrhiza, die OSBORN für Cordaiten-Wurzeln beschrieben hat, fand ich in meinem Material nur in einigen ziemlich großen Zellen ohne deutliche Casparische Streifen.

IV Mikrosporen mit Luftsäcken aus dem Permokarbon der nördlichen Halbkugel.

Da in neuerer Zeit Mikrosporen mit Luftsäcken aus dem Permokarbon der südlichen Halbkugel (Glossopterisflora) eine größere Rolle spielen (vgl. z. B. SEWARD 1933), möchte ich ohne theoretische Erörterungen auf ihr Vorkommen im Permokarbon der nördlichen Halbkugel hinweisen. Die in Taf. XX, Fig. c, wiedergegebene Mikrospore vom Abietineen-Habitus stammt vom gleichen Fundort wie das Pterydophyllen-Blatt des Abschnittes II, also aus verkieseltem Material von Grand Croix bei St. Etienne⁵⁾.

Diese Mikrosporen mit Luftsäcken besitzen einen größten Längendurchmesser von 42—50 μ und eine Breite von 24—26 μ . Die Höhlungen der beiden Luftsäcke kommunizieren — mindestens am Fossil — miteinander. Es ist also eigentlich nur ein einziger Hohl-

⁵⁾ Das genaue Alter dieses wahrscheinlich von RENAULT gesammelten Materials ließ sich nicht mehr festlegen. Daher möchte ich mich vor-sichtshalber mit der Altersbezeichnung: Permokarbon begnügen.

raum, der aber an einer Stelle durch das Lumen der Mikrosporenzelle so verengert ist, daß scheinbar 2 selbständige Vorwölbungen rechts und links von der Mikrospore entstehen. Die Wandung der Luftsäcke läuft als äußerste Wandschicht um die gesamte Mikrospore herum. Es liegt also hier vermutlich genau dieselbe Konstruktion vor wie bei den Mikrosporen der heutigen Abietineen-Pollen, daß nämlich die Exine zu 2 Buckeln aufgetrieben ist. Wie bei diesen Auftreibungen der Abietineen-Pollen ist auch am vorliegenden Fossil die Oberfläche netzig strukturiert.

Eigenartig ist der Inhalt der in der Photographie wiedergegebenen Mikrospore. Man kann deutlich 3 Körper erkennen, die fast wie die Zellkerne eines Gametophyten aussehen. In vielen anderen gleichartigen Mikrosporen, die ich durchmustern konnte, kehrten aber solche Inhaltsbestandteile niemals in gleicher Lagerung wieder. Ich muß daher hier einen Parasiten oder ein Kunstprodukt annehmen. Dieses Beispiel zeigt also, wie vorsichtig man bei der Deutung fossiler Plasmareste sein muß. Nur, wenn derartige Bildungen regelmäßig in bestimmten Lagerungen wiederkehren, darf man mit der Möglichkeit organisierter Zellstrukturen rechnen.

Geflügelte Mikrosporen, bzw. blasig aufgetriebene Sporen, Membranschichten sind übrigens im Palaeozoikum keineswegs einzelt, selbst wenn wir von den charakteristisch geformten *Spencerites*-Sporen absehen. Ich fand z. B. vom gleichen Fundort Sporen ungefähr von der doppelten Größe wie die zuvor geschilderten, deren äußere Membranschichten in einen einheitlichen Luftsack aufgetrieben waren, die aber sonst recht ähnlich der Mikrospore Taf. XX gebaut waren. Diese 2. Form liegt teilweise noch in einem spitz-eiförmigen, apikal aufspringenden Mikrosporangium von 1270 μ Länge und 480 μ Breite. Nach der einen relativ dünnen und geraden Wandung zu urteilen, gehört das Mikrosporangium vermutlich zu einem Synangium. Diese Sporangienform (allerdings ohne geflügelte Sporen) ist im Palaeozoikum weit verbreitet. Ich verweise hier nur auf *Asterotheca* (bzw. *Scolecopteris*), insbesondere auf die mit meinem Fossil, der äußeren Form nach, weitgehend übereinstimmende *Scolecopteris elegans* ZENKER = *Asterotheca arborescens* SCHLOTH aus dem mittleren Rotliegenden von Chemnitz. Wie die mir vorliegenden Sporangien ansaßen, läßt sich an meinem Fossil nicht mit Sicherheit entscheiden.

V Der Stammbaum der Algen und das allgemeine Problem der Stammbaumkonstruktion.

Die Algen sind phylogenetisch sicher außerordentlich wichtig. Es kann z. B. kaum mehr zweifelhaft sein, daß die Ahnen der Kormophyten (also der Farne, Blütenpflanzen usw.) tangähnlich waren, das heißt, daß wir sie systematisch zu den derben Meeresalgen stellen würden, wenn sie uns ein glücklicher Zufall gut erkennbar überliefert hätte. Darin sind sich wohl alle Phylogenetiker heute einig. Höchstens in Detailfragen über den genaueren Aufbau dieser Kormophyten-Ahnen herrschen noch verschiedene Meinungen, auf die wir hier aber nicht einzugehen brauchen (vgl. darüber ZIMMERMANN, 1932 b).

Leider lassen uns die Fossilfunde gerade in den uns interessierenden Punkten fast völlig im Stich. Es gibt sehr wenig fossile Algenfunde, die uns über den Werdegang der Algen und Kormophyten orientieren können. Darum habe ich in meiner „Phylogenie der Pflanzen“ die Frage des phylogenetischen Zusammenhanges der Algen und der anderen Thallophyten untereinander, kaum behandelt.

STEINECKE hat nun kürzlich diese Lücke in der phylogenetischen Literatur erfreulicherweise ausgefüllt und durch Vergleich der rezenten Formen ein Bild entworfen, wie er sich die phylogenetischen Zusammenhänge denkt. Wenn ein Verfasser wie STEINECKE sich bewußt bleibt, wie hypothetisch eine solche Phylogenetik ohne fossiles Fundament ist, kann das vorsichtige Aussprechen phylogenetischer Vermutungen durchaus fruchtbar werden. Ich möchte hier auch gar nicht auf umstrittene Einzelheiten dieses hypothetischen Gebäudes eines Algenstammbaumes eingehen, sondern nur auf eine ganz grundsätzliche Frage, die erst ein Fundament schaffen kann, um solche phylogenetischen Detailfragen einer eindeutigen Entscheidung entgegenzuführen.

Es handelt sich um den Gegensatz zwischen „nieder“ und „höher“ entwickelten Algen, der bei STEINECKE sowohl im Text wie in den stammbaummäßigen Darstellungen eine sehr große — wie mir scheint übergroße — Rolle spielt. Mit dieser Frage aufs engste verknüpft ist die Darstellungsweise der „Verwandtschaft“ durch „Stammbäume“ Trotz der zahlreichen Untersuchungen über diese Fragen durch E. HAECKEL, O. LORENTZ, O. HERTWIG, K. LEWIN und andere ist es nämlich noch keineswegs übereinstimmend geklärt,

was eigentlich ein solcher „Stammbaum“ darstellen soll, worauf die Gemeinsamkeiten und Unterschiede z. B. zwischen den „Stammbäumen“ bzw. „Stammtafeln“ der menschlichen Genealogie und den „phylogenetischen“ Stammbäumen beruhen.

Vor allem ist die botanische Phylogenetik hier offensichtlich in vielen Punkten gegenüber der zoologischen, namentlich gegenüber der palaeozoologisch orientierten Phylogenetik gewaltig zurück. Man muß deshalb vielfach noch Dinge betonen, die dem Paläontologen vielleicht selbstverständlich erscheinen. Aber auf solchen heute schon durchaus vermeidbaren Unklarheiten der verwendeten Begriffe und auf Verschiedenheiten in den technischen Darstellungsprinzipien beruht ein sehr großer, ja vielleicht der weit überwiegende Teil, der Meinungsdivergenzen in phylogenetischen Fragen.

Wir wollen deshalb versuchen, am vorliegenden Beispiel der Algenphylogenie diese grundsätzliche Problematik zu klären. Als Ausgangspunkt für die Diskussion mag der Algenstammbaum (Abb. 6) dienen, der eine detaillierte Darstellung meines früheren Stammbaumes (ZIMMERMANN 1930, Abb. 3, S. 32) ist.

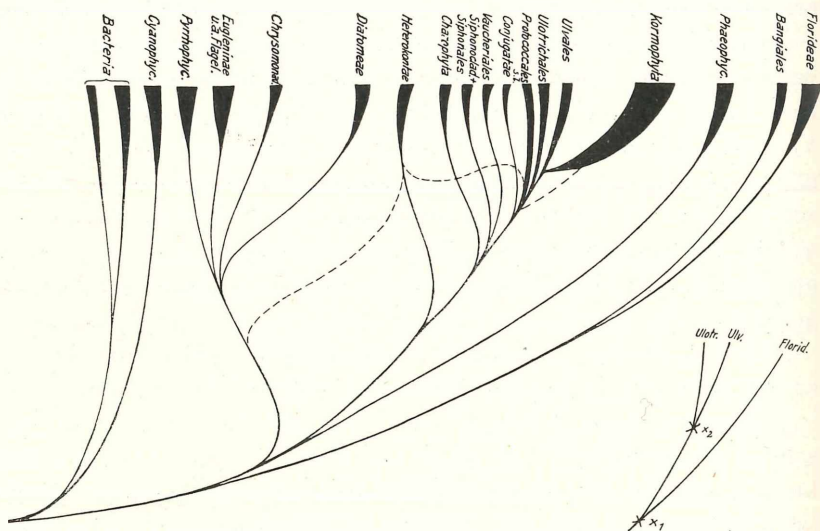


Abb. 6. Phylogenetischer Stammbaum der Schizophyten und Algen. Rechts unten die in Abb. 7 ausführlicher dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen schematisch herausgestellt.

Die Ansichten über die relativen Verwandtschaftsverhältnisse der Algen differieren erfreulicherweise sachlich sehr wenig. Soweit ich sehe, stimmt der Stammbaum Abb. 6, in dem was er aussagen soll, inhaltlich gut zur Ansicht STEINECKE's, aber auch zu den Ansichten anderer Algologen wie OLTMANN'S, PASCHER usw. Um die Diskussion zu vereinfachen, wollen wir nur drei Algengruppen ins Auge fassen, über deren relativen verwandtschaftlichen Zusammenhang bei allen maßgebenden Algologen überhaupt nicht die geringste Meinungsdivergenz besteht: die Ulotrichales, Ulvales und Ceramiales. Jeder Algologe wird sagen: natürlich sind die 2 Grünalgengruppen der Ulotrichales und der Ulvales, also etwa *Ulothrix mucosa* und *Ulva lactuca*, die in Zellbau, Gestalt der Fortpflanzungsorgane usw. so gut übereinstimmen, miteinander näher verwandt als etwa mit der Rotalge *Ceramium rubrum*. Wir haben demnach wenigstens in unserem Beispiel einen festen Ausgangspunkt, den das allgemein anerkannte Verwandtschaftsschema der Abb. 7, B, wiedergibt.

Betrachten wir nun aber die Stammbäume in der Literatur, so sehen wir zu unserer großen Überraschung trotz dieser großen sachlichen Übereinstimmung völlig entgegengesetzte Darstellungen, und zwar ohne daß einer der beteiligten Autoren anders als von einem „Stammbaum“ oder vom „phylogenetischen Stammbaum“ spricht.

Mein Stammbaum (Abb. 7, B₁) faßt die beiden Grünalgen (*Ulva* und *Ulothrix*) zunächst durch den ihnen relativ nahestehenden Ahn (X₂) und alle 3 Algen durch den entfernter stehenden Ahn (X₁) zusammen. STEINECKE dagegen faßt in seinem Stammbaum (Abb. 7, C₁) eine Rotalge (*Ceramium*) und eine Grünalge (*Ulva*) durch den zunächst stehenden Ahn (X₁); die beiden Grünalgen (und damit alle 3 Algen) jedoch erst durch den entfernter stehenden Ahn (X₂) zusammen. Die Reihenfolge der Ahnen und damit scheinbar die Angabe des Verwandtschaftsverhältnisses, ist also in diesen beiden verglichenen „Stammbäumen“ völlig entgegengesetzt dargestellt.

Das wird besonders deutlich, wenn wir in den beiden „Stammbäumen“ von den heutigen Endgliedern ausgehen. Verfolgen wir z. B. in Abb. 6 oder 7, B₁, die von *Ulva* abwärtsführende Aszendenzlinie, so stoßen wir zunächst auf den mit *Ulothrix* gemeinsamen Ahn X₂ (also bildlich gesprochen auf den „Großvater“). Im Stammbaum STEINECKE's, Abb. 7, C₁, stoßen wir dagegen erst auf den mit der Rotalge *Ceramium* gemeinsamen Ahn X₁ (bildlich den „Stamm-

vater“) und erst weiter zurück auf den auch mit *Ulothrix* gemeinsamen Ahn X₂ (bildlich den „Großvater“).

Soviel dürfte wohl unbestreitbar sein: Entweder sind die Autoren sachlich über die relative Verwandtschaftsbezeichnung ganz entgegengesetzter Meinung oder — da diese Annahme in unserem Falle offenbar nicht zutrifft — es verbirgt sich unter dem Liniensystem, dem wir den scheinbar gleichlautenden Namen „Stammbaum“ geben, eine ganz entgegengesetzte Darstellungstechnik. Im vorliegenden Falle, wo wir sachlich einig sind, mag die Darstellungsverschiedenheit nicht allzu bedenklich erscheinen. Es ist aber klar, daß eine solche babylonische Ausdrucksverwirrung bei der Darstellung sachlich zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse (und für diese ist die wissenschaftliche Stammbaumdarstellung doch in erster Linie da) die phylogenetischen Probleme hoffnungslos verwirrt.

Ich muß aber wohl gleich von vornherein zwei Einwänden entgegenreten:

1. Dem Einwand, die Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse dreier Algen sei ein Einzelfall. — Nein, es ließen sich ganz ohne Mühe Hunderte von ähnlichen Beispielen finden, bei denen die phylogenetischen Beziehungen in gleicher Weise völlig entgegengesetzt dargestellt sind. Ich will aber an diesem aktuellen und gut übersehbaren Einzelfall das grundsätzliche Problem klären. Wenn wir uns in diesem Einzelfall einigen, scheint mir auch eine generell verwertbare einheitliche Basis gewonnen.

2. Dem Einwand: Diese papierenen Stammbäume seien viel zu unwichtig, als daß man überhaupt auch nur einen einzigen Gedanken an ihre Darstellungstechnik verschwenden dürfe. — Solche graphischen Darstellungen sind für den Phylogenetiker nicht mehr aber auch nicht minder wichtig als etwa eine Kurve für den Physiologen. Und welcher Physiologe würde wohl zugeben, es sei gleichgültig, ob man aus dem Anstieg seiner Kurven eine Zunahme oder nach Belieben auch eine Abnahme der fraglichen Substanz herauslesen wolle? In dieser Lage befindet sich aber noch die heutige botanische Phylogenetik. Man weiß nicht, ob das Liniengewirre der Stammbäume die eine oder eine andere, genau entgegengesetzte, Verwandtschaftsbeziehung aussagen soll. — Überdies ist, wie mir scheint, die differierende äußere Technik der Stammbaumdarstellung meist eng verquickt mit bestimmten differierenden grundsätzlichen Anschauungen über das, was man „Phylogenetik“ nennt.

Die hier vorliegende Frage ist also grundsätzlich wichtig. Gewiß, nicht jeder Biologe braucht Phylogenetik zu betreiben; wenn auch die Phylogenetik in viele biologische Fächer hineinstrahlt, gibt es doch noch viele andere Fächer. Aber wenn man schon Phylogenetik treibt, scheint es mir eine wissenschaftliche Mindestforderung, daß man nach einer klaren und eindeutigen Ausdrucksform strebt.

Damit möchte ich als Mindestziel dieser Diskussion aufstellen, daß man wenigstens die beiden oben skizzierten verschiedenen Darstellungsweisen mit verschiedenen Bezeichnungen belegt und nicht nur einfach von „Stammbäumen“ spricht. Darüber hinaus hoffe ich zeigen zu können, daß die von mir vorgeschlagene Form der „Stammbäume“, die einzige für phylogenetische Darstellungen zweckmäßige ist, da sie in allen anderen genetischen Disziplinen (Genealogie, Ontogenetik, Vererbungswissenschaft und angewandte Genetik der Tier- und Pflanzenzucht, genetische Anthropologie, zoologische Phylogenetik usw.) heute üblich ist, und eigentlich nur die botanische „Phylogenetik“ manchmal ein anderes, aus der idealistisch-morphologischen Stufenreihe überkommenes Schema beibehalten hat.

Stellen wir noch einmal die beiden gegensätzlichen Stammbäume (Abb. 7, B₁ und C₁) einander gegenüber. Schlagwortartig kann man den von mir entworfenen „phylogenetischen“ Stammbaum (Abb. 7, B₁) als eine graphische Darstellung charakterisieren, die ein zeitliches Geschehen, nämlich die phylogenetische Wandlung, nacherzählen will, während der andere Stammbaum (Abb. 7, C₁) auf der Anordnung der Organismen in einer (zunächst keineswegs zeitlich gedachten) Stufenleiter oder Stufenfolge basiert. Diese im Ausgangspunkt und in der Auswirkung fundamental verschiedenen Darstellungsweisen werden am deutlichsten, wenn wir die ganz verschiedenartige Konstruktion der beiden „Stammbäume“ besprechen.

Zuerst sei die Konstruktion des eigenen Stammbaumes erläutert. Da wir ja bei den Algen keine brauchbaren fossilen Unterlagen haben, müssen wir ausgehen vom allgemein anerkannten Verwandtschaftsschema (Abb. 7, B), das nach dem Ähnlichkeitsvergleich (ZIMMERMANN 1931, S. 1011 ff.) konstruiert ist. Das heißt, weil die beiden Grünalgen sich in so vielen Merkmalen („Ordnungszeichen“)

ähnlich sind, betrachten wir sie untereinander als nahe verwandt⁶). Die Rotalge (*Ceramium*) steht ihnen dagegen verwandtschaftlich ferner.

Wenn wir nun ein solches Verwandtschaftsschema zu einer eindeutigen und wissenschaftlichen Ansprüchen genügenden graphischen Darstellung ausbauen wollen, dann muß die Lage (mindestens die relative Lage) der Punkte und Linien einen eindeutigen für jeden wissenschaftlichen Leser klaren Sinn haben. Das läßt sich, so viel ich sehe, nur dadurch erreichen, daß man den Stammbaum auf ein Koordinatensystem⁷) bezieht.

Mit Hilfe eines solchen Koordinatensystems können wir normalerweise auf einer Papierfläche 2 Variable darstellen. Für unser Beispiel sind etwa die Zeit und die morphologischen Unterschiede solche Variablen.

Das heißt, da die Phylogenie ein in der Zeit verlaufender Prozeß ist, ist es üblich, die Zeit als eine Variable im Stammbaum darzu-

⁶) Der Einwand UNGERER's (1931, S. 60 f.) gegen meine Begründung einer phylogenetisch orientierten Systematik beruht also auf einem Mißverständnis. Für mich (und wohl die meisten systematisch tätigen Biologen) bedeutet jede „Systematik“ selbstverständlich „Kennzeichnung der Dinggefügeordnung der Organismen“ im Sinne UNGERER's. Ich habe aber darüber hinaus gefragt nach den Zielen für diese „Kennzeichnung der Ordnung“, bzw. welche der vielen möglichen „Ordnungszeichen“ wir diesen Zielen entsprechend in der systematischen Praxis bevorzugen wollen. Eines der in der systematischen Praxis vorkommenden Ziele ist:

1. Die Darstellung der genealogisch-phylogenetischen Zusammenhänge, das heißt die einzige Kennzeichnung, die anstrebt, die entscheidenden Ordnungszeichen lediglich nach Gegebenheiten der Objektsphäre, der Pflanzen- oder Tierwelt, auszuwählen.

Die sonst noch möglichen anderen, nach ihren Zielen unterscheidbaren, Gruppierungsweisen sind:

2. Die „künstliche“ „Zweck“-Gruppierung, die grundsätzlich ihre Ordnungszeichen nicht nach Gegebenheiten der Sphäre der gruppierten Objekte, sondern nach menschlichen Zwecken usw. auswählt, und

3. diejenige Ordnungskennzeichnung oder Gruppierungsmethoden, die es unentschieden lassen, wie weit ihre Ordnungszeichen nach Gegebenheiten der Objekt- oder der Subjektsphäre ausgewählt sind, wie die „idealistische“ Morphologie und die — nicht-phylogenetisch orientierte — „natürliche“ Systematik.

⁷) Das Koordinatensystem braucht nicht aus rechtwinklig verbundenen Geraden zu bestehen, obwohl das die Regel ist. Auf andere durchaus mögliche Abweichungen habe ich früher verwiesen (z. B. ZIMMERMANN, 1932 a, S. 246).

stellen. Meist (auch in meinem Stammbaum, Abb. 7, B₁) gibt die Lotrechte im Koordinatensystem die Zeitachse. Oben stehen damit die zuletzt auftretenden Formen, etwa die heute lebenden, weiter unten die Ahnen. Natürlich wären mathematische Exaktheit, das heißt absolute Zeitwerte erwünscht. Aber das ist höchstens für die Zusammenhänge der großen, fossilbelegten Gruppen einigermaßen möglich (Vgl. ZIMMERMANN 1930, Abb. 2, S. 28, und 1932 a, Abb. 2, S. 247). Im allgemeinen, und auch beim obigen Stammbaum, Abb. 6, bleibt das ein frommer Wunsch⁸).

Wenn man aber schon eine phylogenetische Aussage über das relative Altersverhältnis der Ahnen machen will, muß man mindestens das relative Altersverhältnis von Ahnen, heutigen Formen usw. eindeutig aussprechen und darstellen können. Das Altersverhältnis darf mindestens nicht umgedreht werden. Wir müssen am weitesten oben die heutigen Formen eintragen, etwas darunter die wenig weit zurücklebenden Ahnen und am weitesten unten die ältesten Ahnen. Das ist die Anordnung der Abb. 7, B₁, in der Vertikalrichtung.

Und nun die Anordnung entsprechend der Horizontalrichtung, also auf der Abszissenachse! Hier ist es üblich, die Abstände zwischen den (Organismen repräsentierenden) Punkten proportional der morphologischen Differenz zu wählen. Gewiß, es fehlen wiederum im allgemeinen für diese variable Größe exakte absolute Zahlengrundlagen (für Ausnahmen vgl. ZIMMERMANN 1930, Abb. 2, S. 28, und 1932, Abb. 2, S. 247). Aber in großen Zügen läßt sich auch hier wieder eine relative Entscheidung treffen.

Zum Beispiel haben wir ja schon oben mit Abb. 7, B, der allgemein üblichen Entscheidung beigepflichtet: die beiden Grünalgen „stehen sich morphologisch gegenseitig näher“ als der Rotalge. Dementsprechend werden in unserem Stammbaum auch die Grünalgen der gleichen Zeit einander näher gezeichnet als Grün- und Rotalgen. Ferner lassen wir natürlich die Aszendenzlinien auf den gemeinsamen Ahn zu konvergieren, da wir keinen Grund dafür haben, daß sich die betreffenden Formen anders als divergierend entwickelt haben.

⁸) Ich habe trotzdem in Abb. 7, B₁, ungefähre geologische Zeiten eingezeichnet, da sich dadurch das an sich eindeutige relative Altersverhältnis der Ahnen und heutigen Formen anschaulicher machen läßt.

Durch eine solche Beziehung auf Ordinate und Abszisse ist somit die relative Lage aller Punkte und Striche unseres Stammbaumes in jeder Hinsicht eindeutig festgelegt⁹⁾. Kurz, der Stammbaum, wie er in Abb. 6 und 7, B₁, dargestellt ist, ist mit seinem Streben nach strenger Eindeutigkeit nach dem Prinzip konstruiert, wie er z. B. bei der menschlichen Genealogie (vgl. Abb. 7, A₁), aber auch in den anderen oben genannten genetischen Wissenschaften heute fast selbstverständlich üblich geworden ist.

Wie kommt nun der Stammbaum Abb. 7, C₁, zustande? Ihm liegt zunächst keine Schilderung eines zeitlichen Geschehens, sondern die Vorstellung einer Stufenordnung der Organismen zugrunde. Also jene Stufenordnung, jene Einordnung der Organismen in Rangstufen, nach der man schon Jahrhunderte lang in der vorphylogenetischen Zeit die heutigen Pflanzen, Tiere und den Menschen einstuft in aufsteigenden Reihen, z. B. die am „niedersten“ organisierten Algen unten, die „höher“ organisierten oben. Für unseren Fall schien die Stufenordnung selbstverständlich: *Ulothrix* ist die „niederste“ Alge, *Ceramium* die „höchste“, *Ulva* steht in der Mitte (Abb. 7, C). Zweifellos ist ja auch *Ceramium* z. B. in seiner Thalusanatomie und im Bau seiner Fortpflanzungsorgane komplizierter gebaut oder wie man meist sagt: „höher organisiert“ als die beiden Grünalgen. Wichtig ist, daß bei dieser Konstruktion einer Stufenordnung das Moment „Zeit“ an sich gar keine Rolle spielt. KÜRZING, AGARDH usw. hatten ja ihre Algen-Stufenleitern in der vorphylogenetischen Zeit lediglich gefühlsmäßig nach dem, was man „Organisationshöhe“ nennen kann, aufgestellt.

Es ist nun ein schon oft geschildertes geschichtliches Faktum, daß sich im 19. Jahrhundert aus dieser zunächst unhistorischen Vorstellung von Stufenordnungen allmählich die Vorstellungen einer „Höherentwicklung“, also eines in der Zeit verlaufenden Prozesses, herausgebildet haben. Die grundlegende geistige Wandlung in diesen Fragen wurde aber leider namentlich in der Botanik nicht ge-

⁹⁾ Auf denkmögliche, aber hier sicher nicht in Frage kommende Komplikationen bin ich schon anderweitig eingegangen (vgl. ZIMMERMANN, 1931, S. 996 ff.). Konvergente und ungleich schnelle Entwicklung in Teilen des Stammbaumes würden ja nur bedeuten, daß die Aszendentenlinien nicht so schematisch gerade und symmetrisch verlaufen, wie wir das in unserem Stammbaumschema dargestellt haben. Für die grundsätzliche Erörterung ist das aber belanglos.

nügend beachtet. Sondern nach dem Sieg des phylogenetischen Gedankens wurde die alte Stufenleiter nur an den „Stammbaum“ etwas angeglichen mit allen Nachteilen eines solchen Kompromisses. Das heißt, man berücksichtigte zu einem gewissen Teil das Moment Zeit. Man

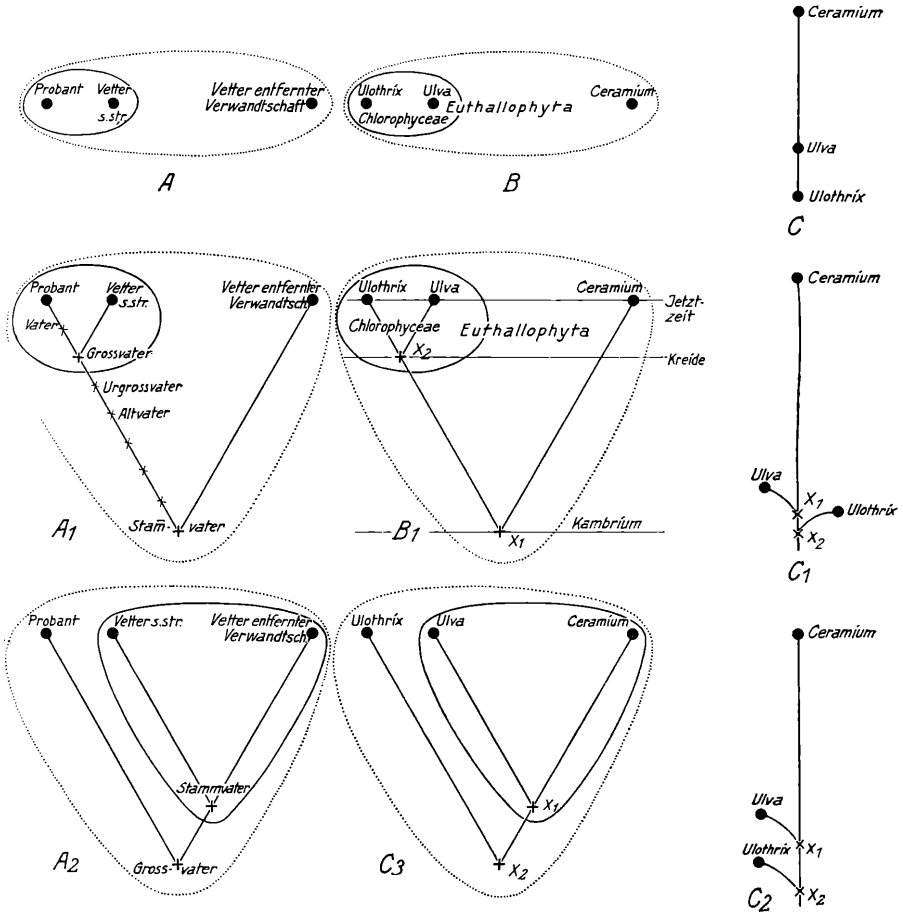


Abb. 7.

A, A₁, A₂ Darstellungen der menschlichen Verwandtschaft. A: ausgezogene Linie = engere Familie, punktierte Linie = weitere Familie, A₁: Stammtafel in der üblichen Konstruktion, A₂: Stammtafel entsprechend dem nebenstehenden Algenstammbaum (C₃) konstruiert — B, B₁ genetische Darstellung der Algenverwandtschaft. B: Verwandtschaftsschema, B₁: genetischer Stammbaum (Ausschnitt aus Abb. 6) — C, C₁, C₂, C₃ Darstellung der Algenverwandtschaft, aufgebaut auf der Vorstellung der Stufenordnung. C: Stufenordnung, C₁: Ausschnitt aus STEINECKE'S Algen-, Stammbaum“ (1932, Fig. 36), C₂: wie Abb. C₁, aber die „Deszendenzlinie zu Ulothrix nach links gestellt, C₃: wie Abb. C₂, aber die „Deszendenzlinien“ zu den beiden Grünalgen soweit verlängert, bis alle heutigen Algen auf gleicher Höhe stehen (zum leichteren Vergleich mit B₁) — X₁ = der älteste (Grün- und Rotalgen gemeinsame) Ahn, X₂ = der jüngere (nur den Grünalgen gemeinsame) Ahn.

besann sich, daß die heute lebenden *Ulothrix* und *Ulva* ja eigentlich keine Ahnen sind, daß sie also nicht im „Hauptstamm“ des Stammbaums liegen können, sondern man legte sie heraus aus dem „Hauptstamm“ ans Ende kurzer Seitenäste, die aufwärts streben. Damit bekamen aber, wie in unserem Beispiel durch Vergleich der Abb. 7, B₁ und C₁, hier leicht zu sehen ist, die Gabelstellen noch keineswegs den Charakter von Ahnen (wie in unserem genetischen Stammbaum B₁), sondern, sie behielten den Charakter einer Rangstufe entsprechend der alten Stufenordnung. Weil z. B. *Ulothrix* dieser Einstufung nach „primitiv“ ist, soll im Stammbaum Abb. 7, C₁, die „tief“ stehende Abzweigung zu *Ulothrix* andeuten, daß „zuerst“ die Entwicklung zu *Ulothrix* begann. Da ferner *Ulva* in der „Organisationshöhe“ zwischen *Ulothrix* und *Ceramium* gestellt war, zweigt auch in Abb. 7, C₁, die Entwicklungslinie zu *Ulva* etwas „höher“ als die zu *Ulothrix* ab usf. Die vertikale Einordnung der Organismen und der Gabelstellen im Stammbaum, Abb. 7, C₁, ist also ein Ausdruck teilweise für das zeitliche Vorkommen und teilweise für die Organisationshöhe.

Am anschaulichsten wird vielleicht die verschiedene Konstruktionsweise der beiden „Stammbäume“, wenn wir menschlich-genealogische Verwandtschaftsbeziehungen nach diesen beiden Techniken in „Stammbaumform“ darstellen. Man sieht leicht, daß die von mir gewählte Technik (Abb. 7, B₁) völlig mit der in der Genealogie üblichen Technik der „Stammtafeln“ übereinstimmt (Abb. 7, A₁). Die Ahnen stehen genau an der Stelle, wo man sie zeitlich einordnen muß. Konstruiert man dagegen diese „Stammtafel“ nach dem Schema der Abb. 7, C₁ oder C₂, so kommt ein derartig unmögliches Gebilde, wie die Abb. 7, A₂, heraus.

Kurz, die in der botanischen Phylogenetik noch übliche Technik der „Stammbaum“-konstruktionen entsprechend der Abb. 7, C₁, scheint mir unzweckmäßig:

1. Weil diese Technik sonst, in den anderen genetischen Disziplinen, nicht mehr üblich ist, vielmehr hier nur noch der „genetische“ Stammbaum entsprechend meiner Abb. 7, A₁ und B₁, verwendet wird;

2. weil man an diesem Stammbaum Abb. 7, C₁, nicht sieht, wie weit die „Höhe“, auf der eine Pflanze eingezeichnet ist, die „Organisationshöhe“, und wie weit sie den Zeitpunkt ihres Lebens darstellen soll. Die Schwierigkeiten, die sich daraus ergeben, werden sehr

deutlich, wenn man in einem derartigen „Stammbaum“ auch die fossilen Ahnenformen einzeichnen will. Soweit das versucht worden ist, hat es immer zu grotesken Verzerrungen des Stammbaumes geführt, da die Ahnenformen oft oberhalb, in anderen Fällen wieder unterhalb ihrer Nachkommen eingeordnet werden mußten.

Alle diese Schwierigkeiten fallen beim „genetischen“ Stammbaum der Abb. 6 und 7, B₁, ohne weiteres weg. Man hat aber merkwürdigerweise gegen diese Übertragung der genealogischen Stammbaumtechnik auf die botanische Phylogenetik schon folgende zwei Einwände vorgebracht:

1. Den Einwand, beim menschlich-genealogischen Stammbaum seien einzelne Individuen dargestellt, beim phylogenetischen dagegen Individuengruppen, das heißt ganze Sippen. Dieser Einwand betrifft aber nur einen sehr nebensächlichen quantitativen Unterschied. Nur die Zahl der Individuen, für die der betreffende graphische Stammbaum gilt, ist verschieden. Und dementsprechend ist auch die Zahl der Individuen, die man zur Vereinfachung als nebensächlich wegläßt, in beiden Stammbäumen verschieden. Prinzipiell ist jedoch die Technik, wie man diese Vereinfachung durchführt, die gleiche. Das zeigt ein Vergleich der Abb. 7, A₁ und B₁, wohl ohne Schwierigkeit. Auch in einem menschlich-genealogischen Stammbaum (Abb. 7, A₁) läßt man ja gelegentlich einige Glieder der Ahnenkette aus, die keinen Bezug haben auf das was man darstellen will. Das heißt die Linien eines Stammbaumes (z. B. in der Stammtafel Abb. 7, A₁, die Linie vom Stammvater zum Vetter 8. Grades) ist eine abgekürzte Darstellung für die Gesamtheit der Ahnenkette, die Aszendent und Deszendent verbindet. Allerdings ist im menschlichen Stammbaum die Zahl der in dieser Weise vereinfacht dargestellten Individuen klein, beim phylogenetischen Stammbaum aber viel größer. Prinzipiell stimmt die Darstellungstechnik jedoch überein.

Das gleiche gilt auch für die Bedeutung der Punkte im Stammbaum. Gewiß, es ist meist üblich, in einem menschlich-genealogischen Stammbaum die relativ kleine Zahl von Individuen auch individuell einzuzuichnen. Gelegentlich faßt man jedoch auch hier kleinere Familien (als Punkte oder z. B. als Wappenschilder) zusammen und stellt die Zusammenhänge der Familien dann in ganz der gleichen Weise wie bei der Individuen-Stammtafel dar. Auch das bedeutet keinerlei prinzipielle Veränderungen. Der Stammbaum Abb. 7,

A₁, würde prinzipiell ganz gleich aussehen, wenn wir an Stelle der von den Großvätern gegründeten Familien nur Wappenschilder oder Punkte einzeichnen wollten.

Genau wie eine solche Familienstammtafel ist der phylogenetische Stammbaum konstruiert. Die Punkte, die *Ulothrix*, *Ulva* und *Ceramium* in Abb. 7, B₁, darstellen, repräsentieren ihrerseits mikroskopisch kleine Stammbäume, die man zur Vereinfachung der Darstellung in einem Punkt zusammengezogen hat.

2. Den Einwand, bei einem biologisch gedachten Stammbaum müsse man auch die mütterliche Beteiligung darstellen¹⁰⁾. Man dürfe also für einen solchen graphischen Stammbaum nicht („wie der Darwinismus wolle“) das Bild eines realen Baumes mit seinen divergierenden Ästen benutzen. Sondern man müsse in dieser graphischen Darstellung der Verwandtschaftszusammenhänge die Deszendenzlinien entsprechend den auftretenden sexuellen Vereinigungen miteinander anastomosieren lassen, weil „sowohl die Vorfahren als auch die Abkömmlinge miteinander und untereinander in einer netzartigen Beziehung standen und noch stehen.“ (HAYATA 1932, S. 328). Diese Einwände sind der Kernpunkt von HAYATA'S Theorie des „dynamischen Systems“ Wir wollen sie daher an Hand dieser viel beachteten (übrigens wohl schon durch J. P. LOTSY, O. HERTWIG u. a. begründeten) Theorie besprechen, zumal gegen diese Theorie trotz des Unbehagens (das sie wie alle neuen Gedanken neben Zustimmungen geweckt hat) meines Wissens gerade die entscheidenden Gründe von anderer Seite noch nicht vorgebracht worden sind.

Zunächst wird man sich entscheiden müssen, ob man HAYATA'S Theorie des „dynamischen Systems“ als eine phylogenetische Theorie betrachten will, ob sie sich also zur Aufgabe macht, den phylogenetischen Prozeß, bzw. die darauf zurückgehende genealogische Verwandtschaft, darzustellen. Da HAYATA oben von Beziehungen der „Vorfahren“ spricht und seine Theorie in Gegensatz stellt zur DARWIN'Schen Theorie, muß man ihr wohl teilweise einen phylo-

¹⁰⁾ Nebenbei gesagt, auch die menschliche Genealogie benutzt gelegentlich die Form der „Stammtafeln“ i. e. S., wenn es sich etwa um die Übertragung einer geschlechtsgebundenen Eigenschaft, z. B. des Vaternamens handelt.

genetischen Sinn beilegen¹¹⁾. Wir wollen sie hier nur vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachten.

Damit haben wir die Möglichkeit, gleich die Kernfrage zu berühren. Die anastomosierenden Vereinigungen der Stammlinien sollen ja sexuelle Verbindungen mit lebensfähigen und fruchtbaren Nachkommen darstellen. Somit haben sie natürlich nur dort einen Sinn, wo solche sexuelle Verbindungen möglich sind. Nach unserer gesamten Erfahrung ist das aber nur möglich innerhalb der engen Verwandtschaftskreise, die man im allgemeinen als „Arten“ bezeichnet.

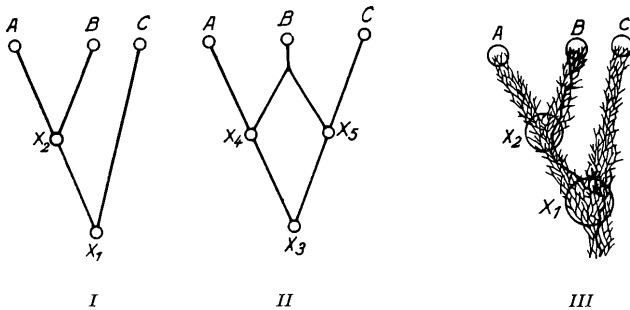


Abb. 8. Schemata der Verwandtschaftsbeziehungen dreier heutiger Sippen (A, B, C).

I bei Annahme eines monophyletischen Zusammenhangs, entsprechend der üblichen Darstellung, *II* bei Annahme einer hybriden Entstehung von B aus 2 schon stark differenzierten Deszendenzlinien, entsprechend dem dynamischen System HAYATA'S, *III* bei Annahme eines monophyletischen Zusammenhangs, aber zahlreicher Kreuzungen innerhalb des Artbereichs.

Beispielsweise die Entstehung neuer Rassen einer Art mag sich oft auf dem Wege vollziehen, der zur Rasse B in Abb. 8, II, führt. Für die Zusammenhänge der Sippen niederer Ordnung wird man sich also in der Praxis immer an die Möglichkeit anastomosierender Verbindungen, entsprechend HAYATA'S dynamischem System, erinnern müssen. Aber HAYATA möchte seine Theorie auch auf Sippen höherer Ordnung, auf Familien, Ordnungen usw. übertragen. Hierfür fehlen jedoch alle biologischen Voraussetzungen. Gewiß haben sich jeweils innerhalb der Stammlinien, die zu den Vertretern heutiger Familien, Ordnungen usw. führen, Sexualakte auch in der Vergangenheit abgespielt. Das würde aber nur zu bedeuten haben, daß wir streng genommen gewissermaßen mikroskopische Netzgeflechte nach Art

¹¹⁾ Im übrigen gehörte der verdienstvolle japanische Systematiker zu jenen Autoren, die zwischen Phylogenetik und idealistischer Morphologie hin- und herpendeln.

unserer Abb. 8, III, statt einfacher Deszendenzlinien unserer Stammbäume zeichnen müßten. Dagegen fehlen nach unserer gesamten Erfahrung Sexualakte und damit Anhaltspunkte für anastomosierende Stammbaumlinien, sobald die Nachkommen gemeinsamer Stammformen im Laufe der Phylogenie durch erbliche Abänderungen und Kombinationen von Erbmerkmalen so verschieden geworden sind, daß wir sie zu verschiedenen Gattungen, Familien, Ordnungen usw. rechnen. Wie die moderne Genetik gezeigt hat, genügt ja schon eine Verdoppelung des Chromosomensatzes, die Stammpflanze und Mutante morphologisch noch kaum verschieden gestaltet, um in der Regel fruchtbare Bastarde unmöglich zu machen.

Wenn wir so die Stammbaumkonstruktion nur als ein streng sachliches Nacherzählen des phylogenetischen Prozesses auffassen, und uns klar machen, daß die Punkte und Linien unserer Stammbäume technische Vereinfachungen eines für unsere Zwecke entbehrlichen Liniengeflechtes nach Art der Abb. 8, III, sind, dann schwinden alle Einwände, die man gegen unsere Stammbaumtechnik vorgebracht hat.

Überhaupt scheinen mir alle Schwierigkeiten dieser Darstellung phylogenetischer Fragen letzten Endes daher zu stammen, daß wir uns noch nicht allgemein zu jenem Standpunkt „neuer Sachlichkeit“ durchgerungen haben, der hier unbedingt notwendig ist.

Literatur.

- ABEL, O., Paläobiologie und Stammesgeschichte, Jena 1929.
- FLORIN, R., Die Spaltöffnungsapparate der Williamsonia-, Williamsoniella- und Wielandiella-Blüten (Benettitales). Arkiv f. Bot., 1933, Bd. 25 a, Nr. 15.
- GRAND'EURY, Mémoire sur la flore carbonifère du department de la Loire et du centre de la France, Mém. prés. à l'acad. sc. inst. France 1877, Bd. 24, S. 1.
- HARRIS, T. M., The Fossil Flora of Scoresby Sound East Greenland, København 1932. Part 3: Caytoniales and Bennettitales, Meddelelser om Grønland. Bd. 85, Nr. 5.
- HAYATA, B., Über das „Dynamische System“ der Pflanzen. Ber. d. d. Bot. Ges., 1931, 49, 328.
- HERTWIG, O., Das genealogische Netzwerk usw. Arch. f. mikroskop. Anatomie, 1917, 89. Abt., 2, 227.
- KRÄUSEL, R., Bennettitales. Aus ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Auflg., Bd. 13, redigiert von PILGER.
- LEWIN, K., Die Verwandtschaftsbegriffe in Biologie und Physik. Abh. z. theor. Biol. H. 5 (1920).
- LORENZ, O., Genealogie, Stammbaum und Ahnentafel in ihrer geschichtlichen, soziologischen und naturwissenschaftlichen Bedeutung. Berlin 1898.
- LOTSY, J. P. Fortschritte unserer Anschauung über Deszendenz seit Darwin usw. Progr. r. bot., 1913, 4, 361.
- NATHORST, A. G., Die Mikrosporophylle von Williamsonia. Arkiv för Botanik 1912, Bd. 12, Nr. 6.
- OSBORN, T. G. B., The Lateral Roots of Amyelon radicans, Will., and their Mycorrhiza, 1909, Volume XXIII, 603.
- RENAULT, B., Bassin Houiller et Permien D'Autun et D'Epinae. Fasc. IV, Flore Fossile, Et. d. gites Min. France, Paris 1896.
- SEWARD, A. C., An antarctic pollen-grain. Fact or fancy? New Phytologist 32.
- STEINECKE, F., Die Phylogenie der Algophyten. Schriften der Königsb. Gel. Ges. Naturwiss. Kl. 1931, 8. Jahr, Heft 5.
- THOMAS, H. H., On Williamsoniella, a New Type of Bennettitalean Flower. Phil. Transact. of the Royal Society Lond., Ser. B, 1916, Bd. 207, S. 113.
- UNGERER, E., Das historische Denken in der Biologie. Karlsruhe. Festschr. 25. Verb. Tag, Arnstädter Verb. Mat. Nat. Verbdg., 1931, S. 54.
- WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien, Bd. I, 4. Aufl., 1933.

ZETSCHKE, F., Fossile Pflanzenstoffe, Handb. d. Pflanzenanalyse, Verl. J. Springer, Wien 1932, Bd. 3, S. 293.

ZIMMERMANN, W., Die Spaltöffnungen der Psilophyta und Psilotales. Zeitschr. f. Bot. 1926/27, Bd. 19, S. 129.

— Phylogenie der Pflanzen, Jena 1930.

— Arbeitsweise der bot. Phylogenetik. Handb. d. biol. Arb. Meth. Abt. IX, S. 941—1053, 1931.

— Objektive Form für Stammbäume. Aus der Heimat, 1932 a, 45, 245.

— Phylogenie der Moose. Manual of Bryology, Utrecht 1932 b.

— Zwischenstufen zwischen Archegoniaten und Samenpflanzen. Handwörterbuch der Naturwissensch. Art. Fortpflanzung, 2. Aufl., Jena 1933.

Tafelerklärungen.

Asteroxylon mackiei.

Tafel XIX.

Fig. a. Querschnitt durch eine Knospe, Vergr. 12mal.

Fig. b. Vegetationspunkt der Knospe Fig. a, Vergr. 75mal.

Fig. c. Ausschnitt aus Fig. b, Vergr. 225mal.

Fig. d. Knospe 4 mm tiefer als Knospe Fig. a geschnitten, Vergr. 12mal.

Fig. e. Xylem eines ausgewachsenen Sprosses, Vergr. 12mal.

Schliffsammlung Zimmermann Nr. 93 und Bot. Inst. Tübingen Nr. 13.

Tafel XX.

Fig. a. Ausschnitt aus dem Vegetationspunkt der Knospe Taf. XIX, Fig. b, Vergr. 260mal.

Fig. b. Querschnitt durch Pteridophyll (vgl. Text, S. 327), Vergr. 74mal.

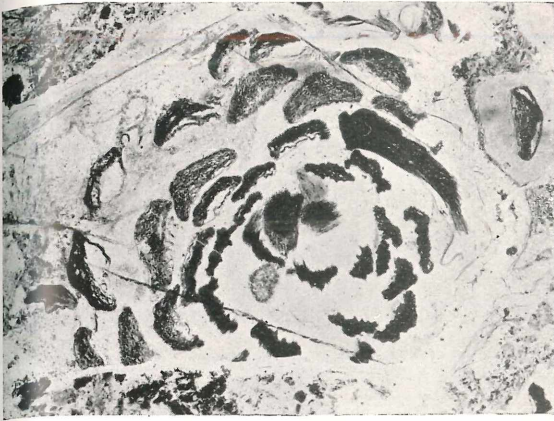
Schliffsammlung Bot. Inst. Berlin Nr. 74 a.

Fig. c. Mikrospore mit Luftsäcken (vgl. Text, S. 331), Vergr. 85mal.

Schliffsammlung Bot. Inst. Berlin Nr. 74 a.

Fig. d. Querschnitt durch Cordaiten-Würzelchen (vgl. Text, S. 330), Vergr. 85mal.

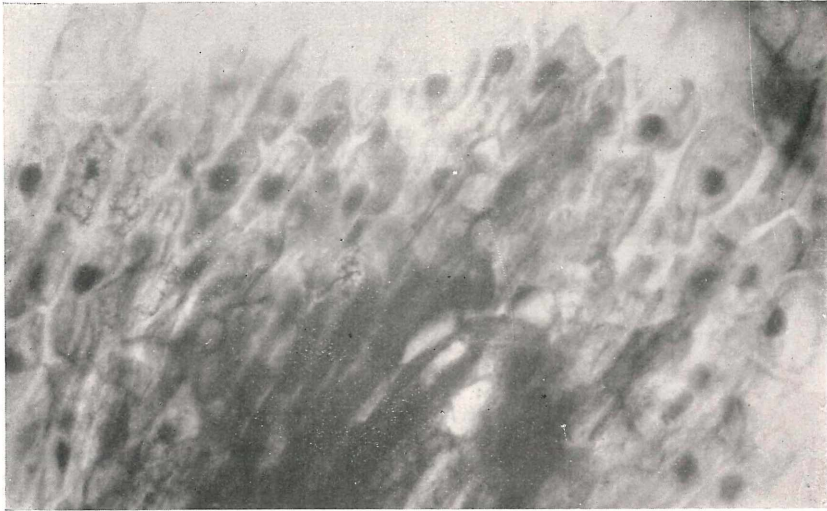
Schliffsammlung Bot. Inst. Tübingen Nr. 500.



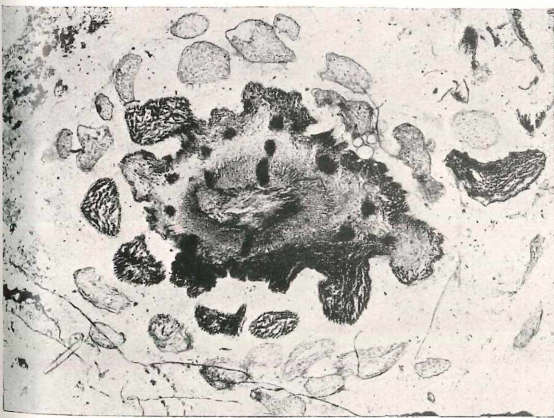
a



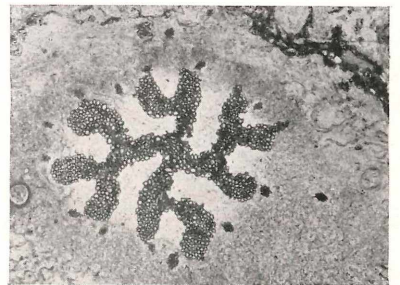
b



c



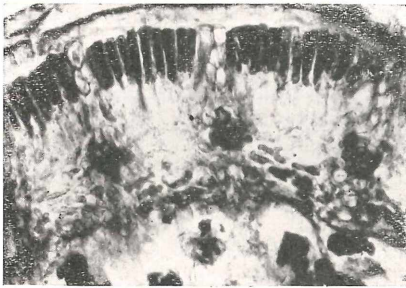
d



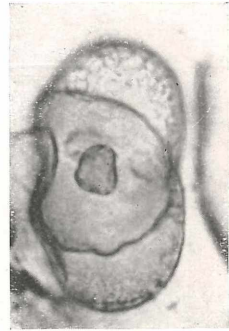
e



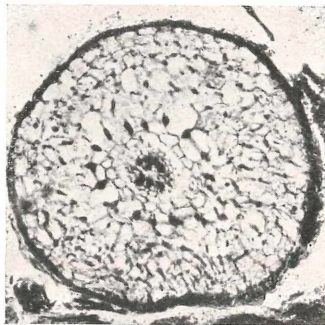
a



b



c



d

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Walter Max

Artikel/Article: [Paläobotanische und phylogenetische Beiträge. 321-348](#)